

№ 155 / 3319

30

А. Б. ИВАНОВСКИЙ

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОЛОГИИ И ГЕОФИЗИКИ

В ы п у с к 331

А. Б. ИВАНОВСКИЙ
ПАЛЕОНТОЛОГИЯ
и теория эволюции

Ответственный редактор
Б. С. Соколов

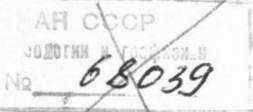


ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Новосибирск · 1976

УДК 56+576.12

На палеонтологических примерах, преимущественно из беспозвоночных, рассмотрены разные формы эволюционного процесса, принципы систематизации ископаемых, направленность эволюции, проблемы вымирания организмов, филетические законы палеонтологии и др.

Книга рассчитана на палеонтологов, биологов и геологов.



... Из всех биологов только палеонтолог может непосредственно оценивать масштабы времени.

Э. Майр, 1968, с. 24

Эволюция — это история развития всего живого, зародившегося на Земле более трех миллиардов лет назад и достигшего к настоящему времени всего того обилия и разнообразия, которые мы постоянно наблюдаем.

В процессе эволюции простые существа развивались в более сложные, более совершенные, более приспособленные, возникали и вымирали многочисленные группы животных и растений. Эволюция затрагивает количественные и качественные параметры органических систем, она может протекать медленно или быстро, строго направленно по определенному пути, а иногда может быть обусловлена случайными факторами.

Биологический вид — объективное понятие, совершенно не зависящее от того, живет ли он сейчас, когда разрабатывается его концепция, исчез ли на памяти человечества или задолго до его появления. И мы обязаны признать, что все закономерности, принципы развития, выявленные для существующих сейчас животных и растений, были присущи организмам, жившим много миллионов лет назад. В этом должно заключаться единство палеонтологии и неонтологии; обе науки составляют единое целое, единый раздел биологии.

Палеонтология располагает только остатками когда-то существовавших животных. Палеонтолог не может непосредственно исследовать физиологию организма, его анатомию, этологию и т. д. Все это по мере возможности и необходимости палеонтолог черпает из неонтологии. Зато палеонтология располагает возможностью обозрения больших отрезков времени, что позволяет не только исторически проследить происхождение и развитие генетических ветвей, но также исследовать темпы и направления эволюции.

Для наиболее полного понимания истории развития жизни и выявления ее закономерностей совершенно необходимо единство палеонтологии и неонтологии, о чем неоднократно писали М. Неймайр, Дж. Симпсон, Э. Майр и др. Однако многие биологи и палеонтологи явно недооценивали и недооценивают место палеонтологии среди биологических наук и ее выдающуюся роль в изучении эволюции. Иначе говоря, если па-



Жорж Кювье (1769—1832)

леонтология изучает эволюцию и систематизирует органический мир во времени, а неонтология — на современном хронологическом уровне, то успех в этой области может быть достигнут только путем, так сказать, эргодичного подхода, т. е. при допущении, что между прошлым и настоящим в некотором смысле нет разницы.

Палеонтология располагает не генотипом, а в лучшем случае фенотипом; все генетические и многие общебиологические концепции она должна заимствовать из других наук, по мере возможности внося коррективы исторического порядка.

Поскольку я принимаю концепцию макрогенеза, все изложенное в этой книге основано на сальтационизме. Помещенные в ней примеры в большинстве своем заимствованы из палеонтологии низших, беспозвоночных животных, что обусловлено двумя причинами. Во-первых, беспозвоночным до сих пор в подобных работах уделялось меньше внимания чем позвоночным и, во-вторых, именно беспозвоночные имеют основное практическое значение, так как широко применяются в стратиграфии.

Эта книга не может претендовать и не претендует ни на полноту, ни на безупречность выводов. Автор с признательностью примет критику любого рода.

Автор очень благодарен коллегам-палеонтологам, предоставившим для этой книги свои материалы: К. Н. Волковой, А. С. Дагису, В. Г. Князеву, Н. П. Кулькову, Е. Н. Поленовой, всем прочтавшим рукопись или отдельные ее главы и сделавшим ценные замечания — А. С. Дагису и В. Н. Дубатову (Институт геологии и геофизики СО АН СССР), А. Т. Москаленко (Институт истории, филологии и философии СО АН СССР), особенно Ю. Н. Иванову (Институт цитологии и генетики СО АН СССР), а также В. В. Тихомирову (ГИН АН СССР, Москва), П. Н. Семенову-Тянь-Шанскому (Музей естественной истории, Париж) и В. Оливеру (Национальный музей, Вашингтон), которые передали портреты многих палеонтологов, помещенные в этой книге; А. Г. Бузынину, изготовившему фотографии. Я глубоко благодарен Б. С. Соколову, взявшему на себя труд редактирования рукописи.

Природа не изменила своих процессов, как бы ни была отдалена рассматриваемая эпоха.

Ш. Денере, 1921, с. 110

В задачу этой книги не входит исчерпывающий анализ всевозможных теорий эволюции (см., например, Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Майр, 1974; Завадский, 1973), а поэтому здесь будут кратко рассмотрены некоторые главнейшие из них, имеющие непосредственное отношение к палеонтологии.

Ж.-Б. Ламарк и его последователи («ламаркисты») считали, что с момента самопроизвольного зарождения несколько рядов животных развивалось от простого к сложному по заранее «предусмотренной» Творцом программе. Эволюционные изменения возникают как результат внутреннего стремления к прогрессу и под влиянием потребностей; осуществление прогресса нарушается разными потребностями и привычками, возникающими под влиянием внешней среды, что влечет за собой упражнение (увеличение, развитие) или неупражнение (и как следствие редуцию) органа, что передается по наследству. Основная единица эволюции — особь.

Э. Жоффруа Сент-Илер также утверждал, что программа развития predetermined заранее. Изменения вызываются непосредственно внешней средой, главнейшие факторы которой — охлаждение Земли и изменение количества кислорода в атмосфере.

Быстрые (а не медленные, как у Ламарка и Дарвина) изменения действуют на зародышей и наследуются (зачатки теории де Фриза).

Основа теории Ч. Дарвина — учение о естественном отборе, разработанное по аналогии с проводимым английскими селекционерами искусственным отбором. Отбор случайных наследственных уклонений — медленный процесс, приводящий к исчезновению менее жизнеспособных форм и благоприятствующий уклоняющимся формам, которые меньше конкурируют друг с другом.

В результате такой дивергенции популяция предкового вида со временем распадается на популяции отличных друг от друга видов.

Эти натуралисты либо не признавали значения палеонтологии, либо (Дарвин) ограниченно использовали ее данные.

Близки «ламаркизму» идеи Э. Копа, основные работы которого посвящены эволюции позвоночных. По его мнению, развитие было или прогрессивным (прибавление органов и функций) или регрессивным (их убавление). Развивая взгляды В. О. Ковалевского, Э. Коп различал адаптивное и инадаптивное развитие.

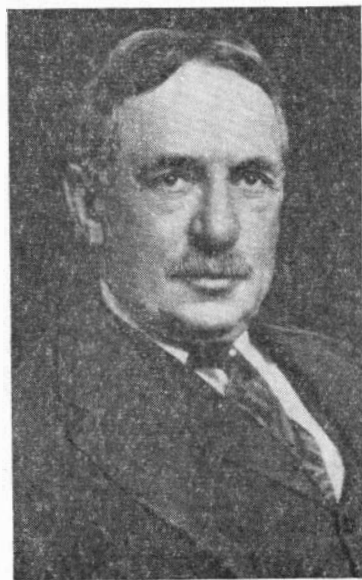
Некоторые теории XX века, получившие название «неоламаркистских», несколько модернизировали старые концепции, приняв мутационизм и учение о естественном отборе.

Современная синтетическая теория, объясняющая развитие взаимодействием нескольких факторов, полагает, что эволюционные изменения могут быть вызваны как средой (давление отбора), так и внутренними силами (мутационный процесс и эпигенетические ограничения); на ход эволюционного прогресса влияют как естественный отбор, так и генетический дрейф.

Факторами микроэволюции признаются мутации, естественный отбор и случайные процессы или дрейф. Ее сущность состоит в изменении генофонда и (или) генотипического состава популяции, которое носит обратимый характер. Согласно теории макрогенеза,



Эдуард Д. Коп (1840—1897)



Генри Файрфилд Осборн
(1857—1935)

внутривидовая изменчивость обусловлена исключительно микроэволюцией и не имеет того эволюционного значения, которое приписывается ей теорией селектогенеза.

Примером различий, созданных микроэволюцией, могут быть крайние формы непрерывного ряда популяций, образующих клину (Дж. Гексли, 1939) в пространстве или во времени. Менее явный пример микроэволюции — различия между алопатрическими подвидами. Здесь непрерывность переходов часто бывает нарушена, но только не за счет принципиальной невозможности переходных вариантов, а просто в силу их отсутствия. Правда, если две формы отличаются всего одной генной мутацией, то между ними также в принципе нет перехода, но это — элементарное, далее неделимое и потому минимальное различие, которое, несомненно, должно быть отнесено к микроэволюции.

Поскольку многие исследователи, начиная с Дарвина, считали, что наблюдаемых факторов изменчивости недостаточно для объяснения образования высших таксонов, предполагалось наличие других, пока неизвестных, макроэволюционных факторов. Сальтации неоднократно привлекались как простейшая гипотеза для решения проблемы, но трансформистские идеи селектогенеза мешали широкому признанию сальтаций.

Сторонники селектогенеза не видят принципиальных различий микро- и макроэволюции, так как полагают, что последняя включает процессы, происходящие после завершения видообразования, т. е. на уровнях видовом и выше. Дж. Симпсон видит различия микро- и макроэволюции лишь в масштабах возникающих изменений и вводит еще понятие мегаэволюции, которая означает возникновение самых больших изменений, соответствующих различию высших таксонов в результате очень быстрой эволюции. По мнению трансформистов, вновь образовавшиеся виды дивергируют в процессе эволюции все дальше и дальше, так что могут приобрести любые степени различий. «Каждый вид представляет собой зарождающийся новый род, каждый род — зарождающееся семейство и т. д.» (Майр, 1968, с. 466).

В связи с этим, очень странным должно показаться то обстоятельство, что все типы появились в самом начале фанерозоя (рис. 1), тогда как, согласно теории селектогенеза, они должны были бы появиться в результате длительной дивергенции гораздо позднее таксонов всех других категорий. Странно также уменьшение числа классов и отрядов с середины палеозоя, а между тем надо было бы ждать его увеличения.

Э. Майр иногда (1968, с. 476) не останавливается перед отрицанием объективности границ высших таксонов, тогда как в других местах он совершенно правильно пишет, что субъективность высших таксонов, как правило, касается только их ранга. Когда идет речь о происхождении крупных таксонов,

должно быть ясно, что имеется в виду возникновение естественных границ (разрывов) между группами видов, а не создание систематиками таких сборных таксонов, как *Fungi imperfecti*. Ссылаться на субъективность высших таксонов — значит уклоняться от решения проблемы.

Макроэволюция — это обычное видообразование. Масштабы различий предкового и дочернего видов зависят от величины сальтации. Крупные сальтации могут давать начало таксонам более высокого ранга, чем вид.

Дивергенция видов ограничена возможностями их микроэволюции. Дальнейшее расхождение признаков в силу неизменности видовых геномов не может происходить без видообразования и, следовательно, происходит за счет сальтаций. Сальтации — это уже качественно иной фактор, чем факторы микроэволюции, поэтому можно считать сальтацию фактором макроэволюции. Другой ее важный фактор — наличие экологической ниши. Словом, это те же факторы видообразования.

Одна или несколько следующих друг за другом сальтаций в одном направлении могут привести к появлению вида, весьма отличного от предкового. Этот новый вид может оказаться основателем рода, семейства, отряда, класса или типа. Возможной причиной серии следующих друг за другом сальтаций может быть наличие новой адаптивной зоны (множества сходных ниш), совершенная преадаптация к которой не может появиться в результате одной сальтации либо вследствие сложности необходимых структур, либо вследствие медленного расширения зоны за счет эволюции биотической среды. Тогда каждая последующая сальтация будет связана с усовершенствованием адаптаций, приобретенных в результате предыдущей. Поэтому будет происходить вытеснение каждой предыдущей сальтации последующей, пока не возникнет совершенный тип. *Archaeopteryx*, видимо, представлял такую промежуточную между классами рептилий и птиц форму, которая оказалась

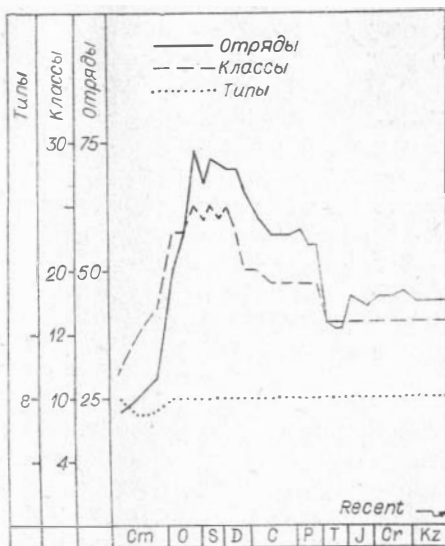


Рис. 1. Изменение во времени систематического разнообразия на уровне высших таксонов среди образующих скелет беспозвоночных пельфа (Валентайн, 1969, рис. 1).

недолговечной вследствие экологического замещения, связанного с появлением более совершенных форм.

Согласно Э. Копу, факторы эволюции делятся на вызывающие, или производящие (*originative*), и ограничивающие, или направляющие (*directive*). В соответствии с тем, каким факторам принадлежит преобладающее влияние на процесс эволюции, Коп различал прогрессивную и регрессивную эволюцию. К. Нэгели (1884) выделял организационное и приспособительное совершенствование. Эти идеи близко смыкаются с учением А. Н. Северцова (1939 и др.) о главных направлениях эволюционного процесса, где он выделяет, с одной стороны, ароморфозы, а с другой — идиоадаптации и дегенерацию.

Ароморфоз — повышение уровня организации и общей энергии жизнедеятельности путем усложнения строения и функций органов. Имеет характер универсального приспособления, дающего преимущества во всякой среде обитания, например, усложнения нервной системы, приобретение теплокровности, способности к быстрым миграциям на большие расстояния в результате полета и т. д. Предпосылка к ароморфозу — примитивность организации, способность органов выполнять сразу несколько функций. Ароморфоз открывает путь к широкой адаптивной радиации. В истории Земли такими эволюционно перспективными (ароморфными) группами были кистеперые рыбы, стегоцефалы, текодонты, звероящеры.

Идиоадаптация — появление приспособлений к частным условиям среды обитания без изменения уровня организации и общей энергии жизнедеятельности. Например, дифференциация зубов у хищных и травоядных млекопитающих, редукция боковых и усиление среднего пальца лошадей, яйцеживорождение ихтиозавров и т. д.

Дегенерация — понижение уровня организации и общей энергии жизнедеятельности. Связана с гиперфункцией одних систем органов и редукцией других, например, при перехо-



Александр Николаевич Северцов
(1866—1936)

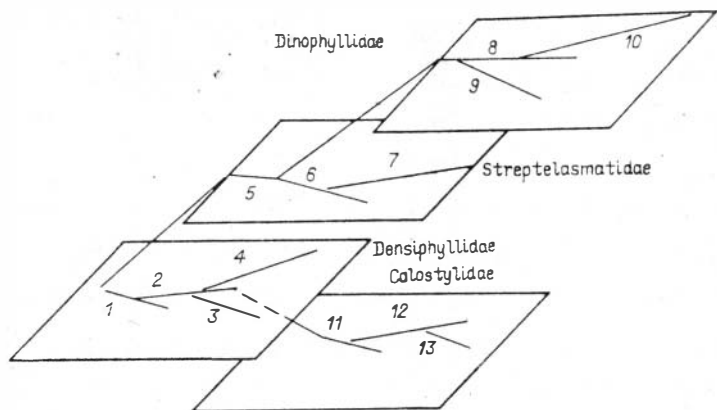


Рис. 2. Схема ароморфоза ругоз надсемейства Streptelasmataceae в ордовике—девоне (семейства Densiphyllidae, Streptelasmataceae, Dinophyllidae). Семейство Calostylidae — результат дегенерации.

Цифрами обозначены роды: 1 — *Coelostylis*, 2 — *Kenophyllum*, 3 — *Densiphyllum*, 4 — *Crassilasma*, 5 — *Streptelasma*, 6 — *Enterolasma*, 7 — *Pseudophaulactis*, 8 — *Dinophyllum*, 9 — *Brachyelasma*, 10 — *Heterophrentis*, 11 — *Grewinghia*, 12 — *Calostylis*, 13 — *Palaeareaea*.

де к сидячему или паразитическому образу жизни. Наблюдаемая при паразитизме гиперфункция половой системы сопровождается редукцией других систем (двигательной, нервной, пищеварительной, кровеносной). Примером дегенерации сидячих форм является *Balanus*, проходящий в онтогенезе те же стадии, что и другие низшие ракообразные, но в зрелом состоянии теряющий подвижность и одевающий раковину.

Процесс эволюции обычно идет уступами (рис. 2), причем изменяющиеся уровень организации ароморфозы и дегенерации сменяются периодами идиоадаптаций.

Эволюционная дивергенция — разделение родительского филума на два или более дочерних. Ее причины — занятие в результате адаптивной радиации новых экологических зон, специализация. При дивергенции гомологичные органы развиваются в разных направлениях, приобретая адаптации к различным экологическим нишам. Примером этого могут быть передние конечности рукокрылых, китообразных, хищных, парно- и непарнокопытных, насекомоядных и других отрядов млекопитающих.

Конвергенция — сходство между организмами разного происхождения, вторичное приобретение одинаковых (аналогичных) признаков двумя таксонами, не происходящими от общего предка, который обладал бы такими признаками (рис. 3). Причина конвергенции — адаптация к одним и тем же условиям среды, сходство экологических ниш (табл. IV).

Так, среди фораминифер по форме и характеру навивания раковины меловые и третичные альвеолины очень похожи на позднепалеозойских фузулинид. Однотипная пателлоидная раковина встречается у представителей разных семейств моллюсков (например, *Emarginula*, *Patella*, *Helcion*, *Capulus*, *Calyptraea*), у наземных гастропод *Ancylus*. На них же очень похожи полипники палеозойских ругоз *Bojocyclus* и *Rhabdocyclus*. Прямые и однотипно свернутые раковины известны у разных головоногих.

Внешне очень сходны сидячие, прикрепленные к субстрату животные — такие, как пермские брахиоподы *Richthofenia*, одиночные ругозы и склерактинии из кораллов, мезозойские рудисты из моллюсков, третичный *Pyrgoma* из усонюгих раков и т. д. Иногда большого сходства могут достигать животные, принадлежащие совершенно различным биоценозам, например наземные змеи, червяги или каменноугольный стегоцефал *Dolichosoma*, и живущие в воде миноги, угри и т. д.

При конвергенции гомологичные и негомологичные органы приобретают аналогичные признаки, которые в филогенезе назад не прослеживаются. Поэтому не стоит вслед за А. Годри на основании внешней аналогии производить головоногих от конулярий, рудистов — от ругоз, белемнитов — от ортоцератид, а панцирных рыб от ракообразных.

Из приведенных примеров следует, что конвергенция, как и дивергенция, может быть синхронной и гетерохронной.

П а р а л л е л и з м — независимое развитие сходных признаков в родственных филогенетических линиях (рис. 4). Его основной причиной, вероятно, являются вековые изменения среды, приводящие к одинаковым изменениям условий в соответствующих нишах. Тогда параллелизм будет сродни конвергенции. При этом не исключается действие эндогенных факторов, таких, как сходство геномов, организменных корреляций, поведения, социальной структуры популяций и т. п., вызванное общностью происхождения.

Впервые ряды параллельного развития среди вымерших животных на примере батрахий были установлены Э. Копом (1868), который назвал их гомологичными. М. Неймайр (1871) выявил пять параллельных рядов восходящих (ваагеновских) мутаций у юрских аммонитов *Phylloceras*. В 1920 г. Н. И. Вавилов (1967) на примере злаков сформулировал закон гомологичных рядов в наследственной изменчивости. Однако его гомологичные ряды — это ряды сходных генных мутаций у разных видов, тогда как гомологичные ряды палеонтолога — ряды сходных по причине параллельной эволюции видов и более высоких таксонов.

Примеры параллельного развития известны среди многих групп животных. У фораминифер и археоциат это явление изучено О. А. Липиной и А. Ю. Розановым (1973), которые

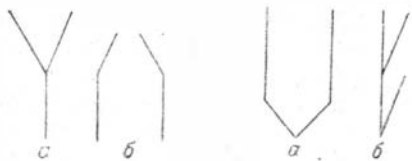


Рис. 3. Схема дивергенции (а), конвергенции (б).

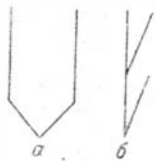


Рис. 4. Схема параллелизма (а), итерации (б).

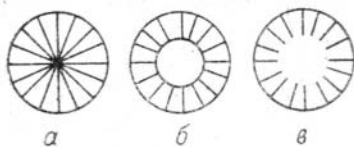


Рис. 5. Схематические изображения поперечных сечений наиболее распространенных итеративно возникавших ругоз в надсемействе Streptelasmaticae.

а — метригоморфы, б — спирингоморфы, в — амплексоморфы.

обобщили данные на уровнях видов одного рода, родов общего семейства и т. д. Авторы пришли к выводу, что, зная ступени анагенеза в одних генетических линиях, можно даже предсказывать появление соответствующих таксонов в других, развивающихся по тому же плану.

