Современная палеонтология

1

методы
направления
проблемы
практическое приложение

Памяти основоположника
эволюционной палеонтологии
Владимира Онуфриевича
Ковалевского посвящаем



МОСКВА "НЕДРА" 1988

Современная палеонтология

СПРАВОЧНОЕ ПОСОБИЕ

В ДВУХ ТОМАХ

Под редакцией академика В.В. МЕННЕРА
и профессора В.П. МАКРИДИНА

МОСКВА "НЕДРА" 1988

Современная палеонтология

Том 1

методы
•
направления
•
проблемы
•
практическое приложение

СПРАВОЧНОЕ ПОСОБИЕ

5093

Институт Геологических Наук АН Армянской ССР
Библиотека

МОСКВА "НЕДРА" 1988

ББК 28.1
С 56
УДК 56.07

Рецензент чл.-корр. АН СССР *В. А. Вахрамеев*

С $\frac{2002000000-000}{043(01)-88}$ 144—88

ISBN 5—247—00152—4
ISBN 5—247—01675—0

© Издательство «Недра», 1988

ПРЕДИСЛОВИЕ

Современная палеонтология представляет собой высокоразвитую и широко разветвленную науку, в результатах исследований которой заинтересованы геологи, биологи и специалисты многих других областей естествознания.

Подобно тому как по мере совершенствования палеонтологической систематики возникает потребность в сводках по отдельным группам вымерших организмов и в обобщающих трудах (типа 15-томных «Основ палеонтологии»), так и в процессе развития теоретической мысли становится необходимой интеграция палеонтологических идей. Она осуществляется постоянно, но, как правило, касается отдельных теоретических вопросов и проблем. Литература такого характера довольно обширна и включает не только теоретические разделы в учебных пособиях и справочниках, монографии и статьи, но и сводки: по технике палеонтологических исследований [683], по вопросам общей палеонтологии [864] и др. Однако в определенные моменты истории любой науки, в частности палеонтологии, назревает острая необходимость в обобщениях значительно более крупного масштаба, отражающих состояние науки в целом — ее структуру, теоретическую систему, актуальные проблемы, перспективы дальнейшего развития и практического приложения.

Попыткой создания такого обобщения и является настоящий коллективный труд. Основным побудительным толчком к его изданию послужила современная направленность в развитии народного хозяйства нашей страны на интенсификацию научно-технического прогресса, одним из непосредственных отражений которого в геологии явился переход на сплошную государственную крупномасштабную съемку, нуждающуюся не только в детализации, но и в общем качественном повышении методического и теоретического уровней палеонтолого-стратиграфических работ.

В отличие от опубликованных ранее справочных палеонтологических изданий, носящих описательный характер, данная работа представляет собой обобщение теоретической мысли в палеонтологии, является попыткой объединения теоретических и методических разделов этой науки. Для ее осуществления понадобилось разобраться в структуре современной палеонтологии, вычленить разные направления и осознать пути их развития. При этом выявились и пробелы в состоянии палеонтологии, в том числе отечественной. Оказалось, например, что среди многочисленных специалистов, занимающихся в нашей стране самыми разнообразными аспектами палеонтологии, нет последователей Л. Ш. Давиташвили, профессионально изучающих историю науки. В связи с этим пришлось ограничиться «Введением», содержащим ряд

важных историко-научных положений, и последующим разделом «Развитие основных идей в палеонтологии». Отчетливо дали о себе знать и неравномерности развития одних и тех же направлений в разных областях палеонтологии. Например, если об онтогенетических исследованиях в палеозоологии можно написать весьма обстоятельно, то аналогичные работы в палеоботанике систематизировать в настоящее время невозможно.

Авторы быстро убедились в том, что теоретические положения в ряде областей палеонтологии не объединены концептуально. Так, ни в одной из известных публикаций не рассматривались в целом (без подразделения на группы организмов) принципы морфологических исследований и т. д.

Работа над столь широко задуманной книгой поставила перед авторами ряд задач, в значительной части связанных с тем, что подобного рода изданий нет ни в отечественной, ни в зарубежной литературе. Одной из самых сложных задач оказалось определение тематики глав и их компоновка. В отличие от многих других наук в палеонтологии не существует общепринятого соподчинения дисциплин. Каждое подразделение палеонтологии слагалось исторически, причем нередко независимо от других, и представить все разделы в виде единой, логически связанной системы трудно. Так, критериями выделения наиболее важного в практическом отношении раздела — микропалеонтологии — являются размеры исследуемых объектов, способы их извлечения из горных пород и методы изучения. Для палеоэнтомологии такими критериями служат систематическая принадлежность фоссилий к насекомым, а для палеоксилологии — морфологическая категория (древесинная часть проводящих тканей растений), ее систематическая принадлежность и характер сохранности. Палеофлористика вполне сформировалась как специальная область, однако палеофаунистика фактически не существует, хотя сам термин известен давно. Наоборот, в палеозоологии можно с полным основанием говорить о раздельном существовании морфологии и палеогистологии — области исследований микроскопической структуры ископаемых скелетных образований. В палеоботанике соответствующего деления нет и, более того, наблюдается почти полное слияние морфологии и анатомии растений.

Авторы и редакторы, естественно, стремились к полноте освещения материала и к определенному единству в теоретических позициях. Однако степень полноты изложения, как и степень теоретичности, все же варьируют. В отдельных случаях можно увидеть и различия в конкретных теоретических установках. Все это, однако, неизбежно, поскольку в одних областях палеонтологии теоретическая мысль работает давно, в других же она делает только первые шаги. По одним проблемам уже имеются представительные сводки и возможно сразу переходить к изложению теоретических концепций достаточно высокой общности, в других случаях приходилось уделять больше внимания обобщению фактического материала.

В книге, несомненно, имеются недостатки и пробелы, в чем мы отдаем себе отчет. Тем не менее, было бы бессмысленным рассчитывать сейчас на осуществление всех идеалов теоретического синтеза, до которого в палеонтологии еще далеко. Важно уже то, что удалось создать коллектив специалистов, работающих в университетах и научно-исследовательских институтах АН СССР и Министерства геологии СССР, побудить их к подготовке разнообразных по тематике, но подчиненных единому плану глав.

Крайне важно, чтобы книга не прошла мимо научной молодежи — палеонтологов, геологов и биологов. Знакомство с широким кругом вопросов и проблем весьма полезно уже на студенческой скамье, когда формируется материалистическое мировоззрение и научный кругозор.

Палеонтологией интересуются также многие любители. Но их знакомство чаще всего ограничивается экзотическими палеонтологическими объектами (аммонитами, динозаврами и др.) и выборочными вопросами, например, о причинах вымирания организмов. Данная книга поможет им расширить круг интересов и приобрести более систематические знания.

В выработке структуры книги и в решении ряда важных вопросов кроме редакторов В. В. Меннера и В. П. Макридина принимали участие А. С. Алексеев, И. С. Барсков, С. В. Мейен, А. П. Расницын, В. Н. Шиманский и М. А. Шишкин. Важные консультации, замечания и рекомендации по ряду глав были получены от М. Б. Гниловской, Б. А. Трофимова и В. Г. Ковалева.

При подготовке рукописи к печати значительную помощь оказали М. А. Мейен, а также сотрудники кафедры геологии Харьковского государственного университета Е. П. Агеева, В. В. Лисовец, Г. А. Смыслов, Я. В. Войчунас, А. Н. Васильев, И. А. Фельдман, А. М. Кирюхин и сотрудники кафедры палеонтологии Московского государственного университета Е. К. Миклашевская и Л. И. Кононова.

Появлению данного труда содействовало постоянное внимание к палеонтологическим исследованиям и внедрению в практику их результатов со стороны министра геологии СССР профессора Е. А. Козловского и вице-президента АН СССР академика А. Л. Яншина.

ВВЕДЕНИЕ

Термин палеонтология впервые был введен в 1822 г. Дюкроте де Бленвилем [140], но вошел в литературу несколько позже. Конкурирующим иногда выступает синонимический термин «палеобиология».

Палеонтология — наука об органическом мире геологического прошлого и условиях его существования. Это краткое определение можно развернуть, указав в нем компоненты, методы и цели палеонтологии, ее место в системе других научных дисциплин. Мы этого делать не будем, так как подобное определение будет всего лишь кратким конспектом содержания настоящего введения.

Принято различать объект и предмет каждой науки, когда под первым подразумевается, на какой фрагмент действительности обращено внимание данной науки, а под вторым — какой аспект *этого фрагмента действительности ею изучается.* В отношении палеонтологии мы не будем проводить этого разграничения, так как она изучает практически все аспекты органического мира геологического прошлого. Разумеется, мыслимы и непалеонтологические аспекты исследований палеонтологических объектов (например, можно изучать абсорбционные свойства диатомитов для химико-технологических целей), но подобные случаи очевидны и не нуждаются в специальном разборе и в пояснении, почему они не относятся к предмету палеонтологии.