Параллелизмом эволюции можно объяснить достижением в конце лландовери разными ругозами одной степени биологического усовершенствования (грады), сопряженной с появлением диссепиментов, а также развитие раннекаменноугольных циатопсид с пресепиментами: одиночных *Merlewoodia* и колоннальных *Aphrophyllum* (Австралия), сходных соответственно с *Melanophyllum* и *Melanophyllidium* (Урало-Тяньшанская область) и пока только с одиночным *Vesiculophyllum* (Северная Америка).

То же самое можно сказать и о млекопитающих, например Anthracotheriidae и хоботных. Среди хоботных с плиоцена, а возможно и с миоцена, наблюдается параллельное развитие как в Африке и Европе, так в Азии и Америке мастодонтов (*Gomphotheriidae* и *Mastodontidae*), слонов (*Elephantidae*), динотериев (*Deinotheriidae*).

И т е р а ц и я — неоднократное появление в одном филуме морфологически сходных форм. Она может быть прослежена только на палеонтологическом материале. Итеративная эволюция состоит в том, что некоторый относительно долговечный таксон в разное время отделяет от себя сходные между собой таксоны, претерпевающие сходную эволюцию (гетерохронный параллелизм) и экологически замещающие друг друга во времени (см. рис. 4).

Впервые итерация была установлена Э. Кокеном (1897, 1902) на гастроподах и Г. Зальфельдом (1913) на аммонитах *Lytocerasatina* и *Phyllocerasatina*. Аналогичные случаи прослежены и у кораллов (Ивановский, 1970, 1971), для которых удалось наметить несколько морфологических типов, неоднократно появляющихся на протяжении палеозоя в одном филуме (рис. 5). Все эти кораллы — одиночные, лишённые пузыристых скелетных образований (диафрагматофорные).

Метриоморфы — большие септы на зрелой стадии плотно соединяются в центре. Это раннесилурийский девонский *Metriophyllum*, каменноугольный *Rotiphyllum*.

Сирингоморфы — септы у зрелых форм внутренними концами образуют трубку. Это *Syringaxon* (силур—средний девон), *Trochophyllum* (карбон),? *Amplexocarinia* (конец карбона — начало перми).

Самый распространенный из таких типов — амлексоморфы, у которых на зрелой стадии внутренние окончания коротких больших септ всегда свободны. К ним относятся *Brachyelasma* (поздний ордовик—ранний силур), *Heterophrentis* (девон), *Nalivkinella* (поздний девон), *Amplexus* (карбон — перм ?*Paracarinia* (ранняя перм).

Итерация известна и среди других ругоз как одиночных, так и колониальных. Вполне вероятно, что такой способ развития в природе встречается довольно часто.

Протерогенез — онто-филогенетическое развитие, при котором комплекс новых молодых признаков появляется на ранней стадии индивидуального развития, а в дальнейшем онтогенезе исчезает; в следующих звеньях генетического ряда он постепенно смещается на все более поздние онтогенетические стадии до тех пор, пока не будут полностью вытеснены унаследованные древние признаки.

Термин «протерогенез» вошел в литературу и получил широкое распространение после работ О. Шиндевольфа (1925—1950), посвященных аммоноидеям. Однако еще в начале этого столетия та же система развития аммонитов была установлена А. П. Павловым (1901) и получила название прорифической фазы или ценогенеза (Левинский, Спэт и др.).

Случаи протерогенеза у аммонитов встречаются очень часто. Снимая последовательные обороты со взрослой раковины, можно последовательно наблюдать все стадии развития сутурной линии вплоть до самых ранних. Так, из таблицы V видно, насколько форма поперечного сечения и общий облик раковины раннеоксфордского *Cardioceras* (*Cardioceras*) *mountjoyi* на ранней стадии сход-



Отто Г. Шиндевольф (1896—1971)

ны со зрелыми этапами роста раннекимериджского *Amoeboceras* (*Amoebites*) *kitchini*.

Только проявлением протерогенеза можно объяснить периодическое возникновение в онтогенезе скелета двузонных кораллов зачаточных осевых колонн. Среди ругоз вообще известны случаи как бы предварения развития склерактиний. Например, перфорация септ у позднеордовикских и силурийских *Calostylidae*, появление септ нескольких циклов у позднепалеозойских *Waagenophyllidae*. Это служит определенным подтверждением генетической близости обеих групп кораллов.

Неотения — исключение из онтогенеза зрелой стадии при сохранении способности размножения. Среди современных животных и растений неотенические явления распространены довольно широко, а у вымерших организмов они наиболее обоснованы у брахиопод, но ни в одном случае нельзя дать гарантии того, что мы имеем дело именно с неотенией.

Согласно Д. Л. Степанову (1957), неотения встречается среди ринхонеллид и продуктид (брахиоподы). Так, у пермских *Rhynchopora* молодые раковины уплощенные, линзовидные из-за слабой вздутости спинной створки, макушка менее загнута, чем у зрелых особей, синус и седло выражены слабо и т. д.; взрослые экземпляры отличаются сильной вздутостью спинной створки, отчетливыми синусом и седлом, а также резкой складчатостью. Совместное нахождение нормально развитых зрелых форм и равновеликих по высоте и ширине раковины брахиопод, фенотипически крайне сходных с молодыми особями, по Степанову, указывает на то, что в данном случае имеет место неотения. Аналогично и среди пермских продуктид некоторые формы характеризуются типичными для ранних стадий роста особенностями строения раковин и размерами, примерно одинаковыми с обычными экземплярами вида. Случаи проявления близкой неотении фетализации у мезозойских теребратулид описаны А. С. Дагисом (1974).

В этих и аналогичных случаях мы имеем дело не с современными амблистомой и аксолотлем, а с давно исчезнувшими организмами, момент достижения половой зрелости которых нельзя непосредственно констатировать. Мы можем только утверждать, что и в палеонтологии известны факты, напоминающие внешне проявления неотении. Сомнения вызваны прежде всего совместным нахождением полно развитых и «неотенических» форм. Если внешние условия были благоприятными, то почему же только часть особей достигла истинно половозрелой стадии? Ясно, что здесь не может идти речь ни о проявлении полового диморфизма (неповсеместная совместная встречаемость), ни об «угнетении» (опять же нахождение вместе полно и неполно выраженных фенотипов).

В онтогенезе особи различаются следующие стадии: детская (брефическая), юношеская (неаническая), зрелая (эффе-

бическая) и старческая (геронтическая). Основные признаки вида начинают складываться на юношеской стадии, а со зрелой — особь приобретает все характерные особенности вида. Личиночные стадии в ископаемом состоянии не могут сохраняться и поэтому особую важность приобретает изучение самых молодых особей, которые, к сожалению, также встречаются достаточно редко.

В ходе онтогенеза, как правило, прогрессирующие признаки закладываются раньше других и развиваются быстрее (принцип Менерта). Другой особенностью онтогенеза является возможность рекапитуляции признаков предков, хотя целый ряд таких фаз может смещаться или исчезать. Так, если некоторые аммониты проходят стадии развития сутурной линии гониатитов и цератитов, то у других из них последняя может не проявляться.

Филогенез — развитие филумов, образно говоря, ряд последовательных онтогенезов. Историю развития любой генетической линии невозможно представить простой суммой онтогенезов прежде всего потому, что должны элиминироваться боковые «слепые», узко специализированные звенья.

Каждый организм в своем развитии проходит три основных этапа — детство, расцвет и старость, дряхление. Совершенно аналогично такие же три этапа можно выделить и в любой генетической ветви.

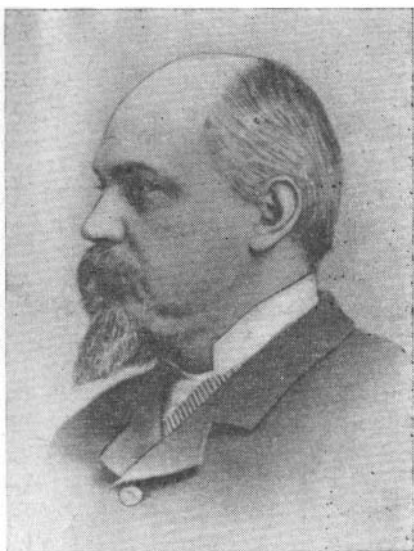
Одним из первых палеонтологов, вслед за Геккелем и Брокки, перенесшим принципы онтогенеза в общем виде на филогению, был А. Гайетт. Основанием для этого послужили мезозойские аммониты.

Эволюция головоногих, по А. Гайетту (1894 и др.), протекала от прямых раковин к свернутым, а в период «старения филума» под воздействием внешней среды (Гайетт был сторонник ортогенеза в смысле Эймера) раковины снова разворачивались, обладая в то же время очень сильно разветвленной («специализированной») сутурной линией.

Многие палеонтологи (Мойсисович, Помпецкий, Долло и др.) также рассматривали разворачивание раковин аммоноидей как крайний случай старения генетической ветви, приводя в качестве примеров триасовых *Rhabdoceras* и *Peuripleurites* из Choristoceratidae и *Cochloceras* (Cochloceratidae), юрских *Spiroceras*, *Parapatoceras* (Spiroceratidae), юрско-раннемеловых *Bochiantites* (Bochiantidae) и, конечно, меловых *Leptoceras*, *Ancyloceras*, *Uhligia* (Ancyloceratidae), *Crioceratites* (Crioceratidae), *Macroscaphites* (Macroscaphitidae), *Heteroceras* (Heteroceratidae), *Turrilites* (Turrilitidae), *Bostrychoceras*, *Nipponites* (Nostoceratidae), *Baculites* (Baculitidae) и т. д.

В конце прошлого и в начале нашего века многие исследователи (Гайетт, Бичер, Беллини, Соболев, Бейрлен, Шинде-

вольф и др.), основываясь на общей аналогии онтогенеза и филогенеза, выделяли так называемые филоциклы, состоящие из набора стадий, которые, по Ч. Бичеру (1898), и получили соответствующие названия — филэмбриологическая, филэфебическая и т. д. Большинство стадий, выделенных разными авторами, имеет много общего, отличаясь лишь деталями. Наиболее наглядно такое развитие прослеживается на изменении формы раковины и сутурной линии аммоноидей.



Альфёус Гайетт (1838—1902).

Три первые стадии филоцикла, по Д. Н. Соболеву (1924), — анабазис, стасибазис и катабазис — соответствуют

периодам «органического роста» ортотаксиса (филума), состоянию в нем «подвижного равновесия», регрессивным эволюционным изменениям или омоложению, а четвертая, метабазис, эквивалентна неоморфной фазе Бейрлена, на которой, по Соболеву, меняется направление развития ортотаксиса и возникают новые генетические линии.

В 1932 г. К. Бейрлен предложил свою схему филоцикла, в которой различал как главные стадии — ортогенез и неоморфоз, а в первой из них подфазы мгновенного появления нового филума направленного развития и сверхспециализации. К стадии неоморфоза К. Бейрлен приурочивал коренную перестройку развития и появление нового филума, допуская тем самым возможность новообразования от «сверхспециализированных» предков.

Наиболее обоснованы, вероятно, филоциклы О. Шиндевельфа (см. 1950), различавшего три главные стадии развития филума (типострофа): типогенез — первая фаза, на которой путем взрыва или количественной эволюции происходит внезапное возникновение крупных таксонов путем протерогенеза; типостаз — длительная стадия параллельного направленного (ортотенетического) развития; типоплиз — дисгармония, эволюционный регресс, сверхспециализация, предшествующие вымиранию.

Естественно, что история развития филума — значительно более сложное явление, чем онтогенез особи. На общую картину — зарождение — расцвет — вымирание — накладывается целый ряд факторов, например конвергенция, итерация, параллелизм и т. д. Кроме того, в истории Земли известно несколько

эпох общего расцвета органической жизни: для беспозвоночных — ранний кембрий, ордовик, ранний силур, средний девон, середина и конец триаса, юра, палеоген и др., для наземных животных — конец палеозоя, юра — мел (пресмыкающиеся), третичный период (млекопитающие).

В каждом филуме бывает несколько моментов эволюционного расцвета, например у палеозойских кораллов — ордовик — ранний силур, средний девон, ранний карбон. Четыре периода интенсивной адаптивной радиации наметил Дж. Симпсон (1935) для млекопитающих — конец триаса, поздний мел, палеоцен, начало эоцена. К концу каждого из них старые группы почти полностью вымирали, чтобы затем дать начало новым «адаптивным веерам.»

В эволюции крупных таксонов в общем случае можно выделить три фазы, на что указывали еще Гайетт и Депере:

1) фаза становления, возникновения нового, адаптивной радиации и дивергенции (вероятно, не стоит, следуя Шиндewolfу, безоговорочно принимать протерогенез);

2) фаза эволюционного расцвета — постепенное развитие, максимум видового разнообразия и динамическое равновесие между возникновением и вымиранием видов;

3) фаза эволюционного упадка, на протяжении которой происходит усиленная специализация, а в конце концов — вымирание и замещение освободившейся экологической зоны представителями другой генетической ветви.

Специализированные формы обречены на вымирание, так как не могут дать ничего нового, примеров чему очень много: девонские гелиолитоидеи и пермские ваагенофиллиды среди кораллов; пентамериды, продуктиды и спирифериды среди брахиопод; трилобиты, позднейшие динозавры и т. д. Примерами эволюционного регресса, «старения филума» могут служить все случаи связанного с потерей способности движения и других важных функций паразитизма. «Старение» филума, выражающееся в появлении в конце его истории специфических гидрофороидных колоний у мезозойских склерактиний, показано Н. С. Бендукидзе (1974).

О том, что эволюция происходит по какому-то заранее намеченному, предустановленному, плану, что она контролируется «внутренними силами», «волей», т. е. происходит на основе закономерностей в противовес случайностям, писали многие натуралисты, начиная с Ж.-Б. Ламарка. Э. Коп также видел и понял направленность эволюции и предложил назвать управляющую ею силу батмизмом. В. И. Вернадский (1928) предполагал, что эволюция направлена в сторону повышения миграции биохимических атомов в биосфере (понятие атома, по Вернадскому, нематериально), а П. Тейяр де Шарден (1959) полагал, что эволюция направлена к так называемой Точке омега, атрибуты которой трансцендентны.

Более четко эти мысли сформулировал немецкий эволюционист Г. Эймер (1897; и др.), предложивший теорию ортогенеза, т. е. развития на основе специфических законов. Г. Эймер считал неубедительными доводы ряда трансформистов, объяснявших возникновение новых признаков и функций их «полезностью». Эволюция, по его мнению, зависит от ограничений, закрепленных в результате развития предков, а главным фактором, обуславливающим направленное ортогенетическое развитие, является внешняя среда, непосредственно влияющая в строго определенном направлении на изменение наследственности.



Пьер Тейяр де Шарден (1881—1955)

Л. Плате (1913) ввел понятие ортоэволюции, определяемой, с одной стороны, ортогенезом (непосредственное, прямолинейное влияние внешней среды), а с другой — ортоселекцией (сохранение во времени определенного направления отбора).

Позднее эволюционисты-«неоламаркисты», признававшие первостепенное значение внутренних факторов в объяснении направленности эволюции, расширили понятие «ортогенез», понимая под ним прежде всего эволюцию на основе внутренних закономерностей.

Понятие «номогенеза» введено Л. С. Бергом (1922) как учение об эволюции на основе твердых нестатистических закономерностей под влиянием «внутренних сил» и внешних условий, исключая любое воздействие «случайностей», что, по мнению автора, подтверждается многочисленными примерами параллелизма.

Здесь нет возможности подробно анализировать эти и многие другие теории. Следует отметить, что существуют две крайние точки зрения на природу направленности эволюционного процесса: эктогенез, или ортогенез, в первоначальной трактовке Г. Эймера (главная роль отводится внешней среде) и автогенез, согласно которому развитие протекает по законам, обусловленным внутренними силами (батмизмом, по Копу).

Сторонники селектогенеза признают случайный ненаправленный характер наследственных изменений и направляющее влияние среды, осуществляемое путем отбора. Ввиду того, что случайностям отводится значительная роль, считается, что всякое эволюционное явление уникально и неповторимо, а потому нет смысла принимать предустановленную направленность эволюции в целом. Среди палеонтологов эта точка зрения в последние годы защищается Дж. Симпсоном (1944).

Многочисленные факты, показывающие, что первые представители родственных филумов, выделенных с учетом геохронологии, всегда в одном и том же смысле примитивнее их потомков, а тем более последних известных таксонов филума, послужили основой тому, что очень многие палеонтологи положительно восприняли принцип одинаковой направленности эволюции всех филумов таксона. Например, Э. Дакэ (1915) опирался в этом случае на историю развития наутилоидей от прямой раковины к свернутой. Л. Долло (1922), приняв за основу предложенный им ранее «закон необратимости эволюции», утверждал, что развитие раковины аммоноидей также строго закономерно направлено, причем все «неукладывающиеся в ряды» формы, по его мнению, представляли собой обреченные на гибель слепые ветви.

По мнению А. А. Любищева (1925 и др.), наблюдаемое единство развития выражается также в неравномерности: медленные направленные изменения прерываются бурными катастрофами. Эта точка зрения была развита А. Тинтаном (1972), заключившим, что короткие быстрые фазы кладогенеза, когда возникают крупные таксоны, сменяются длительными периодами анагенеза, на протяжении которых новые филумы не возникают. В подтверждение своих заключений А. Тинтан приводит несколько примеров из истории мезозойских аммоноидей, но признает, что в разных группах фазы кладогенеза не обязательно синхронны.

«Тенденции развития», направленность, закономерность эволюции у кораллов были намечены В. Лэнгом (1938) и подробнее Т. Воганом и Дж. Уэллсом (1943) среди Rhipidogyridae и Moptlivaltiidae (склерактинии). Суть «морфологических трендов» Вогана и Уэллса сводится к тому, что в пределах семейства эволюция происходила от простых одиночных форм через колониальные к наиболее сложной форме колонии — меандрической. Сейчас эта точка зрения получила подтверждение исследованиями Н. С. Бендукидзе (1974) склерактиний юры и мела. В разных семействах прослежена та же тенденция развития от одиночных форм до меандрической колонии, тогда как гиднофороидная колония знаменует собой сверхспециализацию, старение семейства, исчерпание возможностей адаптации к рифам.

Р. Г. Бабаев (1974), изучая кораллов юры, пришел к выводу о том, что характер их эволюции не зависит от среды. Переход

в новые адаптивные зоны влиял на количество особей в популяции, на видовой и родовой состав, но не на общую направленность развития филумов.

Основные тенденции в эволюции структуры скелета ругоз (ламеллярная склеренхима — фиброзная — трабекулярная) и характера его горизонтальных элементов (простые днища — неполные — появление диссепиментов) были свойственны определенным генетическим ветвям, каждую из которых можно рассматривать как семейство (Ивановский, 1975). Семейства развивались как параллельно синхронно (*Lycophyllidae* — *Pilophyllidae* — *Ptychophyllidae*, *Timorphyllidae* — *Aulophyllidae*, *Lophophyllidae* — *Lophophyllidiidae* и др.), так и рекуррентно гетерохронно (*Arachnophyllidae* — *Lithostrotionidae*, *Napsiphyllidae* — *Zaphrentoididae*, *Ptychophyllidae* — *Syathopsidae* и др.), а также итеративно (*Dinophyllidae* — *Amplexidae*, *Ptychophyllidae* — *Syathophyllidae* и др.).

В отношении темпов и характера эволюции среди ругоз выделяются две группы.

Главные изменения кораллов первой группы легче всего могут быть замечены в отношении какого-то одного-двух признаков (*Parawentzelella* в отношении *Wentzelella* и *Agetolites* — *Favistella* — частичная изменчивость по линии усложнения коммуникатности; колониальная *Palaeareaea* в отношении одиночных *Calostylis*, плеонофорный *Adamanophyllum* в отношении диафрагматофорных плерофиллид, целый ряд кораллов с осевыми колоннами и т. д.).

Такие ругозы обычно были узко распространены как в пространстве, так и во времени.

Изменчивость ругоз второй группы проявлялась в постепенном изменении морфологии по нескольким направлениям, тогда как резкое изменение одного-двух признаков для таких кораллов не характерно (виды *Entelophyllum*, *Ptychophyllum*, *Favistella*, *Tryplasma*, *Acanthophyllum*, *Palaeosmilia*, *Calophyllum* и многие другие). Эти ругозы, наоборот, без существенных отклонений чаще всего были широко распространены как в пространстве, так и во времени. Заметим, что еще О. Бульмэн (1933) писал, что и среди граптолитов одни группы развивались как бы под контролем среды, тогда как другие — под воздействием «расового старения.»

В том, что характер эволюции «предопределен», какую-то роль, возможно, играет и преадаптация, в общем случае — способность переселения в новые биотопы. По Л. Кено (1914), это выражается в том, что признаки, в одних условиях слабо выраженные или нейтральные, являются в то же время как бы уже готовыми приспособлениями к новым адаптивным зонам, попадая в которые организм становится как бы изначально приспособленным. Ряд исследователей отрицает даже сам факт преадаптации, тогда как другие (Георгиевский, 1974 и др.)

признают ее существующим самостоятельным эволюционным явлением, выделяя несколько фаз преадаптации.

Давно известно, что разные группы или генетические ветви организмов эволюционируют во времени по-разному и что существуют очень долговечные виды или более крупные таксоны. Еще Ш. Депере (1907) приводил в качестве примеров такие долговечные формы, как *Lagena* (юра — ныне), *Rotalia* (поздний мел — ныне) из фораминифер, морской еж *Cidaris* (триас — ныне), пелециподы *Nucula* (девон — ныне), *Modiolus* (девон — ныне), *Leda* (силур — ныне), *Pinna* (юра — ныне), *Lima* (триас — ныне), *Chlamys* (триас — ныне), *Ostrea* (триас — ныне), *Amussium* (миоцен — ныне), и многие другие, акулы, среди брахиопод — *Crania* (ордовик — ныне) и, конечно, *Lingula* (ордовик — ныне). Депере заключил, что *L. lewisi* из силура Готланда отличается от современной *L. anatina* меньшей величиной, более широкой и менее вытянутой раковиной и т. д., т. е. почти ничем. Быстро эволюционировали, по Депере, аммониты, климении, некоторые брахиоподы. Проанализировав историю развития позвоночных, этот ученый вывел закон, утверждавший, что быстрота развития группы обратно пропорциональна длительности ее существования.

Для групп и форм, эволюционировавших медленно, Т. Гексли ввел понятие «персистенции», т. е. стабилизации комплекса признаков данного таксона, причем входящие в его состав более низкие таксоны могут эволюционировать. Иными словами, если какой-либо род существовал длительное время, в его

составе могло быть много «короткоживущих» видов. К «загадкам персистенции» можно отнести мечехвоста *Limulus* и щитня *Triops cancriformis*, живущих по 200 млн. лет, многих известных с палеогена насекомых и, конечно, микроорганизмов, удивительно сходных с древнейших времен до наших дней.

Темпы и формы эволюции с позиций селектогена — анализировал Дж. Симпсон (1944), который различал три разряда скорости эволюции: горотелию, брадителию и тахителию. Горотелия — это «нормальный» темп эволюции в данном таксоне, не медленный и не



Джордж Гэйлорд Симпсон

быстрый. Слишком малые и большие скорости, не укладывающиеся в стандартное распределение скорости эволюции в таксоне, были названы бради- и тахителическими соответственно. Брадителия характерна для персистентных родов пелеципод, многие из которых существуют с палеозоя. Поскольку появление новых крупных таксонов (типов, классов, отрядов), как, впрочем, и всяких других, происходит внезапно и промежуточные формы, связывающие их с другими таксонами того же ранга, в ископаемом состоянии не известны, Симпсон допускает, что они существуют в виде небольших популяций, которые, согласно представлениям теории селектогенеза, способны к быстрому превращению в новые виды. Эта чрезвычайно высокая скорость эволюции и была названа тахителической. Тахителия характерна для так называемой квантовой эволюции, которая, по Симпсону, состоит в резкой смене адаптивной зоны (комплекса экологических условий) и приводит к появлению самых высших таксонов.

С нашей точки зрения брадителия хорошо подтверждает неизменность видов, а тахителия — сальтации. Так, щитень *Triops cancriformis* существует уже около 200 млн. лет: хорошо сохранившиеся остатки щитней, которые ничем не отличаются от современных и обитали в водоемах того же типа, что и сейчас, обнаружены в отложениях триаса. Этот вид встречается во всех климатических зонах и часто населяет временные водоемы типа весенних и дождевых луж, а его яйца сохраняют жизнеспособность 7—9 лет и могут разноситься ветром. Малые популяции и способность за счет переноса яиц образовывать изоляты, согласно теории селектогенеза, должны благоприятствовать его быстрой эволюции, но мы видим полнейшую стабильность. То же самое можно сказать и об африканских видах щитней, существующих с юры и более поздних эпох (Бирштейн, 1968).

Тахителия — явление, связанное с сальтацией или их серией. Очевидно, первые представители высших таксонов могут появляться за счет серии последовательных сальтаций, о чем свидетельствуют находки таких форм, как *Archeopteryx lithographica*. Однако даже находки связующих звеньев не говорят о наличии селектогенеза и нет никакой надежды на получение континуума. Между таксонами остаются зияющие пробелы, наличие которых не зависит от степени изученности группы.

Дж. Симпсон выделяет три формы эволюции: видообразование, филетическую и квантовую эволюцию. Такая классификация представляется нам искусственной.

Филетическая эволюция «заключается в длительном направленном (но не обязательно прямолинейном) сдвиге средних значений признаков популяции. Основная черта этого процесса состоит в том, что наблюдается не разделение популяции, а изменение ее в целом» (Симпсон, 1944; см. 1948, с. 304). Ка-

залось бы, сам факт такой филетической эволюции в корне противоречит макрогенезу, но у того же Симпсона (там же, с. 292—293) читаем: «Ступенчатый характер эволюции — появление скорее последовательных структурных ступеней, чем прямых последовательных филетических переходов — представляет собой более широко распространенную особенность палеонтологических данных, чем истинная прямолинейность, за которую она часто ошибочно принимается. Примеры можно взять из любой палеонтологической ветви, в том числе из истории европейских Equidae и двоякодышащих рыб. Эта весьма важная особенность сразу обнаруживает сходство с рисунком адаптивной решетки и это сходство почти наверное соответствует отношениям, реально существующим в природе. Те ступени, которые сохранились в виде ископаемых, представляют собой относительно широко распространенные статические популяции постепенно заселявшихся адаптивных зон, в то время как редкие, быстро изменявшиеся популяции переходного типа, как правило, отсутствуют среди ископаемых».

Таким образом, филетическая эволюция, равно как восходящие мутации Ваагена вроде рядов раковин палюдии *Viviparus* Неймайра (табл. II), представляет собой либо микроэволюцию, либо комбинацию микроэволюции и сальтаций. Имея достаточно материала, всякий ступенчатый ряд при желании можно представить в виде постепенного ряда и истолковать его как случай видообразования путем селектогенеза.

Что касается квантовой эволюции, то она ничем не отличается от обычного видообразования, ибо в обоих случаях происходит все тот же резкий скачок.

На основе изучения эволюционных рядов позднемиоценовых устриц, а также *Inoceramus*, *Scaphites*, *Baculites* и др. в связи с эпейрогенезом интересные данные получены Э. Кауфманном (1970), заключившим, что темп эволюции замедляется в эпохи трансгрессий и возрастает при регрессии.

С. Оно (1970), как и Симпсон, полагает, что при прочих равных условиях скорость эволюции увеличивается при уменьшении размеров популяции и продолжительности геперации (возраста наступления половой зрелости). Его примеры не совсем удачны, так как не доказано наличие прочих равных условий, хотя бы экологической обстановки эволюции сравниваемых таксонов. Бурная эволюция таких крупных животных, как мастодонты, не встретила помех со стороны длительной продолжительности их поколения.

Мы полагаем, что скорость эволюции, измеряемая приращением числа новых видов в единицу времени, зависит от наличия свободных ниш, но не зависит ни от темпов мутаций, ни от быстроты изменения внешних условий самой по себе, ни от любых других явлений, если они не связаны с появлением новых экологических ниш. Однако при наличии ниш скорость

эволюции, вероятно, больше при малой продолжительности генераций, чем при большой, при высокой численности населения, чем при низкой, при обширном ареале, чем при ограниченном, при большой плодовитости, чем при малой, поскольку вероятность хотя бы одной перспективной сальтации растет при увеличении числа особей. Нельзя, однако, исключить и того, что темп сальтаций достаточно велик, чтобы не ограничивать темп эволюции и тогда наше рассуждение о влиянии числа особей на вероятность сальтаций окажется неверным.

Связь между скоростью видообразования и скоростью вымирания видов таксона обусловлена тем, что в результате вымирания освобождаются ниши, а не тем, что одни виды превращаются в другие в результате постепенной трансформации.

Рассмотрим вопрос о монофилии и полифилии, как способах возникновения таксонов разного ранга. Эти понятия этимологически связаны с понятием филум, что значит генетическая ветвь, или последовательный ряд форм (таксонов, популяций, особей), каждая из которых является потомком предшествующей и предком последующей. Назовем эти формы элементами филума.

Если элементом филума считать особь, то, согласно макрогенезу, каждый вид имеет монофилетическое происхождение, так как начинается с единственной особи — предка. Правда, у раздельнополых перекрестно оплодотворяющихся видов особь не может дать потомство без спаривания с другой особью, но мы концентрируем внимание на той особи, которая несет геном нового вида, ибо другая особь не играет такой важной роли. С точки зрения селектогенеза почти все виды имеют в этом смысле полифилетическое происхождение, так как происходят в результате трансформации популяций. Однако, утверждая монофилию всякого вида (см., например, Шмальгаузен, 1969, с. 400), сторонники селектогенеза тем самым признают за элемент филума популяцию, а не особь, иначе они впали бы в противоречие. Нам кажется, что во всех случаях лучше считать элементом филума особь, так как тогда моно- и полифилию таксонов любого ранга можно было бы определять в одинаковых терминах. *Монофилия есть происхождение таксона от одной особи, а полифилия — от нескольких.*

Разберем сомнительные случаи. Амфидиплоидный вид является монофилетическим по определению, так как он начинается с одной особи. То, что он происходит путем слияния двух видов, не играет роли.

Лишайники — продукт симбиоза водорослей и грибов. Каждый их вид вполне подходит под название монофилетического по той же причине, что и амфидиплоидные виды. В составе лишайников могут быть представители двух классов грибов — аскомицеты и базидиомицеты, которые комбинируются с представителями двух типов водорослей — синезелеными и

зелеными. Это явно указывает на полифилетическое происхождение таксона лишайников, который включен в ранге класса в тип настоящих грибов (Вилли, 1966).

Г. Зальфельд (1913; см. также Рауп и Стэнли, 1974) обнаружил полифилию отряда аммонитин: два медленно развивавшихся глубоководных отряда *Lytoceratina* и *Phylloceratina* дали начало быстро сменявшим друг друга группам аммонитов.

Признаки млекопитающих неоднократно и независимо появлялись во многих линиях звероподобных рептилий, поэтому трудно, если не невозможно, добиться того, чтобы класс *Mammalia* был монофилетическим (Симпсон, 1959; см. Майр, 1968).

Многие таксоны оказались искусственными в том смысле, что объединяли, подобно классу лишайников, несколько неродственных, по сходных в силу конвергенции групп. Но все систематики стремятся устранить искусственность системы, проистекающую из полифилии таксонов. В ряде случаев практические интересы превалируют над теоретическими соображениями и создаются таксоны вроде класса лишайников или группы несовершенных грибов, куда помещены все виды пясного происхождения.

Глава II.

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА

... Систематика — начало и конец, альфа и омега каждой науки.

А. А. Любицев. 1968, с. 7

В своей повседневной практике палеонтология имеет дело не с живыми организмами, а с их фоссилизированными остатками — раковинами, отпечатками, ядрами, наружным или внутренним скелетом, следами жизнедеятельности и т. д. Поэтому в таксономии в случае вымерших организмов за основу могут быть приняты только различные особенности морфологии ископаемых остатков и отчасти путем специальных палеоэкологических исследований результаты реконструкции образа жизни этих организмов. Иными словами, в распоряжении исследователя имеется не генотип, а в идеале — только результат его проявления — фенотип. Однако совершенно ясно, что систематика вымерших организмов по своим принципам должна как можно ближе соответствовать систематике живущих сейчас родственных им групп.

Фенотип (Йогансен, 1926) — это совокупность всех признаков организма, результат взаимодействия генотипа с внеш-

ней средой. Элементарные вариации признаков называются фенами.

Фенон (Майр, 1971; по Кэмпу и Джилли, 1943) — фенотипически достаточно однородная выборка. Палеонтологи практически почти всегда имеют дело не с видами, а с фенонами и в этом заключаются особые трудности. Например, у животных с развитым половым диморфизмом самки и самцы представляют собой разные феноны, тогда как виды-двойники составляют один фенон.

Морфы — различные генетически детерминированные фенотипы одной популяции. В фенотипах прикрепленного бентоса должны непременно проявляться многие особенности, в том числе и характер субстрата. Это, конечно, затрудняет систематику и в то же время должно настораживать и предостерегать от чрезмерного увлечения многочисленными «новыми» таксонами.

Объекты систематики — это естественные группы организмов (кораллы, устрицы, рыбы, грызуны, хищники и т. д.). Если такая группа может быть включена в систему в любом ранге, она становится таксоном. Таксон — настолько обособленная группа, что ей может быть присвоена определенная категория. Это конкретное понятие: «вид» вообще не таксон, а *Canis lupus* — таксон.

К. Линнею приписывается афоризм — «Род создает признаки, а не признаки создают род». Особи принадлежат какому-либо таксону не потому, что они похожи, а похожи они потому, что принадлежат одному таксону. Виды одного рода происходят от одного общего предка, а поскольку каждый вид представляет собой определенную экологическую систему, то и более высокие таксоны являются как бы экологическими единицами.

Высший таксон — совокупность видов, имеющих общего предка, отделенная от других таких совокупностей разрывом.

Категория — уровень в классификации, составленный таксонами определенного ранга (вид, семейство и т. д.). Это абстрактное понятие, а относимые к категории организмы — конкретные объекты.

Вид объективен потому, что это наименьшая после особи объективно выделяемая таксономическая единица, ранг которой определяется однозначно. Высшие таксоны субъективны, так как имеется возможность произвольно присваивать им тот или иной систематический ранг; в природе не существует особь, объединяющая все признаки всех видов того же рода.

Если видовая категория подчеркивает специфичность, обособленность и отличие, то высшие категории — сходство между группами видов. Это также определяет субъективность рода и других высших категорий (но не естественных групп живот-

ных!), чем они коренным образом и отличаются от вида (Майр, 1971).

Таксономический признак — особенность представителя таксона, отличающая его от представителя другого таксона. Признак, с одной стороны, является показателем родства, а с другой — несет диагностическую функцию. Задача таксономиста — взвешивание признаков.

Таксоны устанавливаются на основе общих производных (синапоморфных), а не предковых признаков. Признак называется предковым, если он гомологичен таковому предкового таксона, и производным, если он существенно отличен. Сложные структуры (осевые колонны, типы диссепиментов и трабекул у кораллов, строение ручного аппарата брахиопад, замка у пелеципод, сутурной линии у аммонитов и т. д.) имеют больший вес, чем простые, даже если последних больше.

Признаки, не подверженные изменчивости, имеют малый вес для таксонов низкой (видовой) категории и большой — для таксонов высших категорий, и наоборот. Признак, встречающийся часто, но спорадически, имеет малый вес.

Один и тот же фенотипический признак в разных случаях может иметь неодинаковый вес, все зависит от его стабильности. Так, постоянство числа шейных позвонков (7) — признак класса млекопитающих, тогда как их количество у птиц не может быть даже родовым признаком. У лебедей оно, например, меняется от 23 до 25. Форма колонии у одних кораллов определяет род, тогда как у других вообще не является таксономическим показателем. То же самое можно сказать и в отношении ложнокоренных зубов млекопитающих.

Каждый вид представляет собой единственную в своем роде адаптивную зону, поэтому для обособления видов могут быть использованы экологические критерии, как, например, способность к симбиозу (*Moyerolites*, *Parafavosites* — среди силурийских табулятов). Всегда при выделении видов необходимо учитывать принцип, установленный Г. Ф. Гаузе (1934, 1935), согласно которому в гомогенных условиях два вида не могут сосуществовать, если их требования к среде аналогичны. Прежде всего это касается видов одного рода.

Одной из характерных особенностей всех кораллов должна быть признана по-разному проявляющаяся в разных их группах способность к вегетативному размножению, почкованию. Если представителям какого-либо рода (например, силурийский *Rhizophyllum*) была присуща одиночная форма роста, то вполне возможно, что в определенных условиях один из его видов мог временно перейти к образованию примитивных колоний (*R. elongatum*), а поэтому вряд ли обоснованно установление для таких форм специального родового названия.

Специфика таксономии вымерших организмов состоит в том, что палеонтология может располагать только фенотипом,

составленным ограниченным количеством фенотипов, а биологические критерии может использовать только предположительно, путем реконструкции.

Для геологической практики особенно важна таксономия категорий низкого ранга, так как стратиграфические границы в большинстве случаев основаны на смене видовых комплексов.

Многие полагают, что палеонтология не в состоянии констатировать наличие изоляции между видами, но в действительности дело обстоит иначе. Наличие репродуктивной изоляции можно установить по существованию дискретности, разрыва между двумя коррелируемыми комплексами признаков, а ее отсутствие — по непрерывной изменчивости фенотипа. Об этом неоднократно писали многие исследователи как биологи, так и палеонтологи, а в последнее время — В. И. Громова (1959), В. Е. Руженцев (1960) и др.

Очень сходные морфологически симпатрические виды называются видами-двойниками. Различие между ними почти всегда удается установить только на основе этологических и экологических критериев, поэтому выделять виды-двойники среди вымерших животных практически невозможно. Поэтому нельзя согласиться с Л. Л. Халфиным (1967), предложившим не только аллопатричные, но и гетерохронные виды-двойники. В таких случаях мы, скорее всего, сталкиваемся или с гетерохронным гомеоморфизмом или с итерацией.

Первым палеонтологом, по современному научно обосновавшим несовместимость утилитарных требований стратиграфии и теории эволюции, был А. Рауэ (1899), тщательно изучавший меловых морских ежей Великобритании. Однако до сих пор широко распространена совершенно лишняя научной основы концепция «палеонтологического» или «архистратиграфического» вида, достаточно ясно сформулированная Д. В. Наливкиным (1964, с. 34) «...расчленение разрезов и дробление видов можно продолжать все дальше и дальше. Естественно, возникает вопрос: когда же оно кончится? Ответ прост: когда размеры раковин руководящих форм превысят мощность выделяемых пластов». И далее: «В тонкослоистых плотных и тонкозернистых породах мощность прослоек уменьшается до долей миллиметра, но потребность в их палеонтологической характеристике и в выделении специфических дробных видов еще не возникла. Если она появится, то я думаю, наши микропалеонтологи смогут выполнить эту задачу...». Там же: «Иногда высказывается мнение будто чрезмерное дробление видов вредно, что оно затрудняет работу и вносит путаницу. В отношении видов, не имеющих стратиграфического значения, это мнение вполне правильно, что же касается видов, связанных с определенным стратиграфическим горизонтом, оно ошибочно и вредно».

К приведенным высказываниям комментарии излишни и невозможно не согласиться с К. М. Завадским (1968), заявившим в связи с вышеизложенным, что «вид — явление природы и нельзя с ним смешивать маркер».

Чтобы вымерший вид имел четкие границы, четкие морфологические и экологические характеристики, необходимо иметь совершенно ясное представление о его изменчивости в пространстве и времени, а последнее невозможно без тщательнейшей географической и хронологической привязки окаменелостей.

Существенные осложнения при систематизации вызывают параллелизм и конвергенция.

При составлении систематической схемы не следует увлекаться выделением монотипных таксонов, особенно родов (выделение мало обоснованных родов вообще крайне нежелательно). Такие факты в палеонтологии, к сожалению, наблюдаются довольно часто.

Наконец, выделение таксонов и их распределение по рангам может производиться только в строгой зависимости от родственных таксонов, чтобы не нарушать эквивалентности входящих в них категорий.

Одним из важных критериев в систематике является экологический. Единство требуемых биотических и абиотических факторов сохраняется в пределах таксона; для каждой последующей более высокой категории адаптивная зона расширяется.

При систематизации необходимо руководствоваться следующими основными положениями: феноны из одного стратиграфического горизонта представляют собой либо разные виды (обычно разных родов), либо результат проявления внутривидовой изменчивости; подвиды могут быть установлены только в отношении аллопатрических популяций; различать виды-двойники в палеонтологии практически нельзя.

При установлении видов ругоз, относящихся к различным эволюционным группам (см. выше), должны быть применены разные принципы.

Для одной группы типично существенное изменение одного морфологического признака. Так, *Caninophyllum archiaci* характеризуется посекстантным расширением септ, тогда как *C. patulum* — равномерным; *Dinophyllum involutum* и *Ptychophyllum stokesi* отличаются соответственно от *D. tenue* и *P. euryone* наличием вортекса, *Tabularia turiensis* от *T. septata* — зачаточными гребнеобразными, а не пластинчатыми септами, *Cantrillia oroniana* от *C. prisca* — редкими круто изогнутыми, а не плоскими утолщенными днищами и т. д. *Tryplasma asiatica* отличается от других видов этого рода наличием эпитекальных чешуй (экологический критерий). Также на экологической основе признаком вида может быть избрана характерная внешняя

форма, например, трохойдная *Holophragma mitrata* в противоположность туфлеобразной *H. calceoloides*.

Для другой группы характерны незначительные морфологические изменения комплекса признаков. Так, *Favistella alveolata* отличается от *F. rigida* отчетливыми септами двух циклов, из которых большие почти достигают оси, и наличием желобчатого перегиба по периферии днищ; у *Lithostrotion maccoyanum* ровные тонкие септы, как правило, не достигают небольшого чечевицеобразного столбика и кораллиты почти всегда мелкие, в то время как у *L. portlocki* утолщенные изогнутые септы обычно достигают звездчатого столбика, а кораллиты значительно крупнее.

Виды — представители разных параллельно развивавшихся родов, виды, сходные конвергентно, как и возникавшие итеративно, различаются ходом онтогенеза скелета, внутренним строением раковин или другими признаками.

Палеонтология пока не может дать однозначного ответа на такие вопросы, как границы ареалов видов и их экологические требования. Не всегда может быть получена гарантия того, что исследуемые сообщества установлены в месте их первоначального обитания. Все это осложняет дело. Но перед тем, как начать заниматься выяснением внутривидовых систематических соотношений среди любых организмов, необходимо получить наиболее исчерпывающие ответы на эти вопросы.