Палеонтология может считаться частью биологии, если объектом биологии считать как современный, так и существовавший в прошлом органический мир. При таком понимании биологии (в самом широком смысле) та ее часть, которая занимается современным органическим миром, называется неонтологией. Термин «неонтология» употребляется относительно редко и обычно не входит в рубрикаторы информационных систем. Чаще всего вместо него употребляют термин «биология» (в узком смысле), противопоставляя биологию палеонтологии. Из-за того, что палеонтология тесно связана с геологией *(особенно со стратиграфией)*, она нередко включается в число наук о Земле. Так, в «Реферативном журнале» рубрика «Палеонтология и стратиграфия» подчинена рубрике «Геология».

Эти соотношения терминов не слишком существенны для собственно исследовательской практики, но их приходится иметь в виду при работе с информационно-поисковыми системами (каталогами, рубрикаторами и т. д.). Надо сказать, что здесь предстоит еще большая работа, так как имеющиеся информационные документы (рубрикаторы УДК, ББК и др.) устарели и недостаточно отражают структуру палеонтологии и разнообразие палеонтологической информации.

Структура современной палеонтологии необычайно сложна. Как и структура любой другой дисциплины (*и науки в целом*), она складывалась не в соответствии с логикой деления палеонтологических понятий, а по собственным исторически обусловленным мотивам, детерминированным различными посторонними факторами. Так, первоначально внимание палеонтологов привлекали макрофоссилии, а микрофоссилии стали объектом изучения позднее и потребовали специальной исследовательской техники. Сформировалась самостоятельная дисциплина микропалеонтология, которой никогда не противостояла (как того требовала бы формальная логика) особая дисциплина — макропалеонтология.

Подобное нарушение правил формальной логики очень характерно для классификации наук (точнее, для расчленения науки). Выделяется специфическая часть, а оставшаяся за ее пределами область не рассматривается как единая и самостоятельная. Дисциплины очень сложно пересекаются, перекрывают друг друга, выделяются без соразмерности, по разным основаниям; остаются потенциальные области знания, не охваченные установившимися *дисциплинами*. Все это мы видим и в палеонтологии.

Подразделения палеонтологии различаются по многим независимым основаниям. Главное основание, пожалуй, дает сама система организмов. Ее таксонам очень высокого ранга соответствуют и разделы палеонтологии, и специальности палеонтологов. Это прежде всего палеозоология и палеоботаника, соответствующие традиционным царствам животных и растений. Прокариотам и грибам не соответствуют устоявшиеся области палеонтологии. Полных палеонтологических аналогов современных микробиологии и микологии в палеонтологии нет. Ископаемые бактерии вообще систематически не изучались палеонтологами, работ по грибам несколько больше, но литература по тем и другим традиционно считается палеоботанической, хотя в современных системах ни прокариоты, ни грибы в число растений не включают.

Членение палеозоологии также идет по таксонам: выделяются палеонтология позвоночных и беспозвоночных, а далее дисциплины — по некоторым (не всем!) их группам. Степень их дифференцировки примерно одинакова, но лишь немногие из разделов получили *самостоятельные названия*. Так, существуют термины «палеоэнтомология» и «палеоихтиология», но почему-то не в ходу аналогичные названия, которые соответствовали бы, например, арахнологии (изучением ископаемых пауков занимаются палеоэнтомологи) и герпетологии.

Аналогичного деления по группам растений в палеоботанике нет. Вероятно, дело в том, что палеоботаники лишь в исключительных случаях специализируются по определенной группе растений. Поэтому в палеоботанике нет оформленных аналогов бриологии, лихенологии, *птеридологии и др. Единственное исключение* — палеоальгология, однако надо помнить, что сами по себе водоросли — не таксон, а неформальная группировка нескольких отделов. Палеоальгология включает и изучение цианобактерий

(синезеленых водорослей) из прокариот. Специализация остальных палеоботанических исследований идет, во-первых, по интервалам геохронологической шкалы и по фитогеографическим единицам или фитохориям (палеофлористика) и, во-вторых, по морфологическим категориям растительных остатков: отдельно изучаются палиноморфы (палинология), мезофоссилии (мелкие плоды и семена, мегаспоры — карпология) и петрифицированные древесины (палеоксилология).

Следующее основание для деления палеонтологии может быть взято по соответствию с фундаментальными биологическими дисциплинами — морфологией, систематикой, физиологией, экологией, биогеографией и эволюционным учением. В этот список попадают и другие биологические дисциплины (биохимия, цитология, генетика, эмбриология и др.), которые, однако, по своей понятийной структуре или подчиняются перечисленным фундаментальным дисциплинам (эмбриология — морфологии, биохимия — физиологии), или соответствуют частям разных фундаментальных дисциплин (генетика, например, совмещает физиологические, морфологические, экологические и эволюционные исследования). Лишь некоторые из перечисленных фундаментальных и производных биологических дисциплин имеют ясно оформившиеся палеонтологические эквиваленты, которые, в отличие от биологии, не легли в основу специализации палеонтологов.

Пока нельзя говорить о самостоятельности палеоморфологии и палеотаксономии (здесь палеонтологические исследования тесно связаны с неонтологическими); давно оформились палеоэкология и палеобиогеография; термин «палеофизиология» существует, но соответствующая дисциплина находится в зачаточном состоянии. Пока еще слабо развиты палеобиохимия и палеоэмбриология. Цитологические исследования на ископаемом материале проводятся, но палеоцитологии как особой дисциплины нет. Палеонтологи привлекают для обобщений генетические понятия, но о палеогенетике пока говорить нельзя. Пока еще нет никаких оснований говорить и о других палеонтологических аналогах неонтологических дисциплин (биофизики, геронтологии, криобиологии и др.).

Таким образом, между неонтологическими и палеонтологическими дисциплинами существует лишь частичное соответствие. По сравнению с неонтологией в палеонтологии гораздо больше внимания уделяется морфологии (особенно систематике), относительная роль экологических исследований несколько ниже, почти не развивается физиологическое направление. Кроме того, даже в тех случаях, когда имеются эквивалентные дисциплины и в палеонтологии, и в биологии, их содержание, понятия, принципы, методы и цели исследований могут существенно отличаться. Над этими частными отличиями лежит одно общее: палеонтология обращена к прошлому жизни, ее реконструкции, а неонтология, во-первых, к настоящему, к актуальным структуре и функционированию жизни, а во-вторых, к будущему. Важнейшая функция неонтологии — прогноз. Этому палеонтологическое знание, несом-

ненно, способствует, но к будущему оно, разумеется, само по себе не обращено.

Своеобразие структуры палеонтологии по сравнению с неонтологией отчасти определяется характером палеонтологического материала. Он неизбежно неполон, к нему большей частью неприложим эксперимент, нельзя непосредственно следить за процессами жизнедеятельности и т. д. Кроме того, у палеонтологии иные связи с другими естественнонаучными дисциплинами: слабее связи с физикой (поэтому пока нет палеобиофизики) и химией (отсюда слабое развитие палеобиохимии), но зато сильные связи с геологией. Без палеонтологии немыслимо существование современной стратиграфии, как, впрочем, и палеонтология не сможет функционировать без стратиграфической основы. Широко используют палеонтологические данные и, наоборот, являются источником важных для палеонтологии сведений седиментология, фациальный и формационный анализы, общая и региональная тектоника, палеогеография и др. Подробнее об этих связях палеонтологии с геологическими дисциплинами говорится в одном из заключительных разделов книги (см. 8.3).

В то же время лишь немногие разделы палеонтологии выделились под непосредственным влиянием геологии — прежде всего микропалеонтология, тафономия, биостратиграфия и палеобиогеохимия. Тафономия тесно связана с палеоэкологией и седиментологией. Биостратиграфия в равной мере принадлежит палеонтологии и стратиграфии, а палеобиохимия — палеонтологии и геохимии.

Приведенный выше разбор структуры современной палеонтологии носит самый общий характер и поэтому заведомо неполон. В будущем целесообразно детально разобраться в этом вопросе путем специально организованных исследований. Их результаты необходимы для оптимальной организации информационной службы, совершенствования информационно-поисковых систем и банков данных. Они помогут также выявить пробелы в структуре палеонтологии, которые необходимо заполнить.

Исследование структуры палеонтологии не может быть полным без обращения к историческому материалу. Понять, из каких компонентов состоит палеонтология, почему она структурирована и функционирует так, а не иначе, можно лишь в исторической перспективе. Исторический анализ не только проясняет современное состояние науки. Он вскрывает причины ее преобразований, которые могут быть преходящими, последствия же принимаются как необходимость, как нечто непреходящее. Может случиться, что самостоятельность некоторых дисциплин, оправданная в свое время, сейчас уже не нужна. Например, нынешняя обособленность палеоксилологии и палеопалинологии от остальной палеоботаники, вполне понятная в прошлом, теперь уже стала анахронизмом и тормозом развития палеоботаники в целом.

Итак, обратимся к истории палеонтологии. Ранние этапы становления палеонтологии, а также развитие в палеонтологии

эволюционной идеи рассмотрены ниже. Нас интересуют не историографические данные, не хронологическая последовательность разных палеонтологических исследований, а та общая канва, которую можно рассматривать в качестве внутренней логики развития данной науки.