Морфы могут быть установлены на основе частичных морфологических отклонений у зрелых форм совместно распространенных особей. Поскольку они могут иметь аналогичные или близкие экологические требования, морфы одного вида могут совместно встречаться в одном пласте. При их констатации важную роль играют статистические методы. Подвиды могут быть определены на тех же основаниях, но при обязательной гарантии изоляции их ареалов. Естественно, что разные подвиды одного вида не встречаются совместно (рис. 6). Среди ружоз наиболее достоверными подвидами можно рассматривать раннепермских *Wentzella szechuanense szechuanense* из Южного Китая и *W. szechuanense orientale* с Дальнего Востока СССР или раннедевонских *Siphonophrentis variabilis variabilis* из штата Нью-Йорк и *S. variabilis euroraemum* из Болгарии.

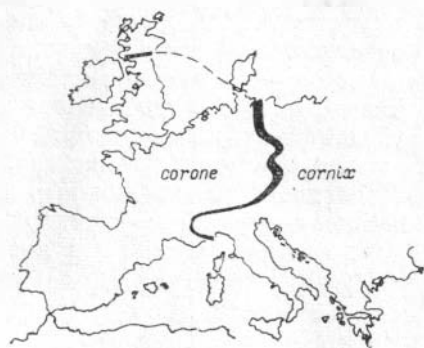


Рис. 6. Ареалы подвидов ворон *Corvus corone corone* (черная) и *C. corone cornix* (серая). Узкое затушеванное пространство — зона гибридизации (Майр, 1974, рис. 31).

Вероятно, не очень убедительны предложенные А. М. Обухом и др. (1968) критерии установления подвидов для средне-ландоверийских граптолитов *Hedrograptus janischewskyi janischewskyi* и *H. janischewskyi seras* (согласно авторам, у первого 12—9 тек в 10 мм, у второго 12—10 тек и несколько большие размеры рабдосомы). Оба «подвида» обнаружены в скважинах в чередующихся прослоях, а в скважине Н-3 даже совместно в интервале 150,2—151,9 м и так до 153,7 м.

Большинство современных высших таксонов содержит 20—30 % монотипических родов (страус, окапи, гаттерия) и это подчеркивает асимметрию всей системы органического мира. В то же время известны роды, в большинстве случаев среди насекомых, состоящие из огромного количества видов, например у дрозофил более 1000!

На протяжении эволюции дивергенция могла неоднократно возникать по одним и тем же направлениям (например, происхождение колониальных кораллов от одиночных в начале их истории и в триасе; возникновение в начале силура одновременно арахнофиллид и спонгофиллид от беспузырчатых циатофиллоидид и аналогичная картина в начале карбона в отношении литостроционид и лонсдалейд). Это нужно учитывать при построении систем, как и возможность неоднократных итераций и необратимость эволюции в принципе: колониальные формы не возвращались к одиночному образу жизни, тогда как одиночные довольно часто переходили к колониальной форме роста.

Если просто устроенные кораллы сплошь и рядом начинали формировать пузыристые элементы скелета, то обратные явления не происходили и т. д.

Принципы таксономических построений в отношении существующих сейчас и вымерших организмов в идеале должны быть тождественными, несмотря на специфику палеонтологических объектов. В палеосистематике необходимо использовать те же критерии, что и в неосистематике. Недопустимо, ссылаясь на какое-то «особое положение» палеонтологии среди других отраслей биологии, пытаться разрабатывать «новые», «специфические» принципы таксономии. Примером крайней степени невероятности может служить «система» мшанок-криптостомат, в основу которой положены количественные соотношения между прутьями, петлями и ячейками.

Итак, строить систему необходимо «снизу», но непременно под контролем «сверху», принимая тем самым за основу два уровня — видовой и самый низкий из необходимых, установленных в этой группе на основе исследований современных организмов. Если система кораллов должна строиться, начиная с древнейших (ордовикских) видов, то нужно учитывать, что ранг группы коралловых полипов — класс, не выше и не ниже, иначе нарушится равновесие и стройность системы.

При этом можно использовать так называемые промежуточные категории — надсемейства, подотряды и др.

Вряд ли можно признать удачной составленную без учета палеонтологических данных и довольно распространённую среди неонтологов систему современных кишечнополостных (Наумов, Пастернак, 1968). По этой схеме в классе Anthozoa выделяется ряд подклассов, причем в один из них — Hexacallia — включены отряды Actiniaria, Zoantharia, Antipatharia, Seriantharia и Madreporaria. Последний объединяет неподвижных одиночных и колониальных кораллов с наружным известковым скелетом, в том числе ругоз, склерактиний, табулят, гелиолитоидей, хететид, гетерокораллов. Если принять эту схему, то ругоз и табулят придется рассматривать надсемействами, а не отрядами или подклассами.

Хорошим примером может служить широко применяемая как палеонтологами, так и неонтологами система брахиопод. По характеру сочленения створок раковины тип Brachiopoda делится на два класса — беззамковых (Inarticulata) и замковых (Articulata). Дальнейшее подразделение основано на морфологических, анатомических и эмбриологических характеристиках видов. Так, среди замковых брахиопод выделяется несколько отрядов (Treatise, 1965): Orthida — ручной аппарат, служащий для прикрепления лофофора, представлен брахиофорами, есть зубные пластины; Strophomenida (включая продуктид) — нет ни спиралей, ни другого ручного аппарата; Pentamerida — брахиоферий состоит из системы пластин; Rhynchonellida — развиты круры; Spiriferida — ручной аппарат представлен спиральями; Terebratulida — раковина пористая, имеются петли разного типа.

Если объектом исследования являются только вымершие организмы, то палеонтологи вправе разрабатывать самостоятельные систематические принципы. В этом отношении прекрасным примером служат опять же аммониты, система которых основана на характере эволюции начальных стадий развития сутурной линии (Руженцев, 1960).

Результаты систематических построений можно изображать графически — в виде фенограмм, кладограмм или филограмм (рис. 7—9). На фенограммах отражается степень сходства между таксонами по абсциссе на условных расстояниях, а горизонтальные линии показывают уровни филетического развития. Кладограммы положением точек ветвления демонстрируют степень родства (по ординате откладывается время, а по абсциссе — степень различия). При построении филограмм по оси ординат откладывается время, по абсциссе — степень различия, а степень дивергенции определяется углом дивергенции: чем медленнее протекает эволюция, тем он меньше. На филограммах отчетливо видны такие явления, как конвергенция, параллелизм и итерация.

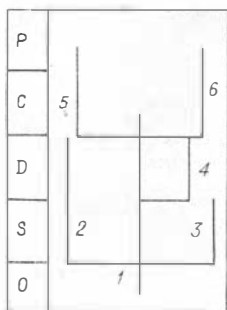


Рис. 7. Фенограмма ругоз подотряда Columnariina.

Цифрами обозначены надсемейства: 1 — Stauriicae, 2 — Arachnophyllicae, 3 — Spongophyllicae, 4 — Columnariicae, 5 — Lithostrotonicae, 6 — Lonsdaleiicae.

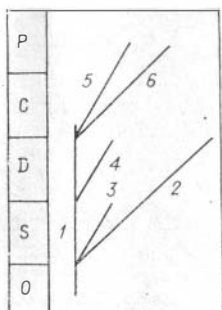


Рис. 8. Кладограмма ругоз подотряда Columnariina.

Условные обозначения см. на рис. 7.

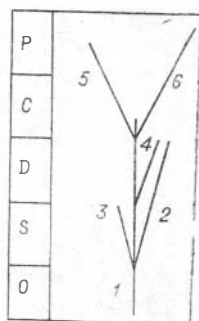


Рис. 9. Филограмма ругоз подотряда Columnariina.

Условные обозначения см. на рис. 7.

Существующее мнение о том, что если в неонтологии основная систематическая единица — вид, то в палеонтологии — род, можно объяснить следующим обстоятельством. Поскольку палеосистематик не может использовать генетический и очень часто экологический критерии, он выделяет морфологические виды. Морфологический вид — искусственная единица, которая в принципе может заключать в себе несколько различных, но неотличимых по ископаемым остаткам видов. Это и побуждает палеонтологов считать не вид, а род основной единицей в систематике. Не следует, однако, забывать о том, что иногда такие «роды» могут представлять собой на самом деле политипические виды.

Согласно трансформистским представлениям, разрывы между видами созданы вымиранием промежуточных форм, но если реконструировать все ископаемые популяции, через которые связаны эти виды, то возникает проблема объективного проведения между ними границ. В практической палеонтологии та же проблема якобы возникает при наблюдении хронологической последовательности популяций в случаях постепенного превращения одних видов в другие. Трудность кажется непреодолимой и Д. Рауп и С. Стэнли (1974), доверяя теории селектогенеза, считают, что «проблема вида в палеонтологии» будет стоять всегда.

С позиций макрогенеза проблемы вида в палеонтологии не существует, что подтверждается практикой. Разделение хронологически последовательных видов не вызывает каких-то особых трудностей, ибо трансформация одних видов в другие не наблюдается, но не потому, что имеются перерывы в отложениях, а потому, что ее нет в принципе.

Виды современных животных достаточно четко разграничены. Можно даже заключить, что переходы наблюдаются только внутри видов, т. е. между популяциями и подвидами. В то же время многие палеонтологи, вслед за Геккелем и Неймайром, придавали большое значение «переходным формам», «переходным группам», «связующим звеньям», в качестве которых, по их мнению, могут выступать группы любого ранга.

Конечно, переходных форм типа геккелевского «*Homo stupidus*» в отношении *H. sapiens* в природе никогда не существовало. Дело здесь не в неполноте геологической летописи: более чем за сто лет систематической палеонтологии все же можно было бы найти хотя бы одну «настоящую» переходную форму. Однако в то же время первые представители любой новой группы, если их рассматривать самих по себе, очень близки предкам, отличаясь, как правило, только основным признаком.

Кто такие среднеордовикские *Primitophyllum* — уже рогозы или еще только крупные одиночные аулопориды (табуляты)? Кому принадлежат разрозненные зубы *Microleptidae* из верхнего триаса Европы — уже древнейшим млекопитающим или еще рептилиям *Synapsida*? А *Dromatherium silvestre* из верхнего триаса Северной Америки — чьи это зубы? Сумчатого или рептилии?

Archaeopteryx lithographica фактически можно назвать рептилией типа *Pseudosuchia* с перьями, а древнейшего девонского стегоцефала *Ichthyostega* очень многое роднит с рыбами. Если бы эти первичные типы не имели адаптаций к новым зонам, дав многочисленным потомков, их включали бы в состав предковых групп как боковые ветви, «случайности.» Раннетретичных плацентарных можно было бы объединить в составе одного отряда, — например, одни виды палеоценовых *Protogonodon* были похожи на хищных, другие на копытных и т. д. — тогда как в результате более поздней дивергенции от этих примитивных млекопитающих произошли многие отряды современных животных.

И все же даже все известные, помимо перечисленных, промежуточные формы не заполняют и тысячной доли пробелов между таксонами. Чем выше ранг таксонов, тем значительнее разрывы между ними. Между типами они столь велики, что Дарвин колебался при попытке распространить на них свою схему происхождения высших таксонов путем дивергенции.

Наиболее уязвимым местом современных палеонтологических исследований является недооценка роли внутривидовой изменчивости.

Изменчивость может быть негенетической (временная, экологическая, травматическая, касты насекомых) и генетической (половой диморфизм или не связанный с полом полиморфизм). Примеры биотопической, сезонной изменчивости хорошо известны среди кораллов, например, периодическое изменение

плотности днищ у табулят и ругоз. Б. В. Преображенский (1967) связывает эти явления с моментами размножения. Среди ругоз аналогичные случаи постоянно встречаются только у представителей подотряда *Cystiphyllina*, а у остальных кораллов — лишь спорадически (Ивановский, 1975).

Форма полипняка сильно зависит от степени подвижности воды (рис. 10). Так, у берегов Флориды в слабо подвижной среде колонии *Porites porites* тонкие, стройные, а *Diploria clivosa* — пышные, высокие; при сильном течении ветви *Porites porites* становятся короткими, а при бурном — колонии *Diploria clivosa* приобретают плоскую форму (Воган, Уэллс, 1943).

Внешний вид брахиопод и моллюсков сильно зависит от плотности популяции: чем плотнее располагаются раковины на субстрате, тем они более удлинненные (рис. 11). Если в спокойной среде раковины имеют округлый облик, то представители того же вида в рифах и банках становятся сдавленными, неправильной формы (например, *Anodonta*, *Ostrea*; Эгер, 1963).

Возрастная изменчивость палеозойских аммоноидей хорошо изучена В. Е. Руженцевым (1960).

Для обозначения полиморфизма в конце прошлого и в начале нашего века иногда применялась так называемая «тройная номенклатура Кутаня» — к родовому и видовому названиям добавлялось указание на тип изменчивости. Например, для *Helix striata* было установлено 20 таких типов, а для *Bulimus detritus* — 13: по величине (*major*, *medius*, *minor*), по вздутости раковины (*inflatus*, *normalis*, *elongatus*), по окраске (*albidus* — белая, *radiatus* — полосатая, *corneus* — роговая), по закручиванию (*regularis*, *irregularis*), а также *laevigatus* (гладкая) и *excoriatus* (морщинистая) раковины.

Изменчивость может быть следствием географической неоднородности внешней среды. Основа изменчивости — способ-

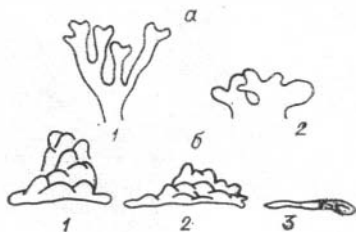


Рис. 10. Изменчивость формы колонии современных кораллов в зависимости от среды.

а — *Porites porites*. Флорида (1 — тихая вода, 2 — волнующееся мелководье); б — *Diploria clivosa*. Флорида (1 — спокойное, 2 — волнующееся, 3 — сильно волнующееся мелководье) (по Вогану и Уэллсу, 1943).

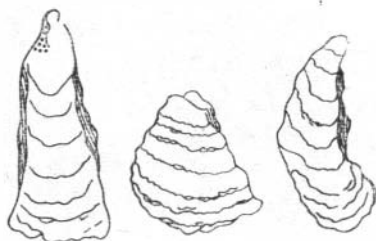


Рис. 11. Ненаследственная изменчивость внешней формы *Ostrea hebridica*.

В центре — обычная форма (Британские острова), по краям — экземпляры из устричной банки, берег Дорсет. Средняя юра (Эгер, 1963, рис. 9.5).

ность генотипа в разных условиях давать разные фенотипы. В конечном счете географической изменчивости подвержены все признаки по всему ареалу вида.

При выяснении степени внутривидовой изменчивости может помочь статистика, хотя статистика, конечно, не таксономия. К измерениям всегда нужно подходить осторожно, особенно, если животные продолжают расти после достижения половозрелой стадии (рыбы, змеи, многие кораллы и мшанки).

Биометрические способы основаны на изучении распределения частот значений отдельных признаков или их отношений (Ньюэлл, 1956; Имбри, 1956; Сильвестр-Брэдли, 1958; Жеховский, 1964; и др.). В общем случае одномодальные кривые по всем признакам свидетельствуют почти всегда о принадлежности исследуемых объектов к одной популяции. Если морфология отчетливо прерывиста, то, как правило, мы имеем дело с проявлением полового диморфизма или с разными популяциями.

Одним из первых палеонтологов, предположившим существование у вымерших морских беспозвоночных полового диморфизма, был Э. Мюньер-Шальма (1892). Он считал признаками самцов аммонитов мелкие раковины с длинным выростом, а самок — более крупные раковины, лишенные выростов (примеры автора — соответственно «*Normannites*» и «*Cadomites*» из средней юры Франции). Эту точку зрения разделяют сейчас многие исследователи (рис. 12).

Некоторые палеонтологи предполагали существование полового диморфизма и у брахиопод (например, Степанов, 1957); при этом также учитывались форма и размеры раковины, характер скульптуры и др. Но и здесь на этот счет не существует единой точки зрения. Более определенное и единодушное мнение высказывается в отношении полового диморфизма остракод (Иванова, 1968), табл. III.

Если половой диморфизм отчетливо выражен у представителей какой-либо живущей в наши дни группы животных, имеются все основания предполагать его наличие и у их вымерших предков. Во всяком случае к его распознаванию, к выработке соответствующих критериев необходимо стремиться, так как, кроме решения биологических проблем, это должно способствовать упрощению стратиграфической корреляции.

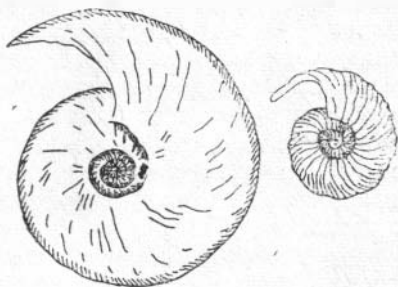


Рис. 12. «*Quenstedtoceras (Bourkelamberticeras) henrici*» (слева) и «*Q. (Quenstedtoceras) macrum*» (справа) из верхней юры Польши, $\times 3/8$. По Маковскому, 1962; самка и самец одного вида соответственно.

Половой диморфизм, возможно, был выражен и у трилобитов, во всяком случае интересные факты намечаются при рассмотрении некоторых их кембрийских комплексов Сибири.

Из одного обнажения камешковского горизонта (нижний кембрий) Кузнецкого Алатау Л. Н. Репина (1966) описала *Planaspis gelasinica* и *P. erbaensis*. Отличием послужили более резкое расчленение у *P. gelasinica* глабели, сильнее развитая депрессия на неподвижных щеках, почти прямая краевая кайма, отогнутая по бокам. Такие же синхронные пары трилобитов известны из базаихского горизонта (нижний кембрий) юга Сибири: *Sibiriaspis chomentovskii* и *S. spinosa*, *Minusella lochmanae* и *M. chakassica*, из того же камешковского — среди видов *Sajanaspis* и др. (там же, табл. 2, с. 23 и т. д.).

Аналогичные факты проявляются и у позднекембрийских трилобитов. Так, из «стратотипа верхнего кембрия» (?), расположенного на р. Кулюмбе (Сибирская платформа), А. В. Розова (1964, с. 73—75, рис. 2) установила *Nganasanella tavgensis* и *N. interminata* (у первого менее широкая и менее резко сужающаяся вперед глабель со сглаженной поверхностью).

Начало изучению фенотипической изменчивости в палеонтологии было положено М. Гернесом (1856), проследившим от миоцена доныне изменчивость раковин *Cancellaria cancellata*. В этом отношении классическими могут быть признаны работы М. Неймайра по палюдинам из пресноводного плиоцена Славонии, В. Ваагена по мезозойским аммоноидеям, позднее — Н. И. Андрусова по понто-каспийским плиоценовым *Dreissensiidae* и ряд других.

Основополагающей нужно назвать работу В. Ваагена (1869) по юрским «*Ammonites subradiatus*», где пространственные ряды изменчивости он впервые предложил называть «вариациями», а ряды во времени — «мутациями». Основой для мутаций послужили исследования морфологии сутурной линии раковин из разных сменяющих друг друга горизонтов. По Ваагену, вариации создаются средой, а мутации — наследственными («внутренними») факторами, они всегда происходят в одном направлении, даже регрессирующие мутации отличаются от предков; каждая из них может сопровождаться вариациями.

М. Неймайр был первым, кто особо подчеркнул теснейшую связь зоологии и палеонтологии, показав на многочисленных палеонтологических примерах справедливость теории эволюции.

Изучая ряды *Viviparus* из левантийских отложений Дунайского бассейна, М. Неймайр (1871, 1889) установил, что у наиболее древних их представителей обороты раковины гладкие, вверх по разрезу они становятся более плоскими, постепенно формируется один, а затем второй киль (табл. II). У наиболее молодых форм кили покрываются зубчиками и бугорками. Ту же тенденцию в характере изменчивости во времени он

установил для найденных в тех же отложениях раковин других гастропод (*Melanopsis*, *Neritina*) и пелеципод (*Unio*). В то же время М. Неймайр занимался изучением географической изменчивости современных моллюсков, например сицилийских садовых улиток *Iberus*, у которых раковина может меняться от высокой вздутой до низкой килеватой.

Другие палеонтологи, сторонники так называемого «функционального метода» (Годри, отчасти В. О. Ковалевский), брали за основу крайние члены намеченного филогенетического ряда (современный и древнейший из известных), устанавливали в соответствии со своими взглядами промежуточные звенья, не известные в то время науке, основываясь при этом на какой-то одной «основной функции» (коренные зубы, пальцы стопы, сутурная линия и др.), порой не считаясь с хронологией, и строили «генетические деревья.»

Недооценка изменчивости приводит к дроблению видов, к установлению из отложений одного возраста небольшой площади множества «видов», иногда даже одного рода. Один из наиболее известных «дробителей» — С. Бэкмен (1887—1907).

Палеонтологи, занимающиеся граптолитами, за основу выделения видов даже в едином тафоценозе принимают количественные различия, сводящиеся чуть ли не к долям миллиметра. Многие кораллисты считают важным систематическим признаком изменение диаметра кораллитов табулят от — до и установили таким путем более 400 «видов» *Favosites*. Их, кстати, совершенно не смущает, что размеры, как правило, перекрывают друг друга (1—2; 1,5—2,5; 2—3 мм и т. д.) и образуют единый ряд изменчивости. Если в распоряжении исследователя имеется большой материал, изменчивость изучается, если 5—10 экземпляров или меньше — каждая особь становится достойной возведения в ранг «нового вида». А какой ущерб наносит «дробление» стратиграфии! Оно не только вносит путаницу в расчленение разрезов, но и затрудняет корреляцию.

Для изучения изменчивости исключительно важна точность географической и стратиграфической привязки палеонтологических объектов,



Мельхиор Неймайр (1845—1890).

Все живое обречено на смерть. Это справедливо не только в отношении особей, но и в отношении видов, родов и более крупных групп организмов.