Историю каждой науки принято излагать по некоторым этапам, которые или выделяют совершенно условно, или считают объективной чертой истории. Очевидно, что в зависимости от того, какой аспект истории науки нас интересует, этапы могут получаться самыми разными и в общем случае несопоставимыми. Так, временем зарождения научной палеонтологии считается начало XIX в., отмеченное работами Ж. Кювье, Ж. Б. Ламарка, Ад. Броньяра, Ф. Шлотгейма и К. Штернберга. Действительно, этим «отцам палеонтологии» с точки зрения ее понятийной структуры, выделенности из других дисциплин, детальности и систематичности исследований принадлежит основополагающая роль. Однако если производить периодизацию истории палеонтологии не по этим критериям, а по техническим средствам (существует мнение, что внедрение электронной микроскопии ознаменовало новый этап в развитии палеонтологии), то работы перечисленных «отцов палеонтологии» придется уравнять с исследованиями И. Шейхцера, поскольку все они (кроме Ад. Броньяра в более поздних работах) обходились при исследовании лупой.

Предлагалось этапы развития палеонтологии ставить в соответствии с проникновением и развитием в ней эволюционной идеи. Однако по другим критериям такие этапы совершенно искусственные. Кроме того, вовсе не очевидно, что внедрение эволюционной идеи оказало существенное влияние на повседневную деятельность палеонтологов, на их продукцию. Если же такое влияние было, то его надо показывать не ссылками на единичные статьи, а анализом всего массива литературы. Такой работы пока никто не выполнил.

Надо сказать, что при исследовании истории палеонтологии (и не только ее) и особенно при выделении этапов истории смешивают два важных обстоятельства — возникновение, становление какой-либо идеи и распространение той же идеи среди основного контингента профессионалов, ее актуальное влияние на их деятельность.

Некоторые весьма плодотворные и даже общепризнанные идеи так и не становятся повседневными инструментами в деятельности большинства, или же это происходит с большим запозданием. Одни и те же идеи и методы широко распространяются в одних областях палеонтологии и почти не применяются в других. Например, филогенетический подход до сих пор почти не оказал существенного влияния на палеоботаническую систематику и почти не используется в палеоальгологии и палеопалинологии. Ясно, что в условиях неравномерности проникновения идей и методов в разные области суммирующая периодизация науки в целом мало что дает.

Поэтому при изложении и осмыслении истории палеонтологии существеннее не обсуждать этапы и границы между ними, а выделять некие ключевые события (хотя бы и разнородные), анализировать их причины и следствия, выискивать факторы, влиявшие на развитие палеонтологии в целом и отдельных ее областей, помещать палеонтологию в общее русло развивающейся науки и практической деятельности человечества. При этом нужно отдельно анализировать не только сложившиеся палеонтологические дисциплины, но и разные компоненты палеонтологического знания.

В ходе истории менялись (преимущественно умножались) объекты исследования, аспекты исследования (его предмет), методы (технические приемы), понятийный аппарат и теоретический базис, методология, семиотические средства (язык, графика и др.), цели и идеалы всей работы, взаимодействие с другими дисциплинами. Такой историей палеонтологии, в которой бы проводился анализ всех основных ее разделов по перечисленным пунктам (какие-то, возможно, еще и пропущены), пока никто не занимался. Все известные книги по истории палеонтологии — всей или ее крупных частей — имеют преимущественно не аналитический, а историографический характер [536, 1274, 2520]. Если в них и проводилась аналитическая работа, то делалось это под сильным влиянием определенной точки зрения, принятой за непреложную истину и порождающей категорические оценки [291, 293, 298]. Общий стиль литературы по истории палеонтологии поэтому сводится к перечню исследователей, краткому изложению их мыслей и оценке полученных результатов с точки зрения нынешних достижений палеонтологии, квалифицированных по индивидуальной авторской мерке. Такое историческое исследование очень полезно как резюме прошлых исследований и успешно выполняет реферативную функцию, но не воссоздает историю науки в полном смысле слова.

В рамках настоящего введения не предполагалось давать даже краткого изложения истории палеонтологии в указанном ракурсе, поскольку этому должны предшествовать специальные обширные и еще невыполненные исследования. Поэтому придется ограничиться малым, а именно: учитывая некоторые общие исторические тенденции, оценить современное состояние палеонтологии.

Становление палеонтологии как науки, причем самостоятельной, в начале прошлого века определялось: 1) введением ископаемых организмов в общую систему органического мира; до этого палеонтологические объекты большей частью привлекали внимание лишь как курьезы и раритеты (во всяком случае, они почти не служили объектом специального морфологического и таксономического анализа наряду с рецентными организмами); 2) осознанием того, что фоссилии могут принадлежать вымершим таксонам; поэтому их изучение не могло ограничиться определением места фоссилий в системе рецентных организмов; эту систему надо было дополнять вымершими таксонами; 3) возможностью

использования и действительным использованием полученных данных для стратиграфии.

Таким образом, в палеонтологии раньше всего сложились таксономическое направление, широко опиравшееся на морфологические наблюдения, и биостратиграфический анализ таксонов (выделение руководящих видов) и их комплексов.

Почти сразу, еще в первой трети прошлого века в палеонтологии закладываются основы и многих других аспектов изучения материала. Однако, как обычно бывает в истории науки, будущие самостоятельные разделы палеонтологии появлялись в недрах сложившихся разделов в виде попутных наблюдений и обобщений.

Тогда же, в начале прошлого века, произошла не только профессионализация исследователей в палеонтологии, но и более узкая их специализация. Так, Ал. Броньяр был первым профессиональным палеоботаником и ископаемыми животными специально не занимался. Ж. Кювье прекрасно знал всю систему животных того времени, но основные его палеонтологические работы выполнены по позвоночным. Палеоботаники он не касался, как и Ж. Б. Ламарк, основавший профессионализированную палеонтологию беспозвоночных. Появление профессионалов и их специализация — хотя и внешний, но важный показатель становления научной дисциплины, ее оформления, институционализации. В это время возникают новые, специфические для данной науки образцы исследовательской деятельности, которым следуют позже приходящие в науку исследователи.

В этом отношении палеонтологии необычайно повезло, так как заданные образцы деятельности были высокого качества. Многие из них сохранились: способы описания и изображения таксонов, установленных по фоссилиям; введение для них такой же бинарной номенклатуры, как и для рецентных форм (что само по себе отнюдь не было тривиальностью); широкое использование рецентного материала для расшифровки морфологии и систематической принадлежности фоссилий; попытки реконструкции прижизненного облика ископаемых форм и отчасти их образа жизни (хотя бы в самых общих чертах); внимание к стратиграфической и географической приуроченности слоев с теми или иными фоссилиями и многое другое.

Все это воспринимается в современной палеонтологии как нечто само собой разумеющееся, но в начале прошлого века введение этих норм исследования было настоящей новацией, значение которой отнюдь не уменьшается тем обстоятельством, что многое было заимствовано из биологии и геологии. Впрочем, были не только заимствования. Так, Ад. Броньяр в 1822 г. впервые осознал, что некоторые ископаемые растения, на остатках которых нет органов размножения, не могут быть соотнесены с таксонами естественной системы. Тем не менее для подобных остатков столь же нужна бинарная номенклатура. Он ввел формальную систему таких остатков, не зависимую от естественной системы. Введение паратаксономии оказалось чрезвычайно продуктивным в палеобо-

танике и отчасти в палеозоологии. Лишь позднее подобная паратаксономия была введена для современных организмов для (несовершенных грибов).

Еще одним, тоже внешним, показателем институционализации дисциплины может служить появление специальной литературы, особенно специализированных журналов. Сначала палеонтологические работы появлялись как самостоятельные книги или как статьи в журналах более широкого профиля. В 1846 г. появилось специальное палеонтологическое издание «Palaeontographica», выходящее доныне.

При всем том в течение еще многих лет палеонтологические исследования выполнялись не только палеонтологами-профессионалами, но и (попутно) лицами других специальностей — геологами, зоологами, ботаниками, медиками и просто любителями без специального образования. Так, многие геологи прошлого века сами вели нужные для стратиграфии палеонтологические исследования. Подобное совмещение профессий было широко распространено до начала нынешнего века и лишь затем стало более редким. Иногда оно встречается и сейчас. Деятельность же профессиональных палеонтологов в смежных областях знаний (особенно в стратиграфии, морфологии, систематике и теории эволюции) все еще весьма обычна.

К числу содержательных критериев формирования и зрелости научной дисциплины относится ее способность дать хотя бы самую общую, но уже без бросающихся в глаза пробелов картину изучаемого объекта. Для палеонтологии это означало способность дать последовательную картину смены фаун и флор на Земле в течение всей ее палеонтологически документированной истории. На представление такой картины палеонтология смогла претендовать лишь после того, как была составлена геохронологическая шкала из периодов (систем), были предъявлены свидетельства в пользу непрерывности полученной шкалы и каждому ее подразделению была дана палеозоологическая и палеоботаническая характеристики. В рамках фанерозоя такая картина была представлена к середине века. Только к этому времени была получена вполне сносная по тем временам палеоботаническая характеристика девона; девон и более древние периоды были ранее охарактеризованы фаунистически, а более молодые периоды — и фаунистически, и флористически (такая же картина для докембрия сложилась лишь совсем недавно — в последние десятилетия).

Как раз к этому времени появилось эволюционное учение, поэтому наполнение всей геохронологической шкалы палеонтологическим содержанием обрело и эволюционный смысл, и практическое стратиграфическое значение.

В дальнейшем полученная сплошная хронологическая последовательность ископаемых форм детализировалась, соответственно дробились и биостратиграфические подразделения. Однако попытки распространения биостратиграфических подразделений на площади быстро столкнулись с двумя препятствиями: фациаль-

ностью (экосистемной специфичностью) и провинциальностью (биогеографической специфичностью) таксонов и их комплексов. Само понятие «фации» введено А. Грессли в 1838 г. Фациальная приуроченность фоссилий, разумеется, была подмечена раньше, но только после работы А. Грессли ее изучение приобрело конкретный практический смысл — сопоставление разнофациальных разрезов — и в конечном счете привело вместе с другими стимулирующими факторами к становлению палеоэкологии. С биогеографическими проблемами разные разделы палеонтологии столкнулись неодновременно. Элементы фитогеографических наблюдений и обобщений мы видим еще в ранних работах Ад. Броньяра, а в 30-х годах прошлого столетия палеофитогеографические сведения вошли в ботанические курсы. Вероятно, на палеоботанику повлияли не только собственные наблюдения, но и происходившее тогда становление рецентной фитогеографии (труды А. Гумбольдта и др.). В палеозоологии же биогеографическое направление сформировалось позже. Однако в целом в палеонтологии специально поставленные биогеографические исследования (а не попутные наблюдения и обобщения) появились лишь к концу XIX в.

Примерно такой же путь — от единичных и попутных наблюдений до специально поставленных исследований с собственными понятиями и терминами, специфическими методами, собственными целями — прошли и другие палеонтологические дисциплины. Дифференциация палеонтологии в этом отношении протекала так же, как и в других науках. Стимулы дифференциации были различными. Это и естественная, спонтанно проявляющаяся пытливость исследователей, извечное стремление ищущих умов выходить за рамки традиционных исследований, и новые наблюдения, и влияние смежных наук или других разделов палеонтологии, и потребности геологической практики.

Перечисленные факторы развития палеонтологии несомненны, однако их действительная относительная роль не подвергалась специальному исследованию. В частности, пока специально не анализировалось влияние палеонтологии на геологию путем изучения деятельности отдельных палеонтологов и научных коллективов, различных документов, публикаций и т. д. Говоря об этом, важно выделять разные аспекты развития палеонтологии — открытие и описание новых таксонов, появление и распространение теоретических взглядов, приложение палеонтологических знаний в геологической практике, организационные формы существования палеонтологии.

Очевидно, что связь с геологией, особенно со стратиграфией, всегда служила обильным источником нового материала, стимулировала разработку систематики тех групп организмов, которые особенно важны в стратиграфических исследованиях, обеспечивала палеонтологии широкий стратиграфический и географический диапазоны исследований, способствовала появлению разнообразных теоретических идей. Связи с геологией обеспечивали экономическую поддержку палеонтологических исследований, рост

числа палеонтологов, условия для их работы, направляли исследования многих палеонтологов в определенное русло. Перечисление аспектов влияния геологии на палеонтологию можно продолжить. Не будет преувеличением сказать, что без связи с геологией палеонтология не стала бы зрелой, высокоразвитой дисциплиной, не заняла бы нынешнего места в системе научного знания и, может быть, осталась бы небольшим разделом биологической систематики.

Помня обо всем этом, мы не должны все же относить все успехи палеонтологии за счет внешних стимулов, в том числе и со стороны геологии. Опыт истории науки ясно показывает, что чисто экстерналистский подход к объяснению развития какой бы то ни было науки (апелляция лишь к внешним факторам) — грубое упрощение. Столь же неоправдан и интерналистский подход, когда вся история той или иной науки объясняется действием исключительно внутренних факторов. В истории науки и науковедении давно известно, что в развитии любой дисциплины взаимодействуют внешние и внутренние факторы, так что задача состоит прежде всего в том, чтобы показать, как протекает это взаимодействие, в чем оно конкретно проявляется.

К сожалению, такой анализ истории палеонтологии пока не проведен. Как это случалось и с другими науками, на историю палеонтологии смотрели прежде всего через «экстерналистские очки». Между тем известно, что мотивация деятельности исследователя никогда не сводится к одним лишь внешним стимулам. Известно также, что как только научная дисциплина обретает самостоятельность, институционализируется, так все большее значение в ее развитии приобретает наряду с «внешним заказом», социальной потребностью также и ее сложившийся внутренний мир — свои внутренние проблемы, задачи, собственные интересы, собственные исследовательские программы. В то же время наука не может успешно длительно развиваться, если она отрывается от потребностей других научных дисциплин, от практической деятельности человечества. Складывается сложная система прямых и обратных связей как между разными науками, так и между наукой и запросами практики.

Все сказанное, вероятно, можно отнести и к палеонтологии. Однако если внешние факторы ее развития достаточно очевидны и хорошо известны (хотя их конкретное воздействие и относительная роль специально не изучались), то о внутренних факторах можно сказать немного, поскольку они несравненно менее очевидны. К числу внутренних факторов относятся, например, некоторые мотивы, приводящие людей в ряды палеонтологов. Нередко палеонтологами становятся стратиграфы, причем мотивами переквалификации могут быть как потребность решения определенных стратиграфических задач, так и пробуждение интереса к палеонтологии в силу постоянного с ней соприкосновения. В последние годы намечается определенный рост престижности профессии палеонтолога, что способствует притоку кадров.

5093

Библиотека

Роль внутренних факторов особенно велика в тех случаях, когда палеонтология обращается к детальному исследованию морфологии организмов, их тонких структур, редких и чем-то примечательных находок. Здесь палеонтолога часто привлекает само по себе детальное исследование, новизна материала и темы, а о дальнейшем приложении полученных результатов он не обязательно заботится. Немало палеонтологов трудится в биологических учреждениях. Иногда тематика их исследований связана с запросами геологической практики лишь очень косвенно. Нельзя забывать и о роли любителей, которые нередко поднимались до профессионального уровня не только в коллекционировании, но и в собственно палеонтологических исследованиях, хотя они и не всегда заботились о приложении полученных данных к геологической практике и, конечно, не эти приложения были главным стимулом их деятельности. Вообще же палеонтологические исследования сами по себе настолько интересны (и потому самоценны), что нет необходимости каждому шагу палеонтолога приписывать внешний мотив, утилитарный стимул.

Совершенно очевидное влияние на развитие палеонтологии оказало появление новых методических приемов, совершенствование исследовательской аппаратуры, внедрение химической обработки фоссилий. В большинстве случаев все это было заимствовано палеонтологией из других дисциплин. Так, изготовление прозрачных шлифов было предложено в 20-х годах прошлого века У. Николем и применено в петрографии, но почти сразу использовано им и Г. Т. Уитхэмом (1831 г.) для изучения ископаемых петрифицированных древесин, а затем и для других петрификаций. В прозрачных шлифах вскоре начали изучать и некоторые микрофоссилии, но лишь в нашем веке эта техника стала одним из методов при изучении микрофауны (преимущественно палеозойской).

Микроскопическая техника внедрялась в палеонтологию почти сразу по изобретении все новых модификаций микроскопов. Химическая обработка фоссилий особенно часто применяется в палеоботанике, где мацерация фитолейм производилась еще во второй половине прошлого века, хотя стандартным методом исследования стала в конце прошлого — начале нынешнего веков (работы А. Натгорста, Х. Х. Томаса, Н. Бэнкрофта и др.). Издавна применялись и различные сепарационные методы, начиная с простой дезинтеграции породы в воде и извлечения остатков с помощью сита. Постепенно использовался все больший арсенал мацерации породы и сепарации фоссилий. Сейчас без этих методов не может существовать микропалеонтология. Постепенно внедрялись в палеонтологию и другие технические методы: фотография, рентген, микротомы, наблюдение в ультрафиолетовом свете (в том числе люминесценция в нем), инфракрасном свете и т. д.

Внедрение новой техники революционизировало некоторые разделы палеонтологии. Именно так можно квалифицировать систематическое применение шлифов при изучении кораллов, мшанок,

палеозойских фораминифер и археоциат, химического препарирования (Р. Козловский), сепарации в тяжелых жидкостях в палинологии (В. П. Гричук), графического препарирования построек строматолитов (И. Н. Крылов) и др. В то же время для палеонтологии в целом нельзя указать какие-либо универсальные переломные моменты, связанные с коренным усовершенствованием исследовательской техники. В некоторых областях палеонтологии (например, при изучении крупных четвероногих) технический прогресс сыграл незначительную роль, по крайней мере в лабораторной обработке материала. Правда, применение техники важно при раскопках (взятие монолитов, использование закрепителей).