Д. Н. Соболев, 1924, с. 178

Хронологическая смена фаунистических комплексов может быть вызвана их миграцией или вымиранием организмов.

Данные палеонтологии свидетельствуют, что в истории Земли постоянно происходили миграции организмов как по суше, так и в морях. Значительная скорость распространения и расселения животных и растений делает возможной достаточно точную биостратиграфическую корреляцию. Для морских беспозвоночных, расселяющихся в личиночном (планктонном) состоянии в этом отношении первостепенную роль играют направление и характер (теплое, холодное) течений. Поэтому в периоды великих трансгрессий морские беспозвоночные широко распространялись.

Развитие миграций способствует обмену фаунистических комплексов, а прекращение — их обособлению, изоляции, определяет провинциализм.

Еще Ж. Кювье обратил внимание на то, что если мы встречаем остатки наземной фауны, сменяющейся в вышележащих слоях морской, а на смену последней снова появляются сухопутные организмы, то этот новый комплекс существенно отличается от более древнего. Такое явление основоположник палеонтологии объяснял именно миграциями — первый комплекс исчез в связи с наступлением моря, а второй появился после начала регрессии из других мест. Таким образом, Ж. Кювье впервые установил связь расселения организмов с погружениями и поднятиями материков, т. е. с изменением условий жизни (с «миграцией среды»).

Случаи, встречающиеся при построении филогенетических рядов, когда разные их звенья из разных стратиграфических уровней обнаруживаются в различных местах (на примере юрских и меловых *Gryphaea*), Ш. Депере (1907) также объяснял миграциями.

Палеонтологические данные, основанные на миграции наземных позвоночных, подтверждают как теорию дрейфа континентов, так и периодическое существование непосредственной сухопутной связи между Евразией («страной *Lepidodendron*») и Гондваной («страной *Glossopteris*»). Действительно, каменноугольные амфибии *Loxommidae* (*Spathiocephalus*) из-

вестны в Шотландии и Канаде, рептилии позднего карбона *Edaphosaurus* — в Европе и Северной Америке, позднепермские *Raetiasauridae* — в Европе и Южной Африке, позднепалеозойские *Mesosaurus* — только в Южной Африке и Южной Америке, батрахозавры — только в Лавразии, позднетриасовые *Thecodontosaurus* — в Европе, Северной Америке и Южной Африке, позднеюрские *Barosaurus* — в Северной Америке и Восточной Африке, *Stegosaurus* — в Европе и Северной Америке, юрские — раннемеловые *Megalosaurus* — в Европе, Африке и, возможно, в Северной Америке, меловые *Titanosaurus* — в Европе, Индии, Африке, Южной Америке. Таких примеров достаточно много. С конца мелового периода на разъединенных участках, бывших Лавразии и Гондваны, началось параллельное развитие некоторых групп животных (подтверждается на примере копытных).

После того, как в плиоцене образовался Панамский перешеек, из Северной Америки на юг устремились саблезубые тигры, медведи, собачьи, мастодонты, где до того времени существовали специфические сумчатые, неполнозубые, оригинальные копытные. Миграция в обратном направлении происходила более затрудненно, хотя некоторые неполнозубые проникли и на север Америки. Образование Панамского перешейка сказалось и на морских беспозвоночных, поскольку связь между Тихим и Атлантическим океанами прервалась.

Для выяснения направлений миграций удобно строить хронохорограммы (рис. 13), на которых фиксируется как пространственное распространение (по горизонтали), так и геохронологическое (по вертикали).

Окаменелости или их комплексы «древнего» облика, если они встречаются в более молодых, чем обычно, отложениях, Ф. Фрех (Динер, 1934) назвал суперститовыми фаунами. Классическими примерами современных реликтов служат очень близкая юрским рептилиям новозеландская гаттерия (*Sphenodon*), кистеперая рыба *Latimeria*, сходная с мезозойскими целакантами, растущее в Китае *Ginkgo biloba*, австралийские сумчатые и т. д. Существование суперститов (реликтов) вызвано изоляцией при оптимальных условиях обитания. Обратное явление — так называемые колониальные фауны, когда в древних отложениях появляются формы и комплексы, ра-

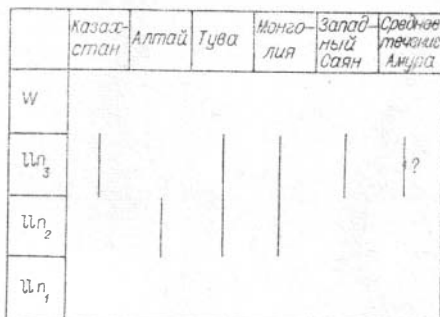


Рис. 13. Хронохорограмма *Tuvaella rackovskii* Tchern. (брахиопода, ранний силур).

нее считавшиеся более молодыми, впервые более 100 лет назад установил И. Барранд. Такие случаи связаны либо с плохой изученностью фауны (чаще), либо с действительным открытием наиболее древних представителей какой-то группы, позднее широко распространившейся (реже).

Рекурренция — повторное появление в разрезе вместе с соответствующими фациями отдельных форм или целых фаунистических комплексов. Впервые это явление было установлено еще в прошлом веке Вильямсом по материалам из девона штата Нью-Йорк, а Дж. Холл тогда же показал, что в карбоне Индианы некоторые комплексы появляются в разрезе до пяти раз (Динер, 1934). Рекурренция — типичный пример миграции популяций одновременно с «миграцией среды» (табл. I).

Все эти понятия применимы в биостратиграфии, где необходимо учитывать такие случаи при корреляционных построениях.

Установить причину периодических смен фаунистических комплексов в истории Земли впервые попытался Ж. Кювье (1825, см. 1937), предложив теорию катастроф.

Ж. Кювье, так же как и К. Линней, а в первые годы своей научной деятельности и Ч. Дарвин, был сторонником неизменяемости видов, хотя прямо никогда не касался причин их возникновения. Под катастрофами он понимал «геологические перевороты», прежде всего сменяющие друг друга во времени трансгрессии и регрессии, которые, по его мнению, происходили быстро, уничтожая все живое. Такие катастрофы открывали путь новым видам из других мест, например осушение содействовало распространению сухопутных животных, а затопление — морских.

Крайность теории катастрофизма — креационизм. Его сторонники — ученики и последователи Ж. Кювье (Д'Орбиньи, Агассиц, Барранд, д'Аршьяк) — совершенно определенно утверждали, что катастрофы происходили одновременно по всей Земле, они приводили к уничтожению всего живого, на смену чему после нового акта творения во всех группах органического мира приходили новые виды; таких актов, по д'Орбиньи, в истории Земли было 27. К сожалению, до сих пор эти взгляды часто приписываются самому Кювье.

Ч. Дарвин (1859, см. 1939) считал вымирание медленным процессом, обусловленным борьбой за существование, вытеснением старых групп вновь возникшими. Он полагал, что, поскольку крупные животные вообще размножаются медленнее мелких, они и вымирают быстрее, причину массовой их гибели нужно искать в недостатке пищи.

Очень трудно себе представить, чтобы таким путем в конце мела вымерли и хищные и травоядные динозавры, поскольку известно, что в это время на всех континентах существовала пышная растительность. Довольно наивны предположения

о том, что массовая гибель животных была вызвана повсеместными эпидемиями [Квенштедт, Неймайр].

Э. Коп [1896, 1904] утверждал, что наибольшая эволюционная перспектива принадлежит тем формам и группам, у которых адаптивное строение сопровождается пластичностью изменчивости. Специализированные формы хорошо живут только в строго определенных условиях в данный момент, но при малейшем их изменении непременно обречены на гибель. К близким выводам пришли А. Уоллес и О. Марш.

Д. де Роза (1899, 1931) установил так называемый закон ограниченности количества изменчивости. Согласно этой теории, постепенное накопление специализации в филоуме приводит к тому, что возможные варианты морфофизиологической изменчивости в конце концов оказываются полностью исчерпанными, группа становится сверхспециализированной, обреченной на гибель. Действительно, согласно принципу соотношения частей тела, предложенному Ж. Кювье, появление в ходе эволюции некоторого признака должно сопровождаться соответствующим, строго определенным изменением других частей организма. Поэтому, гипертрофия любого органа ведет к подчинению изменчивости всего организма этому органу, что неизбежно ограничивает изменчивость в других направлениях. Аналогичной точки зрения придерживался и Л. Долло.

Основная идея работ М. В. Павловой (1924) и А. П. Павлова (там же) — катастрофические явления типа извержений вулканов или наводнений проявляются спорадически, локально. Они не могут сразу полностью уничтожить группу или тем более несколько групп. Авторы подчеркивают, что изменение внешней среды пагубно действует на организмы, имеющие узкую специализацию и адаптивную редукцию органов, хотя такие факторы, как смена климата и горообразование, протекают крайне медленно и не могут существенно повлиять на гибель и выживание. По А. П. Павлову, существует не одна причина вымирания, а целая их серия, взаимосвязанных и не связанных между собой, не все из которых нам известны.

Факты свидетельствуют, что моменты старения и вымирания филоумов исторически совпадают с периодами появления наиболее специализированных их представителей. Можно вспомнить о пермских ваагенофиллидах из ругоз, о спирифериде и других брахиоподах, об исключительно сложной суртурной линии аммонитов, об огромных размерах меловых динозавров, о колоссальных рогах шотландского оленя *Megaceros*, о клыках *Machairodus* и *Smilodon* (саблезубые тигры), т. е. о многочисленных примерах на уровне таксонов самого разного ранга (табл. VI).

Очевидно сверхспециализация видов высшего таксона в фазе его эволюционного упадка неразрывно связана с чрезвычайным увеличением их числа и возникающей в связи с этим

«теснотой» в биоценозах. Тогда существование видов становится возможно лишь в результате дробления прежде широких ниш на крайне узкие, в каждую из которых втиснут особый вид.

Специализация чревата опасностью вымирания по той причине, что нефункционирующие структуры выпадают из-под контроля отбора и начинают деградировать вследствие накопления мутаций. Возможно, отбор даже благоприятствует таким редуцирующим мутациям, о чем говорит, например, очень быстрая утрата глаз пещерными популяциями животных. Роковые последствия вытекают из необратимости этих изменений и безвозвратной утраты органов, чрезвычайно важных для сохранения «универсальности» и способности к широкой адаптивной радиации. Раз начавшаяся специализация суживает выбор возможных путей эволюционного развития и чем дальше она заходит, тем сильнее сказывается ее канализирующая роль. В конце концов выбор настолько суживается, что утрачиваются всякие эволюционные перспективы, когда уже никакие скачки не могут вдохнуть новую жизнь в разрушенный мутациями видовой геном.

В связи с проблемами исчезновения одних органических групп и расцвета других необходимо рассмотреть также «принцип вытеснения» Дарвина — Неймайра и «принцип замещения». Согласно первой точке зрения, более приспособленные животные могли просто вытеснять менее приспособленных.

Ч. Дарвин, а особенно его последователи Т. Гексли, И. И. Мечников и другие считали одним из главнейших факторов эволюции так называемую «жестокую борьбу за существование».

Вряд ли стоит придавать такое большое значение «жестокой борьбе» как эволюционному фактору. Действительно, если волк съест мышь, от этого не только не появится на свет корова, но и не освободится занимаемая мышами адаптивная зона. До сих пор не известно ни одного доказанного случая полного физического истребления какого-либо вида другим. Мы не имеем в виду здесь примеры безжалостного истребления животных человеком (дронты, странствующий голубь, стеллерова корова, бескрылая гагарка и, к сожалению, многие другие).

Скорее всего мы можем согласиться с К. Нэгели (1884) и его последователями в том, что конкуренция устраняет менее способных к существованию, но не оказывает непосредственного влияния на становление сложного, более совершенного и прогрессивного.

Сторонники второго направления В. П. Амалицкий (1896), Н. Н. Яковлев (1922), П. П. Сушкин (1922) и другие полагали, что животные, сменившие более древних, не «вытесняли» их, а занимали адаптивную зону, освободившуюся после вымирания этих организмов, что происходило независимо. Действи-

тельно, можно ли себе представить, чтобы заполонившие в буквальном смысле слова в мезозое всю Землю рептилии были почти мгновенно вытеснены очень малочисленными мелкими млекопитающими? Было бы просто противозачинственно, чтобы, образно говоря, две с половиной губки на границе раннего и среднего кембрия полностью вытеснили миллиарды археоциат. Также невозможно себе представить, чтобы отсутствовавшие в палеозое склерактинии мигом бы «вытеснили» ругозы.

Эпоха почти полного вымирания кораллов, отвечающая эпохе регрессий, — конец позднего девона. С начала поздней перми все оставшиеся к тому времени семейства начали заметно сокращаться, их эволюция пошла на убыль и к началу триаса не было уже ни одной ругозы.

На границах силура и девона и девопа и карбона вымирали не поголовно все ругозы. Редкие представители всех известных тогда подотрядов сохранялись с тем, чтобы вслед за наступлением трансгрессии дать начало итеративной дивергенции. Это были агерматипные, как правило, мелкие одиночные просто устроенные кораллы («циатаксониевая фауна»), приспособившиеся к жизни на больших глубинах.

В ходе эволюции ругозы приобретали способность формировать все более совершенный скелет. Постепенно это вело к большей специализации. Достигнув наивысшей стадии специализации, филум прекращал существование. Если сильно изменчивые в отношении морфологии цистициллиды в среднем девоне достигли максимума специализации (арочные пластины, «септальные конусы» и др.), то к концу этой же эпохи они уже полностью исчезли; быстро эволюционировавшие ругозы с осевыми колоннами (аулоциллиды, аксоциллиды), представлявшие один из пределов специализации, существовали очень мало. Это же справедливо в отношении ваагеноциллид, отличавшихся существенным усложнением осевых колонн (клиностабулы, клинодиссепименты и др.) и развитием у многих из них нескольких циклов и порядков септ.

С другой стороны, обладавшие примитивным скелетом стрептелазматыды, циатоциллоидиды, амплексиды, плероциллиды



Владимир Прохорович
Амалицкий (1860—1917)



Петр Петрович Сушкин (1868—1928)

существовали без особых изменений достаточно долго, иногда на протяжении нескольких периодов. Следует признать что если бы возможности изменчивости были в принципе безграничны, мы не смогли бы констатировать границ ни одного таксона и все здесь сказанное в определенной степени выступает в поддержку принципа де Роза.

Один комплекс вытесняет другой лишь в случае пришествия его в готовом виде со стороны. Так, в плиоцене сумчатые Южной Америки были вытеснены пришедшими с севера высшими млекопитающими. Однако на примере мезозойских рептилий и третичных млекопитающих видно, что новая автохтонная фауна не смогла бы формироваться путем вытеснения старой и ее зарожение ста-

новится возможным лишь после вымирания последней.

Принцип экологической дивергенции видов биоценоза приводит к дискретности ниш, что делает невозможным постепенный переход из ниши в нишу и тем самым препятствует видообразованию путем селектогенеза. Если бы между типами организации, соответствующими разным нишам, не было дискретности, то переход из одной ниши в другую посредством отбора не представлял бы затруднений. Поскольку дискретность ниш создается за счет отбора, то отбор изменил бы собственным принципам, если бы ее нарушил. Так, мезозойские млекопитающие легко переходили бы в ниши, занятые рептилиями, вытесняя их в силу своего конституционного превосходства.

Однако для перехода из ниши в нишу нужна сальтация. Судьба ее будет зависеть от того, занята или свободна ниша, к которой она преадаптирована. Если ниша занята, то сальтация, очевидно, не имеет шансов сохраниться. Отсюда понятно, почему видообразование мезозойских млекопитающих было ограничено и почему оно настолько облегчилось после вымирания рептилий, что третичный период по праву называется периодом млекопитающих.

На жизнь организмов заметное влияние, вероятно, оказывали неоднократно повторявшиеся инверсии магнитного поля

Земли, «переполнюсовки», что могло быть сопряжено с увеличением количества космической радиации при ослаблении магнитного поля и его экранирующих свойств. Однако здесь следует иметь в виду следующее обстоятельство. За последние 5 млн. лет магнитный полюс Земли менял свое положение около 20 раз, но за это время не произошло никаких резких смен фауны, ничего подлинно катастрофического. Если такое явление и оказывало воздействие на органический мир, то только на уровне микроэволюции.

В истории Земли происходили действительно катастрофические события, приводившие к почти полному обновлению комплексов и групп организмов. Таких моментов было несколько и при внимательном рассмотрении они явно отличаются друг от друга, следовательно, они были вызваны разными причинами. Остановимся на них более подробно.

1. Граница криптозоя и фанерозоя (около 570 млн. лет назад) исключительно отчетлива и своеобразна не только из-за смены состава известных еще и в докембрии типов и групп морских беспозвоночных (рис. 14), но прежде всего тем, что представители всех этих групп практически одновременно начали формировать карбонатный, хитиновый, или фосфатный, скелет. Если уходящие в глубь криптозоя корни животного царства, такого разнообразного в кембрии, сейчас не могут быть четко прослежены, то это вызвано именно тем, что отсутствие скелета служит главным препятствием для фоссилизации.

Согласно Л. Беркнеру и Л. Маршаллу (1965, 1966 а, б) и М. Руттену (1971.) где-то в районе границы криптозоя и фанерозоя концентрация свободного кислорода в атмосфере Земли достигла так называемой точки Пастера (около 0,01 современного содержания), что придало ему роль главного биохимического фактора. Последнее, несомненно, должно было найти отражение в физиологии всего живого. Поэтому с начала палеозоя в осадочных пластах земной коры постоянно встречаются остатки скелетообразующих организмов. Б. С. Соколов (1972) считает, что точка Пастера была достигнута еще раньше и это повлекло за собой появление многоклеточных организмов.

2. Совершенно аналогичное, но менее резко выраженное явление, по Л. Беркнеру и Л. Маршаллу, также сопряженное с увеличением количества кислорода в атмосфере (на этот раз достигшего 0,1 современной концентрации), произошло около 400 млн. лет назад, в конце силура. К этому времени вокруг Земли образовался защитный озоновый экран, который предохранил ее поверхность от губительного воздействия ультрафиолетового излучения Солнца. К этому моменту приурочены первые находки наземных организмов, а в конце девона появились первые тетраподы.

3. Граница палеозоя и мезозоя (220—240 млн. лет назад; рис. 15). Здесь наблюдается очень сильное обновление живот-

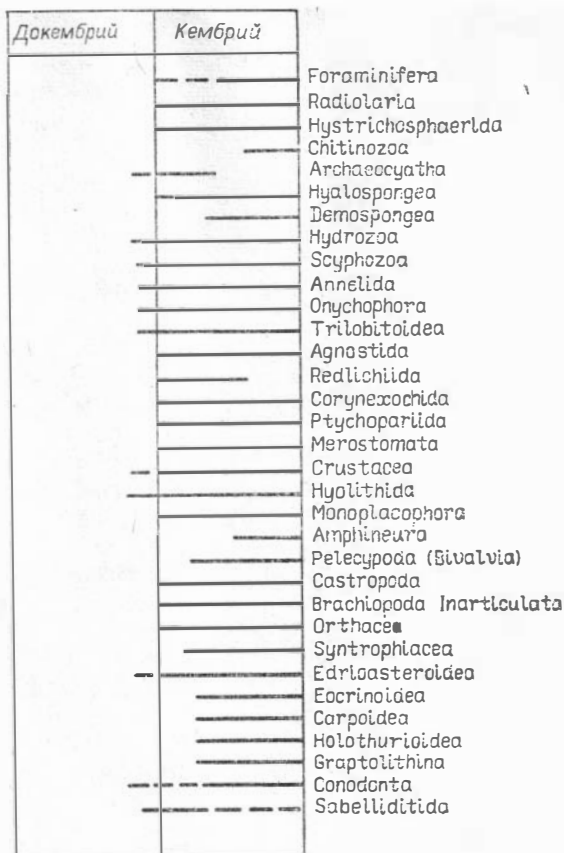


Рис. 14. Изменение систематического состава органического мира на границе криптозооя и фанерозоя (по Шиндевольфу, 1963, с некоторыми уточнениями).

ного мира, чуть ли не на уровне отрядов. Исчезли фузулиниды, ругозы, трилобиты, вымерли почти все брахиоподы, в значительной степени изменился систематический состав моллюсков и т. д. (на рис. 15 и 16 не изображены некоторые персистентные группы брахиопод, пелеципод, фораминифер, членистоногих и др.).

4. Граница мезозоя и кайнозоя (60—70 млн. лет назад; рис. 16). Аналогичная, но явно более резкая картина по сравнению с предыдущей — полностью вымерли исключительно распространенные в мезозое рудисты, аммоноидеи, наземные, морские и летающие ящеры, на смену которым пришли многие новые группы организмов; на суше господствующее положение заняли млекопитающие.

В двух последних случаях не может идти речь о резком изменении концентрации кислорода в атмосфере, хотя катастрофа отразилась на всех группах животных, поразила все биогеоценозы. Очень существенно, что к этим границам приурочено исчезновение в первую очередь именно высокоспециализированных форм, принадлежащих достигшим своей конечной стадии генетическим ветвям. В то же время многие пелециподы, теребратулиды, склерактерии, млекопитающие и даже рептилии (например, крокодилы) прошли сквозь это испытание.

Для объяснения этих явлений заслуживает внимания космическая гипотеза О. Шиндевольфа (1963) о том, что на массовую гибель организмов оказала воздействие сильная космическая радиация («космические лучи»). Может быть в конце перми и в конце мела радиация была настолько сильной, что защитный озоновый пояс не выдержал и не смог предохранить наиболее непригодных? Заметим, что крупнейшие смены комплексов флоры на Земле не совпадали, а предшествовали катастрофическим моментам в истории фауны. Так, расцвет голосемянных растений (начало мезофита) наступил в карбоне, а покрытосемянных (начало кайнофита) в середине мела.