Среди методических приемов несколько особняком стоит все, связанное с первичным отбором материала и его инвентаризацией. Многие старые (а нередко и новые) коллекции в значительной мере утратили свою ценность из-за недостаточно точной стратиграфической и географической привязки точек сборов. Очень часто эта привязка ограничивалась указанием ближайшего населенного пункта или даже просто района сборов. Значение послойных сборов было совершенно ясно еще основоположникам биостратиграфии В. Смиту, Ж. Кювье и Ал. Броньяру. Тем не менее грубая привязка комплексов флоры и фауны к разрезу удержалась надолго. Рецидивы этого пренебрежения к точным стратиграфическим данным мы видим до сих пор.

Отсутствие хороших привязок у многих старых коллекций ясно показывает на общий смысл, который придавался и коллектором, и обрабатывавшим коллекцию палеонтологом самому изучению материала. Ясно, что чем меньше внимания уделялось точным стратиграфическим данным, тем меньшее значение придавалось и стратиграфическому приложению полученных результатов.

Биологическое значение точной фиксации места сборов было осознано позднее, чем стратиграфическое. Решающее влияние здесь оказало становление эволюционизма. Без точной локализации фоссилий было бы невозможно появление идеи перечеканки (О. Геер), мутаций В. Ваагена, палюдиновых рядов М. Неймайра и др. Точная и сверхточная привязка фоссилий стали совершенно необходимы и при обсуждении других эволюционных идей — например, оживленно обсуждаемая в литературе концепция прерывистого равновесия.

Интересно, что внимание к детальной биостратиграфии оказалось важным не только для практической стратиграфии. В конденсированных разрезах приходится привязывать образцы к разрезу с точностью до нескольких миллиметров (например, при определении границы девона и карбона в опорных разрезах Рейнской области). Прослеживание того, как меняются комплексы органических остатков в разрезах, привело к установлению мелкой прерывистости осадконакопления (многочисленных диастем, или ложного согласия в залегании пластов, их параконформности), явления конденсации разрезов. Понимание того, что почти любой

геологический разрез пронизан огромным количеством скрытых перерывов, чрезвычайно важно для представлений об общей структуре геологической летописи, степени ее полноты и неполноты, а следовательно, и о ее информационных возможностях. Сейчас уже накоплено достаточно данных для создания специального учения об общих свойствах геологической летописи — геоархеографии [664], в котором ощущается настоятельная потребность и в создании которого палеонтология может сыграть очень важную роль.

Еще большее теоретическое влияние палеонтологии на стратиграфию проявилось в недавнем возникновении концепций экостратиграфии, каузальной и событийной стратиграфии [134, 527, 655, 1128, 1260, 1923]. Эти концепции нацелены на интеграцию стратиграфических признаков, биотических и абиотических, на выявление точных уровней как местных, так и глобальных экосистемных перестроек, природа которых может быть реконструирована лишь с помощью детальных палеонтологических (в том числе палеоэкологических) исследований.

Таким образом, внимание к точной фиксации места сборов фоссилий, сначала продиктованное конкретными задачами стратиграфической практики, привело к важным теоретическим следствиям для палеонтологии, эволюционного учения и стратиграфии.

Сходные, но меньшие по масштабу последствия проистекли и из точной привязки образцов по простиранию слоя. Это позволило получить убедительные и очень полные реконструкции ландшафтных обстановок, частных экосистем (работы Р. Ф. Геккера, А. И. Осиповой, Т. Н. Бельской, В. С. Сорокина, С. В. Тихомирова, Т. Л. Филлипса с сотрудниками, А. К. Скотта, Г. Д. Реталляка и др.)

Наименее изучен в истории палеонтологии ее методологический аспект. Сразу отметим, что само понятие методологии сильно девальвировано в современном естествознании, поэтому в число «методологических» стали попадать чисто технические вопросы. По нашему мнению, возможно следующее разграничение понятий методики и методологии. Методика данной дисциплины — обращение к исследовательским средствам, предоставляемым или иным ее разделом или другой специальной дисциплиной. Методология же есть рефлексия исследователя над собственной деятельностью, результат осознанного обращения к общим теоретико-познавательным (эпистемологическим) установкам, которые в свою очередь детерминируются стилем мышления, мировоззрением, принимаемой картиной мира. Сильно упрощая, можно сказать, что методика — это проекция одной специальной дисциплины на другую, а методология — проекция философии (преимущественно эпистемологии) на специальную дисциплину.

До сих пор при обсуждении методологических проблем палеонтологии большей частью рассматривали влияние на нее принципов и идей униформизма, актуализма, историзма, катастрофизма и эволюционизма. Конкретные теоретические идеи, возникшие под

влиянием перечисленных принципов, продолжают быть дискуссионными, но сами эти принципы достаточно хорошо осознаны, разобраны и успешно применяются в обобщениях. Этому благоприятствовало и то, что все эти принципы не специфичны для палеонтологии и разрабатывались в значительной мере за ее пределами. Они заимствовались палеонтологией в готовом виде и лишь приспосабливались к конкретному палеонтологическому материалу.

Существенно, что конкретизация каждого из перечисленных принципов, а также их относительная роль со временем менялась. Так, принцип униформизма (инвариантности законов во времени) до сих пор играет ведущую роль при реконструкции частных обстановок седиментации и соответствующих им биотопов (например, условий твердого дна, мягких илов, баров, дельт и др.). Соответственно постулируется, что гидродинамический режим этих и других биотопов инвариантен во времени, из чего извлекаются палеоэкологические следствия. Униформизм господствует во всех приложениях генетики к палеонтологическому материалу и в других случаях.

Очевидно, что при этом униформистский подход дополняется актуалистическим, поскольку мы одновременно экстраполируем в прошлое обобщения рецентных наблюдений. На фоне получаемого таким образом каркаса инвариантных во времени процессов и их соотношений всегда выявляется что-то меняющееся, поэтому каждое последующее состояние объектов можно понять лишь путем обращения к исторически предшествующему состоянию. Актуализм здесь оказывается недостаточным. Это обращение к прошлому, к исторически предшествующему состоянию и составляет суть историзма. Иными словами, историзм — это полный аналог актуализма, но с противоположным знаком времени. Это две разновидности того, что в философии времени называется межвременным переходом [664, 746]. Приводить примеры обращения палеонтологии к историзму и актуализму нет смысла, поскольку читатель легко может подобрать их сам, в том числе и в собственной исследовательской деятельности.

Катастрофизм в палеонтологии прошел путь от широкого признания в начале прошлого века до почти полного отрицания под воздействием лайелевского униформизма и дарвиновского эволюционизма. Тем не менее идея о дискретности этапов развития таксонов, флор и фаун в палеонтологии продолжала проявляться в каждом новом поколении исследователей. Появление этих идей в том или ином виде часто расценивалось как рецидив катастрофизма и только по той причине вызывало отрицательное отношение. В действительности же нельзя приравнивать к раннему катастрофизму и даже сравнивать с ним те представления, в которых утверждается неравномерность развития таксонов, экосистем или геосистем.

С точки зрения современных физических (особенно термодинамических) представлений неравномерность развития природных систем вполне естественна, так что специальное объяснение надо

подыскивать скорее равномерности, чем неравномерности преобразования систем. Поэтому нет нужды связывать какие-либо быстрые перестройки, чередующиеся с паузами, с катастрофизмом прошлого века.

Вторая группа утверждений, которые также часто квалифицируют как рецидивы катастрофизма, касается планетарности распространения различных природных перестроек. В последнее время выясняется, что степень синхронности биотических и геологических событий, происходящих в разных частях планеты, может быть очень высокой. Однако в большинстве случаев речь идет не о глобальных катастрофах, а скорее о глобальном разонансе каких-то событий, произошедших в одном месте планеты. На идущий от события сигнал и разные экосистемы и разные их компоненты реагируют по-своему. Мы видим синхронность появления, но гетерогенность проявления этого глобального резонанса. На этом покоится уже упоминавшаяся каузальная, или событийная, стратиграфия. Это же представление о глобальном резонансе региональных событий лежит в основе современных представлений об эволюции биосферы. Иное дело, что каждое конкретное утверждение о неравномерности исторических процессов и планетарности некоторых явлений должно быть тщательно обосновано. Именно недостаточность фактического материала, произвольность теоретических допущений, поспешное принятие гипотез породили настороженность к подобным утверждениям.

Несколько сложнее дело обстоит с эволюционизмом, поскольку обращение к нему неизбежно связано с принятием определенных эволюционных взглядов. Говоря об эволюции, мы имеем в виду уже не любые исторические изменения, а появление новых качеств. Конкретно это означает появление новых таксонов (организмов, экосистем или неживых объектов), а в них — новых компонентов — меронов [661]. За этой внешней стороной эволюции мы всегда стремимся увидеть ее факторы, причины, механизм, где и начинается дискуссионность не самого по себе эволюционизма (с идеей эволюции сейчас все согласны), а его преломления в определенных и неизбежно гипотетических эволюционных взглядах.

О взаимосвязи палеонтологии и эволюционных взглядов подробно говорится ниже. Отметим только, что при всем влиянии, которое оказал эволюционизм на палеонтологию, нельзя недооценивать то обстоятельство, что эволюционизм почти не затрагивает некоторые аспекты деятельности палеонтолога. Это видно хотя бы из того, что такие резко различавшиеся по своим эволюционным взглядам палеонтологи, как дарвинист В. Е. Руженцев и номогенетик О. Шиндевольф, придерживались примерно одной и той же системы аммоноидей, развивали близкие по содержанию биостратиграфические концепции и действовали примерно одинаково в конкретных биостратиграфических исследованиях. Можно привести и другие примеры из истории палеонтологии, которые показывают, что эволюционизм не всегда исполнял функцию непосредственного исследовательского методологического принципа,

а нередко служил лишь общим мировоззренческим фоном исследования.

Можно назвать и другие методологические установки, используемые в палеонтологии и нередко противоположные по смыслу. Все они для палеонтологии неспецифичны. К сожалению, эти принципы почти не обсуждались в литературе. Во всяком случае, не существует устойчивой традиции их обсуждения на палеонтологическом материале. Такова, например, дилемма редукционизма и ирредукционизма, издавна обсуждаемая в биологии [474, 591, 651]. Редукционизм в палеонтологии проявляется не так уж редко, когда, например, все исторические преобразования таксонов сводятся к адаптации, а все проблемы систематики — к способам конструирования филогенетических схем (что особенно хорошо видно в современной кладистике). Проявлением редукционизма можно считать и попытки интерпретировать всю историю органического мира в понятиях немногих механизмов. Так, выдвигалось предположение, что вся эволюция может быть сведена к следующим механизмам: перемещения литосферных плит вызывают климатические перестройки, под их влиянием флюктуирует насыщенность экосистем и соответственно меняются компоненты отбора (меняется относительная роль r- и K-отбора), которые и лимитируют эволюцию таксонов. Неосознанный редукционизм свойствен и номогенетическим концепциям эволюции.

Есть и еще более общие методологические установки, роль которых в палеонтологии очевидна, но остается неосвещенной: проблема истинности палеонтологических наблюдений и интерпретаций; роль эксперимента и моделирования в палеонтологии; проблемы полноты пелеонтологического знания и т. д. Здесь методология палеонтологии уже постепенно переходит в философию науки, поскольку мы уже не просто прилагаем к палеонтологии общие философские, преимущественно эпистемологические положения, но и вводим палеонтологические исследования в поле зрения философии. К сожалению, почти нельзя привести такие примеры, когда палеонтологическое знание оказало бы существенное влияние на развитие философии. Палеонтологические знания использовались для развития онтологии, построения философски осмысленной картины мира. Они были очень важны и для создания диалектико-материалистической теории развития. Однако палеонтологические знания оказали лишь незначительное влияние на эпистемологию и на разработку общих методологических проблем науки в целом. Заметим, что палеонтология может сыграть немалую роль, поскольку она имеет дело с необычайно трудными для исследования объектами из-за фрагментарности, необычности, принадлежности к далекому прошлому.

При знакомстве с современной философией науки бросается в глаза ее преимущественная ориентация на физику и математику, реже — на избранные главы химии и биологии (преимущественно те, которые методологически ближе всего к физике). Те науки, в которых огромную роль играет систематика объектов, причем

систематика несоизмеримо более сложная, чем в физике, редко привлекают внимание философии науки. Это относится и к палеонтологии. Между тем есть серьезные основания считать, что методология получения нового знания в подобных палеонтологии, существенно «таксономических» науках весьма заметно отличается от методологии «точных» наук. Различна относительная роль наблюдения и эксперимента, индуктивного и гипотетико-дедуктивного методов, исторических реконструкций и прогнозов, различны критерии истинности теоретических положений, разный статус и разную природу имеют теории и т. д. В отношении палеонтологии этот круг вопросов до сих пор анализировался лишь очень фрагментарно и от случая к случаю. Поэтому не будет преувеличением сказать, что в целом методология палеонтологии находится в зачаточном состоянии. До сих пор палеонтология лишь «импортирует» немногие методологические принципы со стороны, без общего философско-методологического осмысления палеонтологического знания и способов его получения.

Современное науковедение, опираясь на наиболее развитые научные дисциплины (первенство и здесь принадлежит физике), создало немало моделей науки в целом. Естественно, что науковедов интересуют прежде всего ведущие направления науки, привлекающие огромные массы исследователей, обслуживаемые крупными исследовательскими учреждениями, поглощающие львиную долю ассигнований и наиболее многообещающие в экономическом и социальном отношениях. В отличие от таких «больших» и весьма влиятельных наук палеонтология может быть квалифицирована как «малая» наука, хотя по содержанию исследований она отнюдь не мала. Количество палеонтологов в мире несравненно меньше, чем в каждом из частных разделов физики. Кроме того, палеонтология разделена на массу узких специальностей, в некоторых областях трудятся буквально единицы. Автономные палеонтологические учреждения также единичны, по сравнению с крупными современными институтами они просто карликовые. Основная же масса палеонтологов рассеяна небольшими группами по различным учреждениям.

Поэтому совершенно очевидно, что все те модели, которые предлагались для развития «больших» наук, приложимы и к такой «малой» науке, как палеонтология. Ограничимся лишь одним примером. Известная концепция Т. Куна [554] о парадигмах, нормальной науке и научных революциях, вызвавшая широкую дискуссию и привлекшая многих сторонников, вероятно, адекватно описывает развитие если не всей физики, то хотя бы каких-то ее направлений или каких-то аспектов ее развития. Однако сомнительно, чтобы можно было говорить о настоящих парадигмах и научных революциях в палеонтологии, особенно в таком ее ключевом разделе, как систематика. Даже внедрение эволюционизма повлияло не столько на способы установления и упорядочения таксонов, сколько на последующую интерпретацию полученного результата.

Вероятно, и модели, описывающие деятельность исследовательских коллективов, должны быть весьма специфичными в «малой» науке палеонтологии. Так, в небольшом коллективе возрастает роль индивидуальной психологии, направление работы коллектива больше зависит от личных интересов лидера и т. д. Эти и другие особенности палеонтологии как «малой» науки еще ждут своего науковедческого анализа. До сих пор науковедение в палеонтологии ограничивалось сбором отдельных наукометрических данных: динамика численности исследователей, количество публикаций по годам и т. д. Но эти исследования выполнялись в очень небольшом объеме и заметного влияния на развитие палеонтологии не оказали.

Рост палеонтологических исследований никогда не был стремительным, но в целом и численность палеонтологов, и количество выполненных работ постоянно росли. В развитии палеонтологии, как и любой науки, есть свои трудности, но в целом ее развитие можно считать нормальным. Во всяком случае, в ней не наблюдается никаких признаков спада и идейного дефицита. Отмечается определенный рост интереса к палеонтологии. Это видно хотя бы из того, как мгновенно раскупается любое популярное издание по палеонтологии. Конкурс на зачисление на кафедры палеонтологии непрерывно растет. В то же время в палеонтологии ощущается дефицит в квалифицированных кадрах, получивших серьезную специальную подготовку. Во многих регионах палеонтологическое обеспечение геологических работ недостаточно. Иными словами, дел много, а людей, способных их выполнить, нехватает.

Вместе с тем трудно рассчитывать на экстенсивный путь решения возникающих проблем путем увеличения числа палеонтологов, палеонтологических учреждений и ассигнований. В науке давно уже отмечается снижение темпов роста. Рано или поздно численность научных работников должна стабилизироваться. Поэтому в длительной перспективе надо думать прежде всего об интенсификации палеонтологических исследований путем их более рациональной организации с одновременным повышением квалификации исполнителей. Важным компонентом роста квилификации исследователя является, несомненно, его общая теоретическая подготовка, которая позволяет быстро и правильно ориентироваться в имеющемся материале, выбирать оптимальные пути к решению поставленных задач, осознавать возможности используемых методов и т. д. Поэтому в последующих главах книги большое внимание уделено разным теоретическим вопросам.

Общая теоретизация, причем такая, когда теория тесно увязывается с повседневной практической работой,— одна из важнейших задач современной палеонтологии.

Предваряя рассмотрение содержания современной палеонтологии обзором исторического развития важнейших идей этой науки, авторы, не просто отдают дань традиции, но видят в этом глубокий смысл. Общепризнанно, что любая наука может формироваться только на базе исторической преемственности. Именно в результате преемственности идей развитие науки идет от незнания к знанию и от менее полного знания к более полному. Поэтому-то столь необходимо для понимания современного состояния любой науки познание всего накопленного ею предшествующего опыта, ее истории.

Анализ опыта прошлого помогает избежать многих ошибок и отказаться от положений, не выдержавших испытаний временем. Знание прошлого науки помогает ориентироваться в ее настоящем и предвидеть будущее. В этом прежде всего заключается глубокий смысл истории науки. Любая научная концепция имеет, как правило, длительную историю и формируется в результате длительного процесса накопления знаний. Еще Д. И. Менделеев в «Основах химии» отмечал, что научные открытия редко делаются сразу, а появляются благодаря труду многих и накопившейся сумме данных. От недооценки прежнего опыта науки предостерегал А. И. Герцен, которому принадлежат известные слова: «Ничего не может быть ошибочнее, как отбрасывать прошедшее, служившее для достижения настоящего» [241, с. 44].

Не претендуя на всестороннее рассмотрение истории палеонтологии, мы хотим познакомить читателя с формированием и развитием основных теоретических идей в области палеонтологии на протяжении главнейших этапов ее существования [297, 1113, 1115, 2049, 2222, 2521].