В истории жизни наблюдается, отмеченная еще А. Годри (1896), определенная стадийность, этапность и периодичность развития разных групп, как бы соответствие их уровней орга-

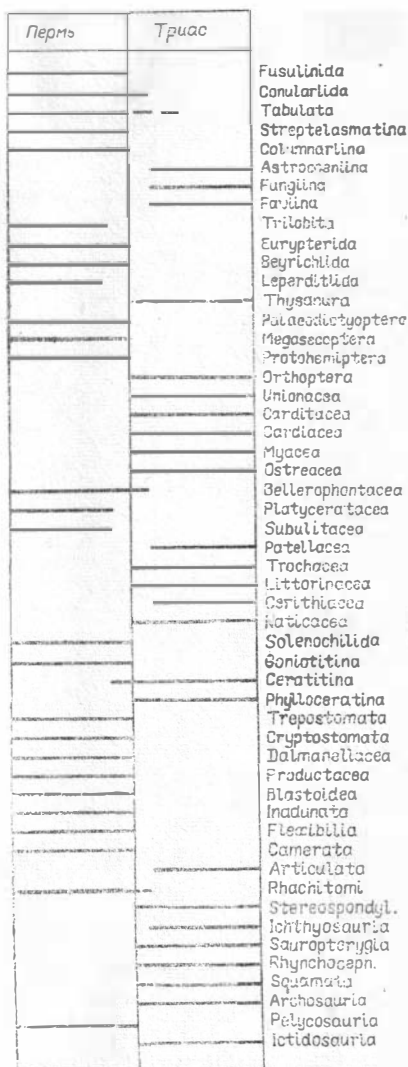


Рис. 15. Изменение систематического состава органического мира на границе палеозоя и мезозоя (по Шиндевольфу, 1963, рис. 2 с небольшими уточнениями).

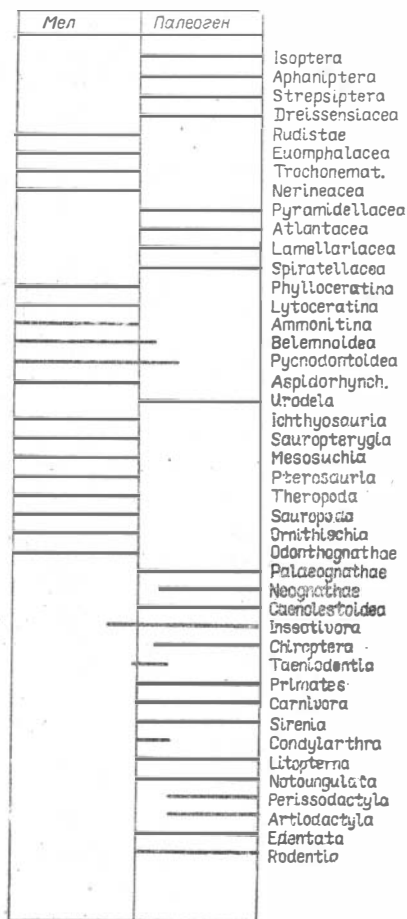


Рис. 16. Изменение систематического состава органического мира на границе мезозоя и кайнозоя (по Шиндевольфу, 1963, рис. 3 с незначительными уточнениями).

ходки беспозвоночных, имеющих карбонатный скелет, свидетельствуют о том, что мы имеем дело почти наверняка не с докембрием, трилобитов, атрипид, спириферид, пентамерид, продуктид — с палеозоем, фузулинид — с концом палеозоя, склерактиний — с мезозоем или кайнозоем, рудистов — с концом мезозоя и т. д.

Такая этапность находит отражение и в стратиграфических подразделениях, хотя сами стратиграфические границы точнее проводить внутри транзитной группы организмов (Соколов, 1974).

низации. Если у древнейших иглокожих скелетные пластинки были расположены беспорядочно, у позднепалеозойских количество их рядов было многочисленным и непостоянным, то у современных ежей оно равно 20. Такие же этапы, по Годри, наблюдаются и среди рыб: у их девонских представителей позвоночника или не было, или он был мягким, у позднепалеозойских окостенели дуги позвонков, а в мезозое появились костистые рыбы. Параллельно редуцировался наружный скелет от крупных пластин плакодерм через толстые костные чешуи ганоидных рыб до постепенного преобладания с конца мезозоя мягкой чешуи. Многочисленные примеры этапности развития известны сейчас среди всех групп организмов.

Из изложенного становится ясно, что стадийность эволюции соответствует определенным эпохам истории Земли, каждая группа отличается характерной периодичностью, что и позволяет устанавливать возраст вмещающих пород часто даже только на основе общего облика окаменелостей. На-

ФИЛЕТИЧЕСКИЕ ЗАКОНЫ В ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Во многих явлениях некоторые перманентности кажутся совсем прочными.

Ю. Нейман

Основоположник палеонтологии Ж. Кювье считал, что организм представляет собой единую систему, где все органы и функции гармонично скоррелированы и не могут меняться сами по себе, а изменение одного признака должно непременно повлечь соответствующее изменение другого, коррелятивно с ним связанного. В этом суть закона корреляции признаков. Его открывателю, Ж. Кювье, приписывают известный афоризм: «Дайте мне любую кость и я по ней восстановлю весь организм!» Как не известны хищники с рогами, так у копытных не могут быть развиты плотоядные клыки (попутно заметим, что у халикотериев были когти наряду с зубами непарнокопытных).

Сторонники селектогенеза склонны недооценивать этот принцип. По их мнению, ему противоречат случаи мозаичной эволюции. Постулируемый ими принцип трансформации видового генома по частям они переносят также на фенетический уровень. Хотя законов соотношения признаков в общем случае мы не знаем, но это не значит, что они отсутствуют, а принцип Кювье ничего не утверждает, кроме их существования. Пользуясь этим принципом и полагаясь на эмпирически найденные соотношения, Кювье действительно с удивительной точностью восстанавливал облик ископаемых животных по отдельным костям, что подтверждалось находками целых скелетов.

Еще Э. Жоффруа Сент-Илер, Л. Агассиц, Ч. Дарвин и Ф. Мюллер замечали, что эмбриональное развитие современного организма сокращенно повторяет стадии исторического развития группы, к которой он относится. Это положение было постулировано Э. Геккелем как «основной биогенетический закон». Этот закон говорит, что «онтогенез есть краткое быстрое повторение филогенеза в соответствии с законами наследственности и приспособления». Э. Геккель предположил 22 стадии развития от монеры до человека: первые вообще не известны, а большинство остальных также не доказано. Ученый слабо владел палеонтологией и потому использовал параллелизм онтогении и филогении крайне неаккуратно, в том числе и при построении филогенетических древ, где, например, произвел от «тетракораллов» одновременно «гексакораллов» и «октокораллов» и т. п. В действительности, мы можем говорить лишь о частичной рекапитуляции, но ни в коем случае не о полном повторении онтогении филогении.

Основатель эмбриологии К. Э. фон Бэр энергично возражал против того, что онтогенез кратко повторяет филогенез, так как считал, что зародышей можно сравнивать только с зародышами, но не со взрослыми организмами. Позднее А. Н. Северцов переформулировал биогенетический закон совершенно в духе Бэра: в онтогенезе повторяются не признаки взрослых предков, а признаки зародышей этих предков.

Экспериментальная проверка А. Н. Северцовым и его учениками биогенетического закона привела к разработке теории филэмбриогенеза, согласно которой «эволюционный процесс совершается не путем накопления изменений признаков взрослых животных, как думали Дарвин и Геккель, но путем изменения хода процесса онтогенеза, то есть путем суммирования изменений, появляющихся у зародышей или личинок изменяющихся форм» (Северцов, 1967, с. 6).

В 1875 г. Э. Коп сформулировал закон специальности предков, который гласит: «Высоко развитые или специализированные типы одного геологического периода отнюдь не являются предками типов следующих периодов, а последние происходят всегда от мало специализированных типов предыдущих времен.» Происходит это в силу того, что группа, достигшая специализации в некотором направлении, не может уже изменяться в другом, совершенно новом направлении. Современные тетраподы не могли бы произойти от наших костистых рыб, как и млекопитающие от современных рептилий. Не зная закона Э. Коп, невозможно понять филогенез всех групп организмов. Однако, к сожалению, для всего органического мира нет общего критерия специализированности. Это дало возможность Э. Майру (1968, с. 471) заявить, что закон Коп не подтверждается фактами, так как «почти все крупные «эволюционные прорывы» были совершены соответствующим образом преадаптированными и, следовательно, высоко специализированными формами». С этим трудно согласиться, т. к. способные к широкой адаптивной радиации формы (осуществляющие «прорыв») имеют, примитивные черты группы. О специализации или ее отсутствии можно судить после ознакомления с разными ее представителями.

По В. О. Ковалевскому и Э. Копу, типичный пример специализации к бегу представляет собой эволюция конечностей лошадей от стопоходящей ноги первокопытных через полустопоходящую, затем пальцеходящую к копытоходящей конечности наших копытных. Это положение В. О. Ковалевский назвал «кульминацией», под которой понимал теоретически и практически возможный крайний предел изменений органа, что в определенной степени согласуется с теорией де Роза об ограниченности количества изменчивости.

Первые представители хищных, копытных и других животных были значительно мельче наших современников. Э. Коп

сделал вывод, что если это правило и не является всеобщим, то, во всяком случае, распространено в природе достаточно широко. Впоследствии оно получило название закона филогенетического роста или принципа прогрессивного увеличения размеров тела, что действительно подтверждается примерами среди позвоночных. У беспозвоночных это явление встречается значительно реже (меловые *Orbitolina* и *Orbitoides*, палеогеновые *Nummulites* из фораминифер, третичные морские ежи *Clypeaster*, моллюски *Megalodon*, астартиды, дицератины и некоторые другие). Эту закономерность лучше ограничить отдельными группами и назвать «правилом».

Со специализацией, в том числе и с увеличением (или с уменьшением для подземных организмов) размеров тела связан и закон специализации филогенетических ветвей Ш. Депере. Если закон Копа утверждает неспециализированность предков группы, то закон Депере подчеркивает позднейшую специализацию ее представителей. Согласно Депере, специализация не затрагивает весь организм, а лишь органы, связанные с приспособлением. Этот тезис, однако, следует принимать с оговоркой, так как он в некотором смысле противоречит единству организма. Вряд ли следует считать организм неспециализированным, если он сохраняет отдельные примитивные черты при чрезвычайной специализации других признаков.

Закон необратимости эволюции Л. Долло (1895, 1896) гласит: «Организм не может даже частично вернуться в состояние предков, если он и окажется в аналогичных условиях». Согласно Л. Долло (1922), подтверждением его закона служат аммониты, развитие раковин которых шло по строго определенному направлению, а все отклонения от нормы обязательно должны были погибнуть. Все явления, отмечаемые как исключения из этого правила, вероятнее всего происходят на уровне микроэволюции и закон необратимости эволюции может быть признан настоящим законом.

Если среди одиночных кораллов периодически возникали колониальные формы, то обратные явления у колониальных ругоз никогда не происходили. На это указывает следующее.

Одиночные ругозы в определенные моменты своей истории имели «морфологические колониальные пары», одновременно, но сравнительно кратковременно существовавшие и имевшие очень близкие, тождественно развивавшиеся зрелые этапы роста скелета. Все эти кораллы моно- или олиготипные (*Calostylis* — *Palaeareaea*, *Macgeea* — *Thamnophyllum*, *Heliophyllum* — *Syathophyllum* и др.). Истинно колониальные ругозы (колюмнариины), наоборот, никогда не отличались теми чертами, которые были присущи колониальным парам одиночных кораллов; они были, политипными, широко распространенными, долго существовавшими, с «растянутым» онтогенезом скелета.



Шарль Денере (1854—1929)

Закон Л. Долло служит одним из основных доказательств в пользу направленности эволюции.

Из-за очень большого числа исключений нельзя признать всеобщими законами такие, казавшиеся их авторам всеобъемлющими, как разрабатывавшийся А. О. Ковалевским и Г. Осборном «закон дивергенции или адаптивной радиации», явление протерогенеза О. Шиндевольфа и предопределяющий его закон Э. Менерта, согласно которому существует тенденция к более ранней закладке в онтогенезе органов, изменяющихся в филогенезе прогрессивно.

Также нельзя принять как закон и принцип де Роза об уменьшении количества изменчивости, биогенетические законы Д. Н. Соболева, законы обратимости эволюции и т. д. Все они основаны на фактических данных по той группе организмов, которой занимался автор «закона», но все они не учитывают разнообразия живой природы.

За двести лет систематической палеонтологии степень изученности многих вымерших групп стала таковой, что при наличии промежуточных форм между таксонами они были бы обнаружены. Появилась уверенность в принципиальной неустрашимости разрывов между видами.

Однако чрезмерное сосредоточение внимания на отдельных деталях мешает видеть всю картину эволюции в целом. Успехи генетики и молекулярной биологии привели к редуccionистским тенденциям, противоположным целостному подходу. Даже представители так называемых классических дисциплин проникаются излишне благоговейным отношением к новомодным течениям и, в частности, к синтетической теории эволюции. Отсюда недоверие многих палеонтологов к данным своей науки и легковверное отношение к представлениям других биологов, никто из которых не может знать фактическую сторону эволюции лучше, чем палеонтолог. Палеонтология давала, дает и еще много будет давать в области познания процесса эволюции, никак не меньше, чем исследование молекулярно-генетических механизмов жизни.

Состояние теории эволюции в настоящее время оставляет желать лучшего. Многие факты палеонтологии и других наук не укладываются в теорию селектогенеза. Вместе с тем, они естественно вытекают из теории макрогенеза и нам пока не известны факты, которые бы в корне ей противоречили.

Все таксоны имеют монофилетическое происхождение. Монофилия — происхождение от одной особи, а полифилия — от большого их числа. Исключения представляют такие сборные таксоны, как лишайники, несовершенные грибы и, возможно, млекопитающие.

Высший таксон возникает в результате одной крупной сальтации или, может быть, путем серии следующих друг за другом сальтаций, которые дают начало видам, образующим филум и экологически замещающим друг друга во времени. Итак, мы принимаем теорию макрогенеза, а не селектогенеза, поскольку систематизирующая способность первой выше.

Если эволюция — единственный принцип развития органического мира, то систематика — изучение его разнообразия и классификация этого разнообразия. В этом их единство и взаимосвязь. Эволюция и систематика — две стороны одной медали: чтобы познать эволюцию, нужно заниматься систематикой, чтобы понять систематику, нужно изучать эволюцию.

- Амалицкий В. П. О геологическом развитии организмов и земного рельефа.—«Изв. Варшавского ун-та», 1896, т. 6, с. 1—31.
- Бабаев Р. Г. Особенности развития средне- и позднеюрских кишечнополостных Азербайджана.— В кн.: Древние Cnidaria. Т. I. Новосибирск, «Наука», 1974, с. 250—255.
- Бендукидзе Н. С. Об однотипных «трендах» в разных подотрядах склерактиний.— В кн.: Древние Cnidaria. Т. I. Новосибирск, «Наука», 1974, с. 233—237.
- Берг Л. С. Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Пг., 1922. 306 с.
- Беркнер Л., Маршалл Л. Великий парадокс жизни.—«За рубежом», 1966, № 30, с. 24—26.
- Бирштейн Я. А. Подтии жабродышащих (Branchiata).— В кн.: Жизнь животных. Т. 2. М., «Просвещение», 1968, с. 386—389, 524—526.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов, 1920. (см.: Вавилов Н. И. Избр. труды. Т. I. Л., «Наука», 1967, с. 7—61).
- Вернадский В. И. Эволюция видов и живое вещество.—«Природа», 1928, № 3, с. 227—250.
- Гаузе Г. Ф. О процессах уничтожения одного вида другим в популяциях инфузорий.—«Зоол. ж.», 1934, т. 13, № 1, с. 18—26.
- Гаузе Г. Ф. Исследование над борьбой за существование в смешанных популяциях.—«Зоол. ж.», 1935, т. 14, № 2, с. 243—270.
- Георгиевский А. Б. Проблема преадаптации. Историко-критическое исследование. Л., «Наука», 1972. 147 с.
- Громова В. И. К вопросу о виде в палеонтологии.—«Палеонтол. ж.», 1959, № 1, с. 6—14.
- Дагис А. С. Триасовые брахиоподы. Новосибирск, «Наука», 1974. 385 с.
- Дакэ (Дакке) Э. Палеонтология, систематика и эволюционное учение.—«Новые идеи в биологии», М., 1915, вып. 8, с. 40—72.
- Завадский К. М. Вид и видообразование. Л., «Наука», 1968. 404 с.
- Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина. Л., «Наука», 1973. 423 с.
- Иванова В. А. Половой диморфизм и вопросы систематики палеозойских остракод.— В кн.: Итоги науки. (Стратиграфия и палеонтология, 1967). М., ВИНТИ, 1968, с. 181—193.
- Ивановский А. Б. Повторная дивергенция у кораллов.—«Докл. АН СССР», 1970, т. 192, № 4, с. 896—898.
- Ивановский А. Б. Повторные (итеративные) явления у ругоз.—«Геол. и геофиз.», 1971, № 8, с. 98—103.
- Ивановский А. Б. Ругозы. М., «Наука», 1975. 121 с.
- Лишина О. А., Розанов А. Ю. О гомологической изменчивости форманифера и археоциат.— В кн.: Проблемы палеонтологии и биостратиграфии нижнего кембрия Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, «Наука», 1973, с. 13—31.

Любичев А. А. Понятие эволюции и кризис эволюционизма.— «Изв. биол. НИИ Пермского ун-та», 1925, вып. 4, с. 137—153.

Любичев А. А. Проблемы систематики.— В кн.: Проблемы эволюции. Т. I. Новосибирск, «Наука», 1968, с. 7—29.

Наливкин Д. В. Установление видов в палеонтологии.— В кн.: Вопросы закономерностей и форм развития органического мира. М., «Недра», 1964, с. 29—38.

Наумов Д. В., Пастернак Ф. А. Кишечнополостные.— В кн.: Жизнь животных. Беспозвоночные. Т. I. М., «Просвещение», 1968, с. 223—326.

Неймайр М. История Земли. Т. II. Спб., «Просвещение», 1898, 848 с.

Обут А. М., Соболевская Р. Ф., Меркурьева А. П. Граптолиты лландовери в кернах буровых скважин Норильского района. М., «Наука», 1968. 136 с.

Основы палеонтологии. Т. 1—15. М., «Наука», 1958—1964.

Павлов А. П. Полвека в истории науки об ископаемых организмах. М., 1897. 88 с.

Павлов А. П. (Pavlov). Le crétacé inférieur de la Russie et sa faune.— «Mém. soc. Imp. natur. Moscou (ser. n.)», 1901, v. 18, N 3, 87 p.

Павлова М. В. Причины вымирания животных в прошедшие геологические эпохи. М.—Пг., ГИЗ, 1924. 88 с.

Преображенский Б. В. Значение зональных явлений в скелете табулятоморфных кораллов.— «Палеонтол. ж.», 1967, № 3, с. 3—8.

Репина Л. Н. Трилобиты нижнего кембрия юга Сибири (надсемейство Redlichioidea). М., «Наука», 1966. 176 с.

Розова А. В. Биостратиграфия и описание трилобитов среднего и верхнего кембрия северо-запада Сибирской платформы. М., «Наука», 1964. 106 с.

Руженцев В. Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских амmonoидей. М., Изд-во АН СССР, 1960. 331 с.

Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. М., 1925. (см. 3-е изд. М., Изд-во МГУ, 1967. 202 с.)

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л., 1939, с. 69—610. (Впервые издана в 1931 г. в Йене на нем. языке).

Соболев Д. Н. Начала исторической биогенетики. Харьков, 1924. 202 с.

Соколов Б. С. Докембрийская биосфера в свете палеонтологических данных.— «Вест. АН СССР», 1972, № 8, с. 48—54.

Соколов Б. С. Периодичность (этапность) развития органического мира и биостратиграфические границы.— «Геол. и геофиз.», 1974, № 1, с. 3—10.

Степанов Д. Л. Диморфизм и неотения у палеозойских брахиопод.— «Ежегодник ВПО», 1957, т. 16, с. 3—10.

Степанов Д. Л. Принципы и методы биостратиграфических исследований. Л., Гостоптехиздат, 1958. 180 с.

Сушкин П. П. Обратим ли процесс эволюции.— «Новые идеи в биологии», М., 1915, вып. 8, с. 1—39.

Сушкин П. П. Эволюция наземных позвоночных и роль геологических изменений климата.— «Природа», 1922, № 3—5, с. 3—31.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука», 1969. 404 с.

Халфин Л. Л. Об ископаемых видах-двойниках (к постановке вопроса).— В кн.: Материалы по стратиграфии и палеонтологии Сибири. Новосибирск, изд. СНИИГГиМС, 1967, с. 23—31.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М., «Наука», 1968. 406 с.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., «Наука», 1969. 494 с.

Яковлев Н. Н. Вымирание животных и растений и его причины по данным геологии.— «Изв. геол. ком.», 1922, № 40, с. 17—31.

Ager D. Principles of Paleocology. NY, 1965. 371 p.

Beecher Ch. The origin and significance of spines: a study in Evolution.— «Amer. J. Sci. (IV)», 1898, v. 6, pp. 1—20, 125—136, 249—268, 329—358.

- Berkner L. V., Marshall L. C. On the origin and rise of oxygen concentration in the earth's atmosphere.—«J. Atmosph. Sci.», 1965, v. 22, p. 225—261.
- Berkner L. V., Marshall L. C. Limitation on oxygen concentration in a primitive planetary atmosphere.—«J. Atmosph. Sci.», 1966, v. 23, p. 133—144.
- Beurlen K. Funktion und Form in der organischen Entwicklung.—Wissenschaften. Natur., 1932, v. 20, S. 73—80.
- Buckman S. S. A Monograph of the Ammonites of the Inferior Oolite series.—«Monogr. Pal. Soc. London», 1887—1907. 456 p.
- Bulman O. M. Programme evolution in the Graptolites.—«Biol. Rev.», 1933, v. 8 p. 311—334.
- Cope E. D. Synopsis of the extinct Batrachia of North America.—«Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia», 1868a, p. 208—221.
- Cope E. D. The origin of Genera.—«Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia», 1868 b, p. 242—300.
- Cope E. D. The origin of the fittest. Essays on Evolution. London, NY, 1896. 467 p.
- Cope E. D. The primary factors of organic evolution. Chicago, 1896, 547 p. (2d Ed. 1904).
- Cuënot L. La théorie de la préadaptation.—«Scientia», 1914, v. 16, N 36, p. 60—73.
- Cuvier G. Discours sur les révolutions de la surface du globe et sur les changements qu'elles ont produits dans le règne animal. Paris, 1825, 1830. (См.: Кювье Ж. Рассуждения о переворотах на поверхности Земного шара. М., Бюмедгид, 1937. 368 с.)
- Darwin Ch. On the origin of species by means of natural selection, on the preservation of favored races in the struggle for life. London, 1859. (См.: Дарвин Ч. Сочинения. Т. III. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939, с. 253—666).
- Deperèt Ch. Les transformations du monde animal. Paris, 1907. (См.: Денере Ш. Превращения животного мира. 2-е изд. Пг., 1921. 271 с.)
- De Rosa D. La riduzione progressiva della variabilità e i suoi rapporti coll'estinzione e coll'origine delle specie. Torino. 1899.
- De Rosa D. L'Hologenese. Nouvelle théorie de l'évolution et de la distribution géographiques des êtres vivants. Paris, 1931. 368 p.
- Diener C. Grundzüge der Biostratigraphie. 1925. (См.: Динер К. Основы биостратиграфии. М.—Л.—Новосибирск, 1934. 271 с.)
- Dollo L. Sur la phylogénie des dipneustes.—«Bull. soc. belge geol., paléontol. et hydrol.», 1895, 1896, v. 9, p. 79—128.
- Dollo L. Les cephalopodes dé-oulés et l'irréversibilité de l'évolution.—«Bijd. tot Dierkunde (Amsterdam)», 1922 v. 122, p. 215—226.
- Eimer G. H. Th. Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachstums. Bd 1, Jena, 1888. 461 S., Bd 2 (Orthogenesis der Schmetterlinge); Leipzig, 1897. 513 S.
- Gaudry A. Les enchainement du regne animal dans les temps géologiques. Paris, v. 1, Mammifères tertiaires, 1878, 293 p., v. II. Fossiles primaires, 1883, 317 p., v. III. Fossiles secondaires, 1890. 322 p.
- Gaudry A. Essai de paléontologie philosophique. Paris, 1896, 230 p.
- Hoernes M. Die fossilen Mollusken des Tertiärdeckens von Wien.—«Abhandl. K. K. geol. Reichs.», 1856, v. 3.
- Huxley J. S. Clines: an auxiliary method in taxonomy.—«Bijd. tot Dierkunde (Amsterdam)», 1939, v. 27, p. 491—520.
- Hyatt A. Genesis of the Arietidae.—«Contribst knowl. Smiths. Inst.», 1889, v. 26 (673). 283 p.
- Hyatt A. The Phylogeny of an acquired characteristic.—«Proc. Amer. Philos. Soc.», 1894, v. 32, N 143, p. 349—640.
- Imbrie J. Biometrical methods in the study of invertebrate fossils.—«Bull. Amer. Museum Natur. History», 1956, v. 108, N 2, p. 213—252.

Johannsen W. Elemente der exacten Erblchkeitslehre, 3 Aufl. Jena, 1926. 735 S.

Jekhowsky B. Diagrammes de dispersion et courbes de densité en biometrie.—«Rev. Inst. franc. pétrole», 1964, v. 19, N 7-8, p. 841—844.

Kaufmann E. G. Population, systematics, radiometrics and zonation—a new biostratigraphy.—«Proc. Nat. Amer. Pal. Conv. Chicago (1969)», 1970, p. 612—666.

Koken E. Die Gastropoden der Trias um Hallstatt.—«Jahrb. K. K. geol. Reichs. Wien», 1897, Bd 46, S. 37—126.

Koken E. Palaeontologie und Descendenzlehre. Jena, 1902, 33 S.

Lang W. D. Some further consideration on trends in corals.—«Proc. Geological, Assoc. London», 1938, v. 49, p. 148—159.

Makowski H. Recherches sur le dimorphisme sexuel chez les Ammonitidés.—«Polska Acad. Nauk, Kom. geol. Ksiega Pam. Prof. I. Samsonowisha», 1962, p. 31—56.

Mayr E. Animal species and evolution. Cambridge, Mass., 1963.

(См.: Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968. 597 с.)

Mayr E. Principles of systematic zoology, NY, 1969 (См.: Майр Э. Принципы зоологической систематики. М., «Мир», 1971. 454 с.)

Mayr E. Population, species and evolution. Cambridge Mass., 1970. (См.: Майр Э. Популяции, виды и эволюция М., «Мир», 1974. 460 с.)

Munier-Chalmas E. C. P. A. Sur la possibilité d'admettre un dimorphisme sexuel chez les Ammonitidés.—«CR soc. géol. France, ser. 3», 1892, v. 20, p. 170—174.

Nägeli C. von. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig, 1884. 552 S.

Neumayr M. Jura Studien, 3.—«Jahrb. K. K. Reichs. Wien», 1871, Bd 21, S. 451—563.

Neumayr M. Die Stämme des Thierreiches. Wien, 1889. (См.: Неймайр М. Корни животного царства. Пер. М. В. Павловой. М., 1898. 230 с.)

Newell N. D. Fossil Populations. In Sylvester-Bradley P. C. (Ed.). The species concept in paleontology. London, 1956, p. 63—82.

Ohno S. Evolution by gene duplication. Berlin, 1970, (См.: Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М., «Мир», 1973, 227 с.)

Plate L. Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 4 Aufl, Leipzig und Berlin, 1913.

Raup D., Stanley S. Principles of paleontology. San Francisco, 1974. (См.: Рауп Д., Стэнли С. Основы палеонтологии. М., «Мир», 1974. 390 с.)

Rowe A. W. An analysis of the genus *Micraster* etc.—«Quart. J. Geol. Soc. London», 1899, v. 55, p. 494—547.

Rutten M. G. The origin of life by natural causes. Elsevier, 1974. (См.: Руттен М. Происхождение жизни. М., «Мир», 1973. 411 с.)

Salfeld H. Über Artbildung bei Ammoniten.—«Z. Dtsch. geol. Ges.», 1913, Bd 65, S. 437—440.

Schindewolf O. H. Entwurf einer Systematik der Perisphinkten.—«Neues Jahrb. Mineral, Geol. und Paläontol., B—B (B)», 1925, Bd 52, S. 309—343.

Schindewolf O. H. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammoneenlobenlinie.—«Abhandl. preuss. geol. Landes. (n. F.)», 1929, Bd 115. 102 S.

Schindewolf O. H. Ontogenie und phylogenie.—«Paläontol. Z.», 1929, Bd 11, S. 54—67.

Schindewolf O. H. Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Berlin, 1936. 180 S.

Schindewolf O. H. Grundfragen der Paläontologie. Frankfurt, 1950. 506 S.

Schindewolf O. H. Neokatastrophismus?—«Z. Dtsch. geol. Ges.», 1963, Bd 114, S. 430—445.

Simpson G. G. The beginning of age of Mammals.—«Biol. Rev.», 1937, v. 12, p. 1—47.

Simpson G. G. Tempo and mode of evolution. N. Y., 1944. (См.: Симпсон Д. Г. Темпы и формы эволюции. М., ИЛ., 1948. 358 с.).

Sylvester-Bradley P. C. Description of fossil populations.—«J. Paleontol.», 1958, v. 32, p. 214—235.

Teilhard de Chardin P. Le phénomène humain. Paris, 1959. (См.: Тейяр де Шардн П. Феномен человека. М., «Прогресс», 1965. 295 с.).

Tintant H. La conception biologique de l'espèce et son application en stratigraphie.—«Mém. bur. rech. géol. min.», 1972, v. 77/1, p. 77—87.

Treatise on invertebrate paleontology. 1954—65, pts A—X.

Valentine J. W. Patterns of taxonomic and ecological structure of the shelf benthos during Phanerozoic time.—«Palaeontology», 1969, v. 12, p. 684—709.

Vaughan T. W., Wells J. W. Revision of the suborders, families and genera of the Scleractinia.—«Geol. Soc. Amer.», spec. pap. 44, 1943. 363 p.

Villee G. Biology. 1962. (См.: Вилли К. Биология. М., «Мир», 1966).

Waagen W. Die Formenreihe des *Ammonites subradiatus*.—«Geogn. Paläont. Beitr.», 1869, Bd. 2, S. 181—256.

- Автогенез** — эволюция под действием внутренних причин.
- Адаптация** — приспособление к среде.
- Адаптивная зона** — множество сходных экологических ниш.
- Адаптивная радиация** (термин Г. Осборна) — дивергенция представителей филума по разным адаптивным зонам или нишам.
- Аллопатрия** — несовпадение ареалов.
- Аналогичные органы** — органы, сходные по функции.
- Ароморфоз** — эволюция в направлении морфофизиологического прогресса.
- Генетический дрейф** — изменение генофонда за счет случайных причин.
- Генотип** — генетическая конституция особи.
- Географическая изменчивость** — различия между локальными популяциями.
- Географическое видообразование** — аллопатрическое возникновение видов.
- Гомеоморфизм** — независимое приобретение сходства различными таксонами. Частный случай конвергенции.
- Гомологичные органы** — органы, сходные по происхождению.
- Града** — определенная ступень организации, достигнутый уровень.
- Дивергенция** — расхождение признаков, увеличение различий.
- Диморфизм** — наличие в популяции двух отчетливых фенотипов (морф).
- Итерация** — неоднократное появление во времени морфологически сходных форм в филуме.
- Клина** — непрерывное монотонное изменение признака в серии смежных популяций в пространстве (хороклина) или во времени (хроноклина).
- Конвергенция** — сходство, независимо приобретенное неродственными организмами.
- Конкуренция между видами** — наличие общих факторов, ограничивающих численность этих видов.
- Макрогенез** — теория эволюции, согласно которой единицей эволюции является особь, а видообразование происходит при наличии свободных экологических ниш путем сальтаций, преадаптированных к этим нишам.
- Макроэволюция** — возникновение видов и высших таксонов.
- Микроэволюция** — внутривидовая эволюция.
- Монофилия** — происхождение в общем случае от общего предка.
- Мутации Ваггена** — дискретные преобразования вида, наблюдаемые во времени.
- Неотения** — способность к размножению на стадии личинки.
- Онтогенез** — развитие особи.
- Ориктоценоз** — установленный в каком-либо слое комплекс ископаемых остатков.
- Ортоселекция** (термин Л. Плате) — отбор в определенном направлении.
- Персистенция** — длительное сохранение во времени.
- Политипический таксон** — таксон, включающий не менее двух таксонов более низкого ранга.

- Полифилия** — происхождение группы от разных групп того же таксономического ранга.
- Популяция** — совокупность особей одного вида, ограниченная определенным местом и (или) временем. Устанавливается по хронологическому или хронологическому принципу.
- Преадаптация** — возникновение приспособительных признаков без отбора.
- Протерогенез** — появление признаков нового таксона на ранней стадии онтогенеза предка и смещение их в эволюции на все более поздние стадии.
- Рекурренция** — появление «более древней» фауны в комплексе «новой» (миграция персистентных видов).
- Сальтация** — эволюционный скачок; внезапное изменение организации, связанное с видообразованием; возникновение макромутаций.
- Селектогенез** — «синтетическая теория эволюции», согласно которой единицей эволюции является популяция, а видообразование происходит путем постепенной трансформации популяций под влиянием мутационного процесса, естественного отбора и генетического дрейфа.
- Симпатрия** — совместное распространение, совпадение ареалов.
- Суперститовые формы** — реликтовые формы.
- Таксон** — обособленная группа организмов, которой присвоены определенный систематический ранг и название.
- Танатоценоз** — сообщество совместно погибших организмов.
- Тафоценоз** — сообщество совместно погребенных организмов.
- Типологическая концепция вида** — концепция, в основу которой положено понятие неизменного («платоновского») типа.
- Фен** — фенотипический признак.
- Фенон** — серия фенотипически сходных особей.
- Фенотип** — совокупность признаков особи; результат развития генотипа в определенных условиях.
- Фетализация** — подавление поздних стадий онтогенеза за счет продления ранних.
- Филетическая эволюция** — длительное направленное изменение популяции, прогрессирующее приспособление к адаптивной зоне.
- Филогенез** — эволюция филума.
- Филогенетический цикл (филоцикл)** — последовательные стадии эволюции филума.
- Филум** — генетическая ветвь, хронологически последовательная серия родственных единиц (особей, популяций, видов, родов и т. д.).
- Филэмбриогенез** (по А. Н. Северцову) — теория, согласно которой эволюция совершается не путем накопления изменений признаков зрелых форм, а путем суммирования изменений эмбрионального или личиночного развития.
- Экологическая ниша** — возможность существовать в биоценозе без конкуренции с другими видами.
- Этология** — наука о поведении, повадках и привычках организмов.

УКАЗАТЕЛЬ ИНОСТРАННЫХ ФАМИЛИЙ

Бейрлен К. (Beurlen)
Беркнер Л. (Berkner)
Бичер Ч. (Beecher)
Бульман О. (Bulman)
Бэкмен С. (Buckman)

Вааген В. (Waagen)
Валентайн Дж. (Valentine)
Вилли К. (Ville)
Воган Т. (Vaughan)
Вюртенбергер Л. (Württemberg)

Гайетт А. (Hyatt)
Геккель Э. (Haeckel)
Гексли Дж. (Huxley J.)
Гексли Т. (Huxley T.)
Гернес М. (Hoernes)
Годри А. (Gaudry)

Дакэ Э. (Dacqué)
Дарвин Ч. (Darwin)
Депере Ш. (Deperet)
Де Роза Д. (De Rosa)
Долло Л. (Dollo)

Жеховский Б. (Jekhowsky)
Жоффуа Сент-Илер Э. (Geoffroy
Saint-Hilaire)

Зальфельд Г. (Salfeld)

Яекель О. (Jaekel)
Имбри Дж. (Imbrie)
Иогансен В. (Johannsen)

Кауфманн Э. (Kauffmann)
Квенштедт Ф. (Quenstedt)
Кокен Э. (Koken)
Коп Э. (точнее Коуп) (Cope)
Кэно Л. (Cuenot)
Кювье Ж. (Cuvier)

Ламарк Ж.-Б. (Lamarck)
Левинский Ж. (Lewinski)
Лэнг В. (Lang)

Майр Э. (Mayr)
Маковский Г. (Makowski)
Марш О. (Marsh)
Маршалл Л. (Marshall)
Менерт Э. (Mehnert)
Мюньер-Шальма Э. (Munier-Chalms)

Неймайр М. (Neumayr)
Ньюэлл Н. (Newell)
Нэгели К. (Nägeli)

●но С. (Ohno)
Осборн Г. (Osborn)
Оуэн Р. (Owen)

Плате Л. (Plate)

Рауп Д. (Raup)
Рауэ А. (Rowe)
Руттен М. (Rutten)

Сильвестр-Брэдли П. (Sylvester-Bradley)

Симпсон Дж. (Simpson)
Спэт Л. (Spath)
Стэнли С. (Stanley)

Тейяр де Шарден П. (Teilhard de
Chardin)

Тинтан А. (Tintant)
Турессон Г. (Turesson)

Уэллс Дж. (Wells)

Хауэлл Т. (Howell)

Шиндевольф О. (Schindewolf)

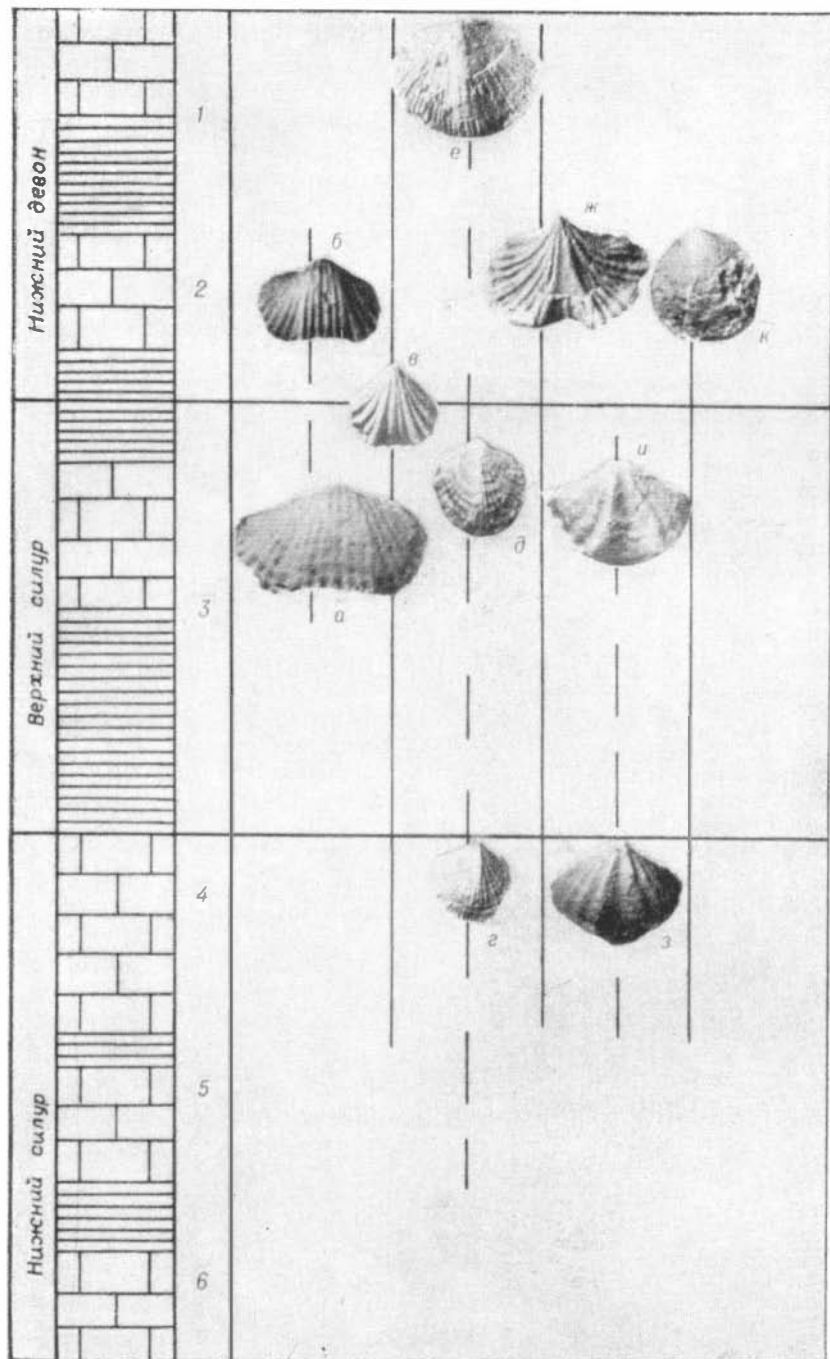
Эгер Д. (Ager)
Эймер Г. (Eimer)

ФОТОТАБЛИЦЫ
И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

Т а б л и ц а I

Различные эволюционные типы брахиопод в силуре и нижнем девоне Алтае-Саянской области (по материалам Н. П. Кулькова). Рифогенные известняки (1 — якушинский, 2 — соловыхинский, 3 — колпакский, 4 — чагырский, 5 — верхний россыпногорский, 6 — нижний россыпногорский) чередуются со слоистыми породами.