Периодизация истории палеонтологии. Палеонтология, будучи по существу дисциплиной биологического цикла, теснейшими узами связана с геологией. Поэтому развитие палеонтологии с самого ее возникновения и до настоящего времени неразрывно связано с развитием как биологических, так и геологических наук. Соответственно и периодизация истории палеонтологии неизбежно должна отражать главнейшие этапы истории этих дисциплин.

В истории палеонтологии, как и других естественных наук, необходимо различать прежде всего два главных этапа. Первый, весьма длительный этап накопления фактов и наблюдений, предшествующий оформлению дисциплины как самостоятельной области естествознания и составляющий ее предысторию. Предысторию следует отличать от собственно истории науки, подлинным началом которой является создание теоретических концепций и обобщений, формирующих основу для осмысления эмпирических зна-

ний. Это положение было четко сформулировано более ста лет назад основателем эволюционной палеонтологии В. О. Ковалевским, который считал, что чисто описательную науку нельзя даже считать наукой, так как это слово предполагает связь наблюдений в рамках теории. В. О. Ковалевский писал: «Только такое собрание фактов, освещенное связующей их теорией, может заслуживать названия науки, все же остальное есть только материал для научных исследований, а не само научное исследование» [290, с. 181].

С этих позиций возникновение палеонтологии как науки произошло на рубеже XVIII и XIX столетий, а весь предшествующий этап является ее предысторией. В предыстории палеонтологии можно различать отдельные фазы, соответствующие доисторическому времени, античному периоду, средневековью, эпохе Возрождения и новому времени, по XVIII в. включительно.

В собственно истории палеонтологии отчетливо выявляется прежде всего период ее возникновения и становления, охватывающий время от начала XIX в. до появления в 1859 г. труда Ч. Дарвина «Происхождение видов» (додарвиновский период).

Второй период истории палеонтологии (начало 60-х годов — конец XIX в.) соответствует времени победы и торжества эволюционного учения. Этот период может быть обозначен как период становления эволюционной палеонтологии.

Третий период развития палеонтологии (конец XIX в.— конец 20-х годов нашего столетия) совпадает с наступившим кризисом теоретических основ эволюционного учения. Он характеризуется усиленным проявлением различных форм антидарвинизма и обострением теоретической борьбы в биологии и палеонтологии. Наряду с этим данный период знаменуется также бурным расцветом палеонтологии и началом ее дифференциации, связанной с обособлением ряда специальных областей и прежде всего палеоэкологии, палеобиогеографии и микропалеонтологии.

Наконец, четвертый — новейший период развития палеонтологии, начавшийся в 30-е годы XX столетия и продолжающийся в наши дни, проходит под знаком формирования и укрепления позиций синтетической теории эволюции, принимаемой большинством палеонтологов как в нашей стране, так и за рубежом за современный дарвинизм. Этот период характеризуется также дальнейшей дифференциацией палеонтологии, внутри которой возникают и быстро развиваются новые направления исследований — тафономия, палеоихнология, палеофизиология, а в последнее время — геохимическая и молекулярная палеонтология. Для новейшего периода развития палеонтологии характерна также тенденция, с одной стороны, к упрочению ее биологических основ, а с другой — к укреплению и расширению связей с геологией.

Предыстория палеонтологии. Окаменелые остатки древних животных и растений, несомненно, привлекали внимание даже самых далеких наших предков. Об этом свидетельствуют случаи находок окаменелостей совместно с остатками первобытных людей.

Уже в первом тысячелетии до нашей эры некоторые древнегреческие мыслители рассматривали окаменелости как остатки живых существ, а нахождение ископаемых раковин морских животных на суше и даже в горах считали свидетельством изменений уровня моря.

Расцвет науки в древней Греции и Риме сменился тысячелетним периодом средневековой схоластики (V—XV вв.), на протяжении которого господствовали фантастические представления о природе ископаемых. Последние большинством ученых рассматривались как неорганические образования, возникающие в горных породах под воздействием «пластической» или «формообразующей» силы. Зарождается также делювиальная гипотеза, согласно которой ископаемые представляют остатки животных и растений, погибших во время библейского всемирного потопа.

В эпоху Возрождения (XV—XVI вв.) отдельные ученые считали, что ископаемые раковины являются остатками морских животных, но эти взгляды не получили широкого признания. Лишь в XVII в. и особенно в XVIII в. новые идеи начинают завоевывать более прочные позиции, несмотря на продолжающееся господство унаследованных от средневековья представлений о неорганической природе окаменелостей и конкурирующей с ними гипотезы делювианизма.

Среди натуралистов XVII в. органическую природу ископаемых признавали Н. Стено (1638—1686) и Р. Гук (1635—1703). Последнему принадлежат также высказывания о значении ископаемых для геологической хронологии и о возможности использования их для суждения об изменениях климата, о вымирании видов и изменчивости организмов [1538].

Заключительным этапом в предыстории палеонтологии явился XVIII в., с которым, в особенности с его второй половиной, был связан дальнейший прогресс в области познания природы и значения ископаемых. Этому благоприятствовало развитие горного дела, обусловившее широкое развертывание регионально-геологических исследований, что в свою очередь содействовало накоплению палеонтологического материала и возрастанию интереса к нему. В это время было опубликовано много трудов с описанием и изображениями ископаемых. Все больше ученых склоняются к признанию органической их природы. Гипотеза делювианизма, пережившая расцвет в конце XVII — начале XVIIIвв., испытывает кризис во второй половине последнего.

Отдельные ученые в это время приблизились к пониманию значения ископаемых для установления относительного возраста вмещающих их отложений. Так, Ж. Бюффон (1707—1788), отстаивавший идею развития природы, признавал трансмутацию видов и их вымирание, а соответственно и различную древность ископаемых. Значительный интерес в аспекте зарождения палеонтологического метода стратиграфии представляют взгляды Ж. Сулави, опубликованные в 1780 г. Основываясь на своих наблюдениях в Южной Франции, Ж. Сулави пришел к следующему выводу: последова-

тельность залегания слоев с различными комплексами ископаемых отвечает хронологической последовательности смены «царств» или эпох господства соответствующих групп организмов [2219].

Критику представлений о неорганической природе окаменелостей и делювиальной гипотезы их происхождения мы находим в сочинениях М. В. Ломоносова (1711—1765), также отмечавшего, что в разрезах осадочных толщ отдельные слои нередко различаются по содержащимся в них комплексам ископаемых. Как указывают В. В. Тихомиров и В. Е. Хаин [1060], в трудах М. В. Ломоносова последовательно проводится идея развития Земли. Так, основываясь на присутствии ископаемых остатков теплолюбивых форм животных и растений в северных краях, М. В. Ломоносов указал, что в древние времена климат там был жарким. В опубликованном в самом конце XVIII в. труде другого русского ученого В. М. Севергина [923] есть раздел, который посвящен ископаемым органического происхождения и отражает состояние палеонтологических знаний того времени.

К началу XIX в. как в Западной Европе, так и в России накопился обширный фактический материал по ископаемым остаткам животных и растений, нуждавшийся в обобщении и осмыслении. Это и явилось одной из предпосылок для оформления палеонтологии как особой естественноисторической дисциплины. С другой стороны, развитие геологии настоятельно требовало разработки методов стратиграфического расчленения и определения геологического возраста напластований земной коры. Поиски таких методов привели к проблеме использования для этих целей ископаемых остатков древних организмов, что стимулировало их изучение и способствовало становлению палеонтологии.

Для понимания условий, предопределивших теоретическую базу палеонтологии в период ее возникновения, следует напомнить об основных концепциях, господствовавших в биологической науке в конце XVIII — начале XIX вв. Это прежде всего креационизм — вера в возникновение живых существ под воздействием божественного творческого акта и признание постоянства, неизменяемости видов. Представление о возникновении организмов в результате творения разделяло в начале XIX в. большинство естествоиспытателей. Сущность идеи фиксизма (неизменяемости видов) четко сформулирована в высказывании К. Линнея: «...видов насчитывается столько, сколько различных форм создано в самом начале» [88, с. 97]. Вера в неизменяемость видов оставалась почти непоколебимой до середины XIX в., несмотря на трансформистские идеи, развивавшиеся отдельными учеными.

Возникновение палеонтологии как науки — первый (додарвиновский) этап ее развития. К концу XVIII — началу XIX в. в Европе сложились благоприятные предпосылки для возникновения палеонтологии как самостоятельной естественноисторической дисциплины.

Зарождение палеонтологии в начале XIX в. принято связывать с именами выдающихся натуралистов — геолога В. Смита, палео-

зоологов Ж. Кювье и Ж. Б. Ламарка и палеоботаников Э. Ф. Шлотгейма, А. Д. Броньяра и К. Штернберга.