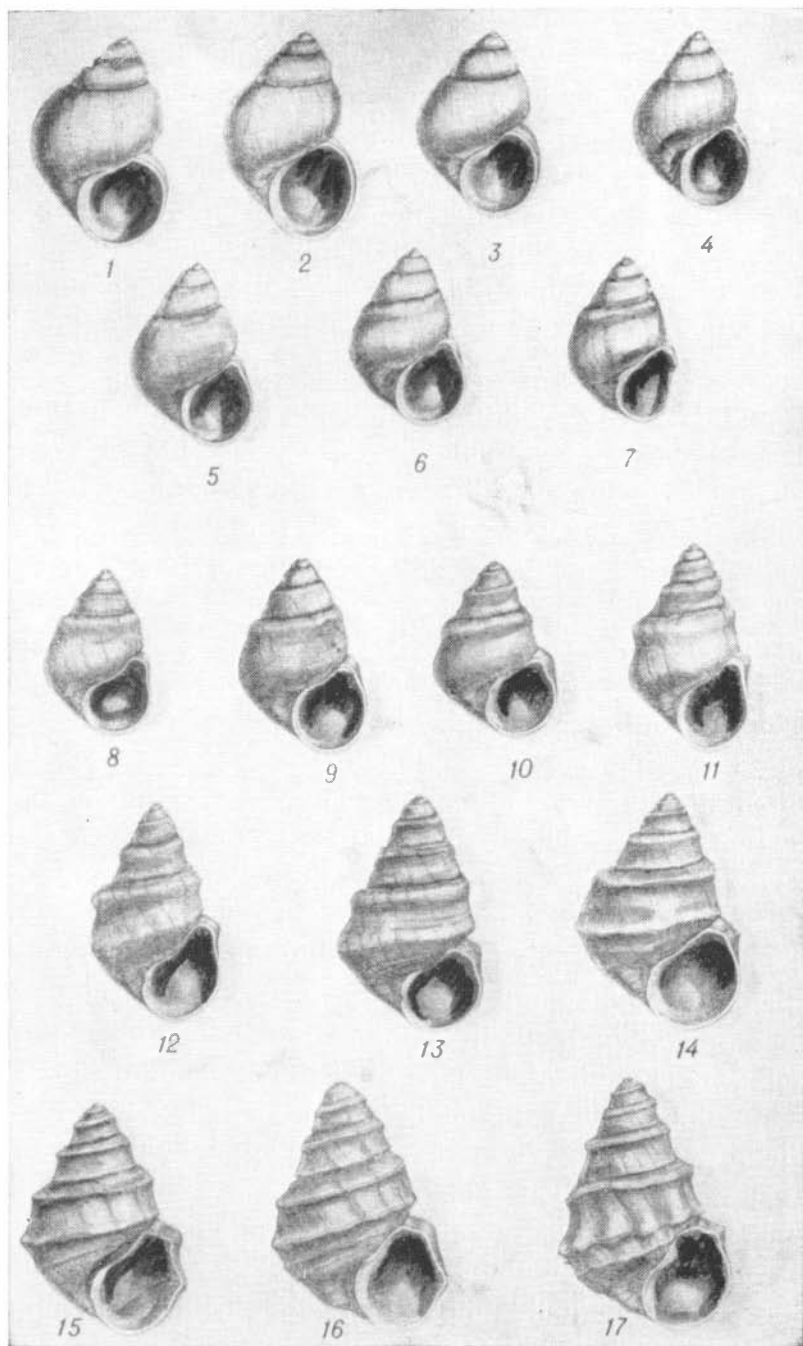
Постепенная смена видов в составе одного рода в аналогичных условиях: *a* — *Anastrophia praemagnifica* Kulk., $\times 2$; *b* — *A. magnifica* Kozl., $\times 1,5$; *e—e* — соответственно *Carinatina praearimaspus* Nikif., $\times 1$, *C. aff. transversa* (Khalf.) $\times 2$, *C. comata* (Barr.) $\times 1$; *з, u* — соответственно *Tannuspirifer pedaschenkoi* (Tchern.), $\times 1$ и *T. kolpakensis* Kulk., $\times 1$; персистентные формы: *в* — *Ancillotoechia ancillans* (Barr.), $\times 2$; *ж* — *Spirigerina supramarginalis* (Khalf.), $\times 1$, *к* — *Nucleospira inelegans* (Barr.), $\times 1$.



Т а б л и ц а II

Знаменитый ряд восходящих мутаций палюдин из плющев Славонии (Неймайр, 1898).

1 — «тип», 2—17 — последовательные во времени стадии изменчивости, нат. вел.



Т а б л и ц а III

1, 2 — *Neobeyrichiina anuica* Polenova, $\times 30$.

Верхний силур Горного Алтая. «Круминальный» или «бейрихиоидный» тип полового диморфизма остракод. 1 — створка самца, 2 — самки.

3 — *Cubanothyris elegans* Dagys, $\times 1$.

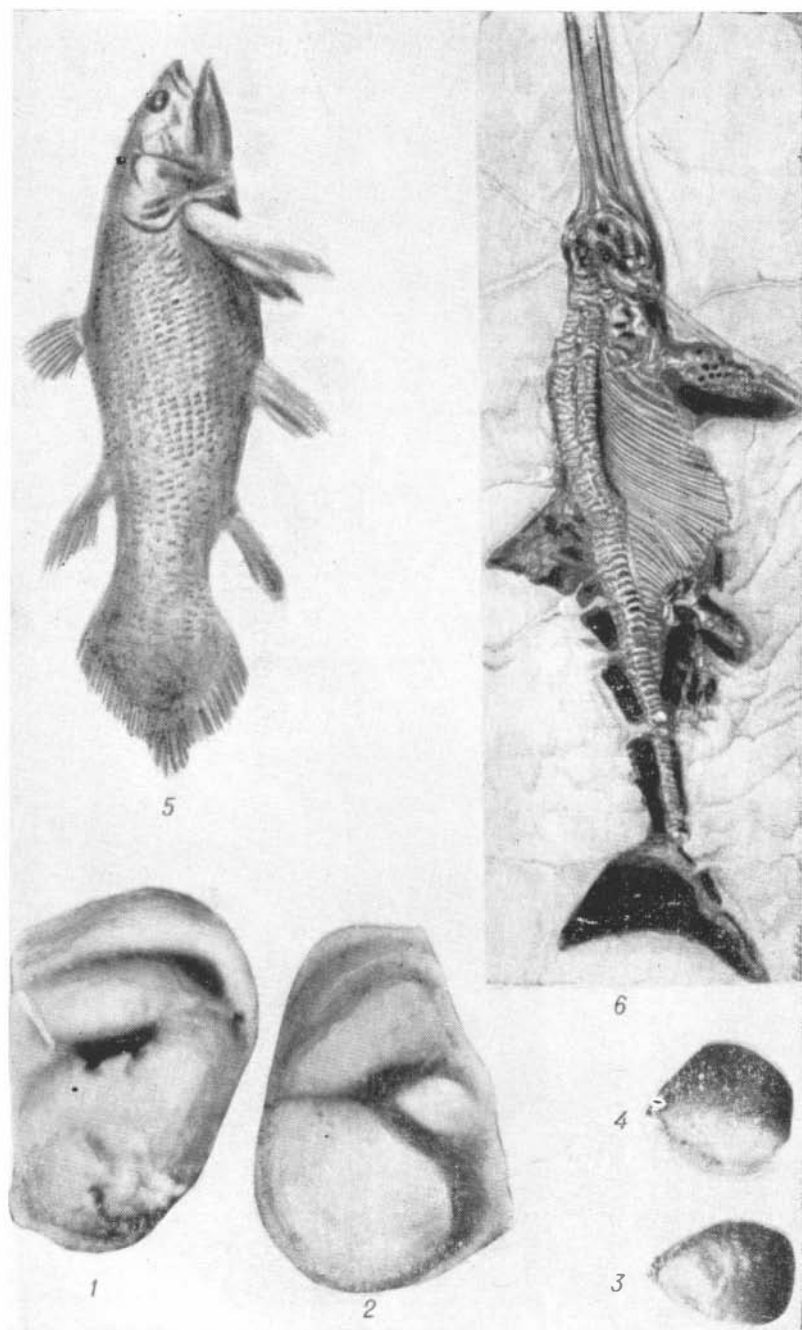
4 — *Wittenburgella minuta* Dagys, $\times 1$.

Представители этих родов брахионод известны из триаса (норийский ярус Кавказа) и отличаются петлей центронеллового типа, характерной для среднепалеозойских теребратулд. А. С. Дагис (1974) связывает их возникновение с неотеническими явлениями (фетализацией).

5 — «Живое ископаемое» — *Latimeria chalumnae* Smith. Около 1/15 нат. вел.

Современная кистеперая рыба. Индийский океан у Коморских островов (из Дж. Л. Б. Смита. Старина четвероног. М., Госгеографиздат, 1962). Кто-то в этом роде был предком наземных позвоночных, а значит и человека.

6 — *Ichthyosaurus quadriscissus*, $\times 1/6$ (Неймайр, 1898).



Т а б л и ц а IV

1, 2 — Конвергенция у брахиопод.

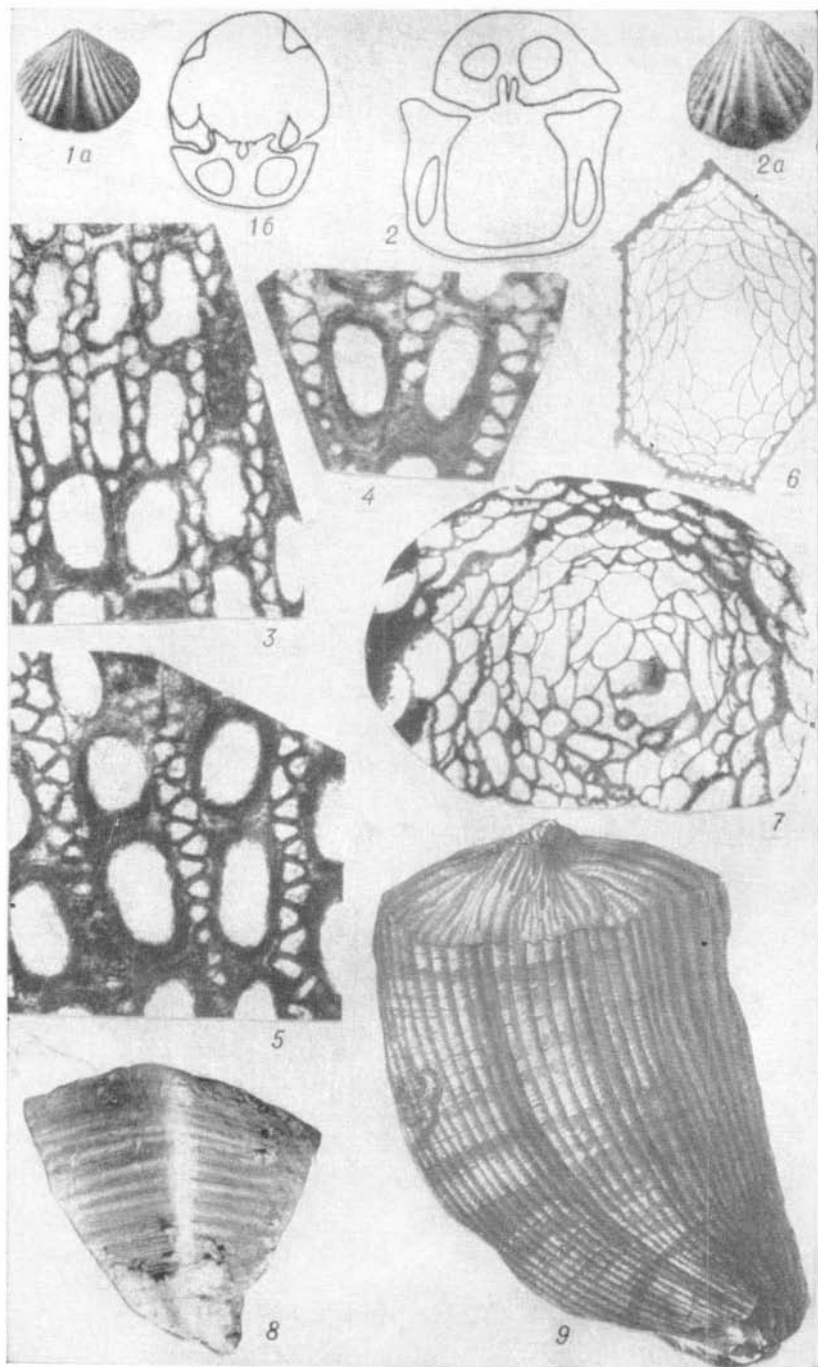
1 — *Stegerhynchella angachensis* (Tchern.), $\times 1$. Силур (лландоверн) Тувы. Есть линейный замочный отросток;
2 — *Camarotoechia decemplicata* (Sow.), $\times 1$. Силур (лландоверн) Норвегии. Линейный замочный отросток не развит.
Колл. Н. П. Кулькова.

3—5 — *Fenestella donaica* (Leb.), $\times 25$.

Середина карбона Прибалхашья. Колл. К. Н. Волковой. Сечения разных участков одной колонии. Ранее мшанки такого строения описывались как разные «подвиды» (3 — *minor* Nekh., 4 — *kasakhstanica* Nekh., 5 — *major* Nikif.).

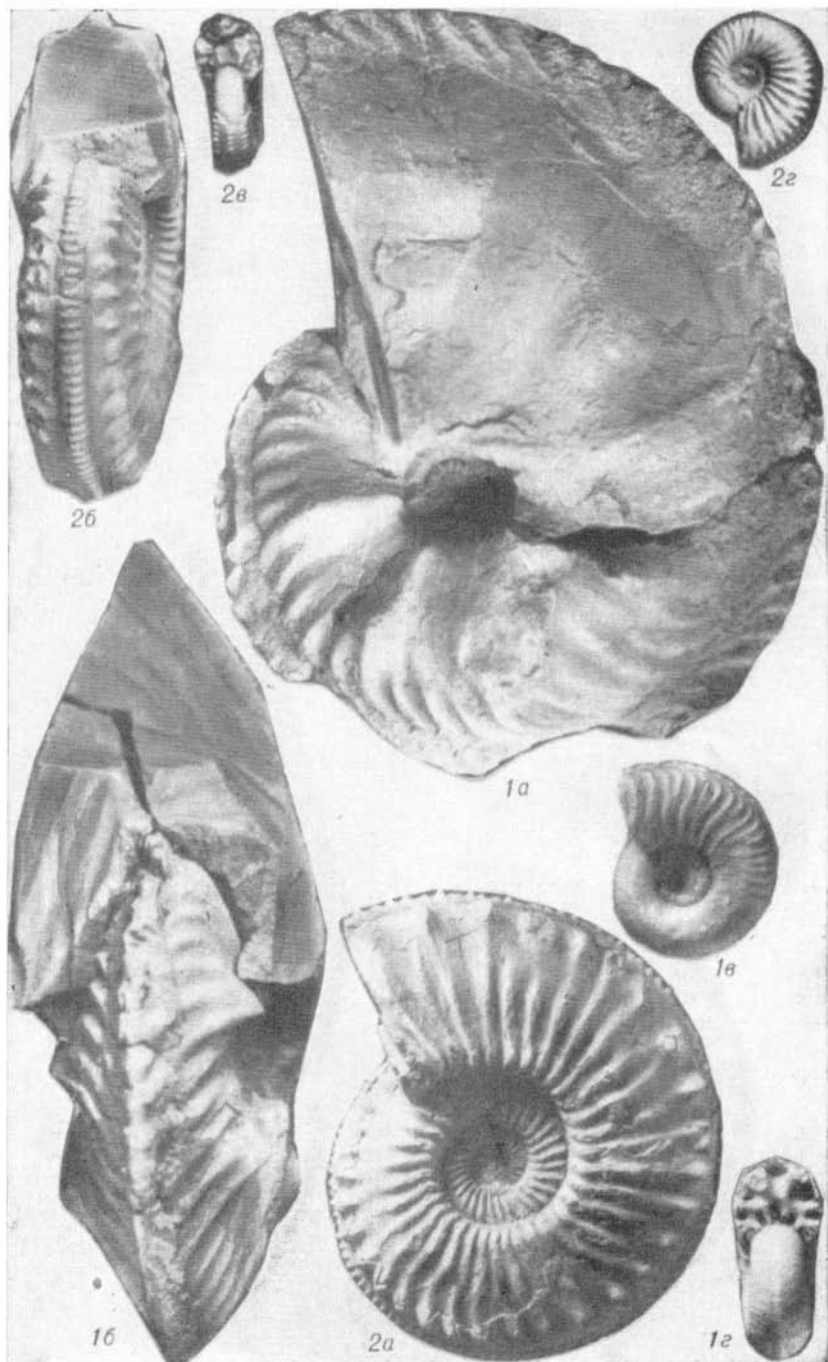
6—7 — Гомеоморфное сходство девонских ругоз *Tabellae-phyllum* (6) и силурийских *Cystiphyllum* (7), $\times 4$.

8—9 — Конвергентное сходство позднемелового рудиста *Hippurites cornu vaccinum* (8 — Неймайр, 1898) и силурийской ругозы *Goniophyllum pyramidale* (9), $\times 1$.



Т а б л и ц а V

- 1 — *Cardioceras* (*C.*) *mountjoyi* Freb., $\times 2$.
Нижний оксфорд (верхняя юра) р. Анабар.
- 2 — *Amoeboceras* (*Amoebites*) *kitchini* (Salf.), нат. вел.
Нижний кимеридж (верхняя юра) р. Хета. Колл. В. Г. Князева. В обоих случаях: *а*, *б* — зрелые стадии, *в*, *г* — ранние стадии развития раковины. Типичный пример протерогевеза.



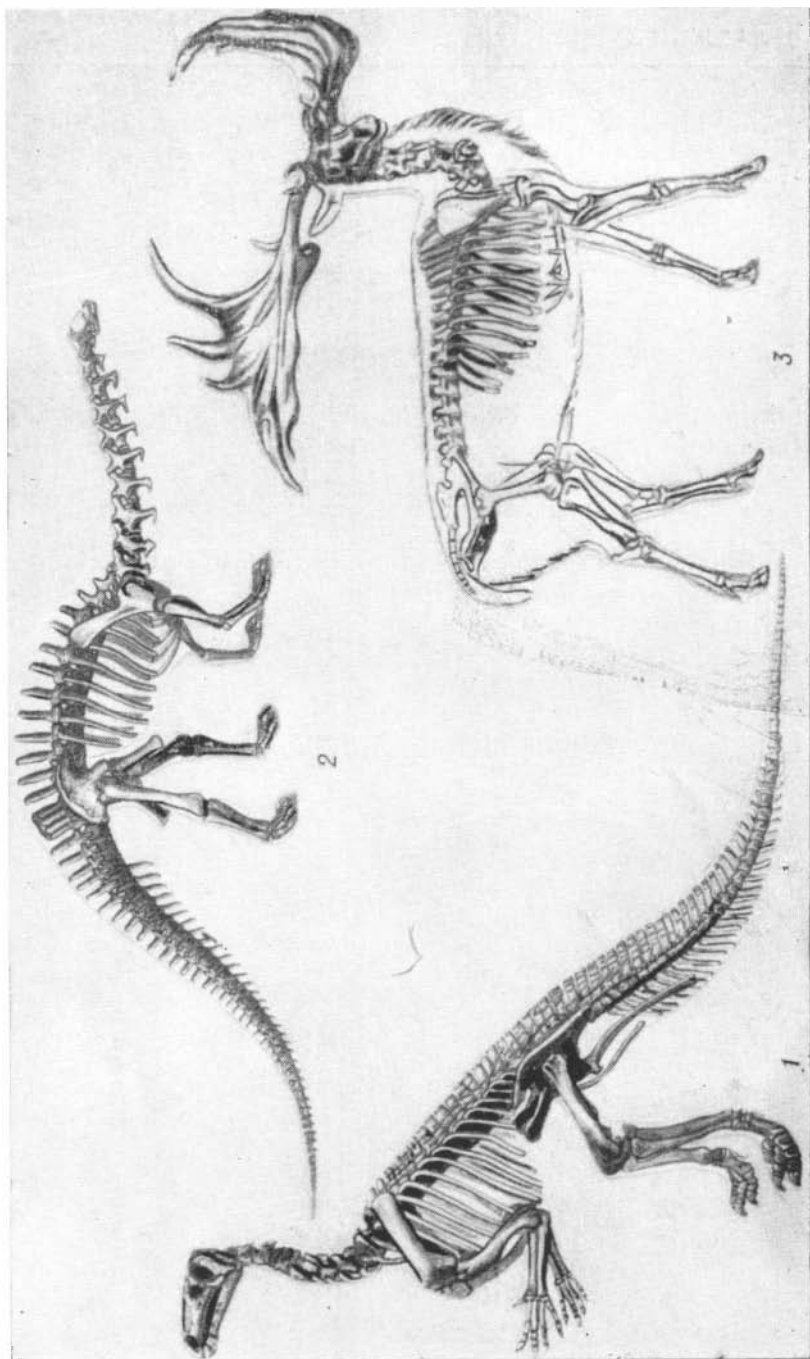
Т а б л и ц а VI

«Сверхспециализация»

1 — раннемеловой динозавр *Iguanodon*. Около 1/66 нат. вел. (Из Годри, 1890, 1896).

2 — *Brontosaurus*. Около 1/100 нат. вел. Из меловых отложений США. (Из Годри, 1890, 1896).

3 — Ирландский олень *Megaceros hibernicus*. Сильно уменьш. (Из Неймайра, 1898).



Введение	3
<i>Глава I.</i> Различные формы эволюции	6
<i>Глава II.</i> Палеонтология и систематика	26
<i>Глава III.</i> Проблема вымирания организмов	40
<i>Глава IV.</i> Филетические законы в палеонтологии	51
Заключение	55
Литература	57
Словарь специальных терминов	62
Указатель иностранных фамилий	64
Фототаблицы и объяснения к ним	66

Андрей Борисович Ивановский

**Палеонтология
и теория эволюции**

Ответственный редактор
Борис Сергеевич Соколов

Редактор *Л. И. Шпаковская*
Художественный редактор *М. Ф. Глазырина*
Художник *И. В. Богослов*
Технический редактор *Т. К. Овчинникова*
Корректоры *Рысеева М. В.*

Слано в набор 11 августа 1975 г. Подписано в печать 19 апреля 1976 г. МН 12042.
Бумага типограф. № 2. Формат 60×90/16. 4 печ. л., +1 печ. л. на мел. бум.
4,5 уч.-изд. л. Тираж 1500 экз. Заказ № 629. Цена 46 коп.

Издательство «Наука», Сибирское отделение. 630099. Новосибирск, 99, Советская, 18.
4-я типография издательства «Наука». 630077. Ново-Сибирск, 77, Станиславского, 25.