В. Смит (1769—1839) — английский инженер-изыскатель по прокладке дорог и каналов, спустя столетие после Р. Гука и на двадцать лет позднее, чем Ж. Сулави, впервые на конкретном материале обосновал возможность использования «органических ископаемых» для установления последовательности напластований горных пород. Он показал, что каждая формация («слой», по В. Смиту) может распознаваться по содержащимся в ней ископаемым и что одна и та же последовательность формаций наблюдается повсеместно — не только на Британских островах, но и на континенте. К этим выводам В. Смит пришел еще в конце XVIII в. В 1799 г. он подготовил стратиграфическую шкалу осадочных напластований Англии, охватывающую интервал разреза от карбона до мела включительно. Эта шкала распространялась среди геологов в рукописном виде и лишь в 1815 г. была опубликована составленная на ее основе геологическая карта Англии и Уэльса с объяснительной запиской. В 1816 и 1817 гг. В. Смит опубликовал более полные сведения о результатах своих исследований. Работы эти были иллюстрированы таблицами изображений ископаемых, характерных для отдельных формаций («слоев»). Широко распространено представление о том, что В. Смит пришел к своему открытию чисто эмпирически.

Однако, по мнению Г. П. Леонова, «создается впечатление, что в ходе исследования В. Смита в целом не последовательность слоев устанавливалась при помощи ископаемых, а, наоборот, различие ископаемых различных слоев было выявлено путем установления их последовательности методом геологического картирования» [575, с. 170].

Американский стратиграф Х. Г. Шенк [2219] высказывал мнение о том, что для В. Смита ископаемые не были руководящими формами в современном понимании (т. е. определенным диапазоном стратиграфического распространения), а представляли лишь характерный признак горной породы (наряду с ее цветом и др.). Х. Г. Шенк считает поэтому, что В. Смит ограничивал применение своего метода распознаванием лишь литостратиграфических подразделений («слоев») для геологического картирования. Для суждения о собственной оценке В. Смитом значения и области применения своего метода, так же как и о теоретическом его обосновании, мы считаем не лишним привести его собственные высказывания в работе «Стратиграфическая система органических ископаемых» [2219]: «Это особая отрасль геологии уже доказала, что значительная часть Земли некогда кишела жизнью и что животные и растения, так прекрасно сохранившиеся в твердых частях земных недр, настолько существенно отличаются от ныне живущих, что они могут рассматриваться как новое творение, вернее, как необнаруженная часть более древнего творения. Они являются главным образом водными и так же, как они обычно отличаются от современных обитателей моря, так в отдельные периоды

образования Земли они отличались друг от друга настолько, что каждый слой этих органических ископаемых должен рассматриваться как отдельное творение. Иначе как могла Земля образовать слой за слоем, каждый из которых содержит в изобилии различные расы животных и растений? Несомненно, эти бесчисленные и тонко устроенные ископаемые не являются игрой природы и не находятся там для возбуждения праздного любопытства, а как и все другие создания Великого Творца должны иметь свое назначение.... Распознавание слоев при помощи органических ископаемых становится одним из важнейших современных открытий в геологии. Оно дает возможность геологу отличать одну формацию от другой в Британии, а также прослеживать связь с теми же формациями на континенте. Таким образом, оно (открытие — Д. С.) пригодно как для самого широкого, так и для наиболее локального использования.

Как далеко ведут эти факты к созданию некоторой теории, которая сможет претендовать на установление относительного возраста формаций по нахождению или отсутствию в них органических остатков, могут судить другие».

Приведенные высказывания В. Смита в какой-то мере опровергают обвинения его в отношении к окаменелостям лишь как к маркирующим признакам горной породы. Мы видим, что В. Смит с полной определенностью рассматривал окаменелости как остатки древних животных и растений, а различия между комплексами ископаемых отдельных формаций («слоев») объяснял повторными творениями. В. Смит подчеркивает, что его метод пригоден для установления относительного возраста формаций. Таким образом, он считал, что установленная им последовательность залегания формаций («слоев») соответствует хронологическому порядку их образования, а смена комплексов ископаемых отражает формирование Земли. Следовательно, заслуги В. Смита как первооткрывателя палеонтологического метода в стратиграфии едва ли могут оспариваться.

Несомненно, что за долгие годы работы В. Смит хорошо овладел палеонтологией и особенно хорошо знал беспозвоночных юры и мела. Это позволяет считать В. Смита одним из основоположников стратиграфического направления в изучении ископаемых, которое нередко обозначается как стратиграфическая палеонтология.

Одновременно с В. Смитом, на рубеже XVIII и XIX вв., жил и творил выдающийся ученый, по оценке Л. Ш. Давиташвили [289], «один из крупнейших палеонтологов всех времен и всех народов» — Жорж Кювье (1769—1832) — общепризнанный основоположник палеонтологии. Вместе с геологом Александром Броньяром (1770—1847) Ж. Кювье в начале XIX столетия провел геологическое изучение Парижского бассейна, результатом которого явился их совместный труд «Минеральная география и органические остатки в окрестностях Парижа» (1807 г.). В этой работе авторы приходят одновременно с В. Смитом и, по-видимому, неза-



Жорж Кювье

висимо от него к выводу о возможности использования ископаемых остатков животных и растений для стратиграфического расчленения и установления относительного возраста осадочных толщ.

В 1812 г. был опубликован фундаментальный труд Ж. Кювье «Исследование ископаемых костей четвероногих» — собрание его ранее опубликованных палеонтологических и сравнительно-анатомических работ. Дата выхода в свет этого труда может быть принята как веха, знаменующая рождение палеонтологии.

Уместно заметить, что Ж. Кювье не только не пользовался термином «палеонтология», введенным его учеником Дюкроте де Бленвилем в 1822 г., но и не выделял изучение ископаемых остатков организмов в особую дисциплину.

В первом издании названный выше труд Ж. Кювье был снабжен введением («Предварительное рассуждение»), которое в дальнейшем превратилось в самостоятельное сочинение — «Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара». В этой работе Ж. Кювье уделяет большое внимание проблеме вида. При этом он не мог пройти мимо уже неоднократно высказывавшихся трансформистских идей, которые он решительно отвергает, указывая, что постоянство видов есть необходимое условие для существования естествознания как науки. По другому его утверждению, в известных фактах нет ничего, что могло бы подтвердить мнение, что новые роды, открытые или установленные в ископаемых остатках, могли быть прародителями некоторых ныне живущих животных. Решительно отвергая идею превращения одних видов в другие, Ж. Кювье придавал особое значение отсутствию следов этих постепенных переходов в виде остатков промежуточных или переходных форм в осадочных напластованиях.

В то же время Ж. Кювье не отрицал внутривидовой изменчивости и допускал существование видовых вариаций, вызванных климатом и другими условиями среды. Такими вариациями он считал расы, морфологически более или менее различные, но способные при скрещивании давать потомство. Эти внутривидовые вариации, которые Ж. Кювье называл «случайными подразделениями вида», по-видимому, ближе всего соответствуют современному понятию модификации.

Одним из важнейших положений сравнительной анатомии Ж. Кювье считал установленный им принцип корреляции органов.

Согласно последнему, «всякое организованное существо образует целое, единую замкнутую систему, части которой соответствуют друг другу и содействуют путем взаимного влияния одной конечной цели. Ни одна из этих частей не может измениться без того, чтобы не изменились другие и, следовательно, каждая из них, взятая отдельно, указывает и определяет все другие» [556, с. 130]. Этот принцип являлся для Ж. Кювье ведущим при изучении ископаемых форм, «с его помощью каждое существо могло быть в крайнем случае распознано по всякому обломку каждой из его частей» [556, с. 129, 130].

В тесной связи с принципом корреляции находится сформулированный Ж. Кювье принцип условий существования: каждое животное обладает только теми органами и в таком соотношении, какие необходимы ему, чтобы обеспечить существование в определенных условиях природы. Оба рассмотренных принципа являются, по Ж. Кювье, доказательством неизменности видов, поскольку каждое изменение в строении животного должно приводить к нарушению его целесообразности и приспособленности, а тем самым — к гибели. Приспособленность организмов к определенным условиям Ж. Кювье трактовал как абсолютную целесообразность, данную богом.

Идеи Ж. Кювье о корреляции частей организма и адаптации живых существ к условиям среды имели прогрессивное значение и привлекли к явлениям адаптации внимание ряда ученых, предложивших для них новое истолкование.

На основании анализа данных о приуроченности отдельных групп организмов к различным уровням геологического разреза Ж. Кювье пришел к выводу о существовании определенной закономерности в последовательности их появления. Вот принадлежащая ему формулировка этой закономерности: «Таким образом, подобно тому как есть основания предполагать, что раковины и рыбы не существовали в эпоху образования первичных пород, точно так же нужно думать, что четвероногие яйцекладущие (рептилии — Д. С.) начались вместе с рыбами, с начала того времени, когда отлагались вторичные слои, тогда как наземные млекопитающие появились, по крайней мере в значительном количестве, много позже, когда грубые известняки, содержащие уже большую часть наших родов раковин, хотя в видах, отличающихся от наших, уже были отложены» [556, с. 139, 140]. Далее Ж. Кювье указывает, что неизвестные ныне роды млекопитающих приурочены к наиболее древним слоям из отложений, залегающих над упомянутыми выше «грубыми известняками». Известные в настоящее время виды млекопитающих, принадлежащие к современным родам, никогда не встречаются совместно с упомянутыми выше более древними родами, а находятся только в «наносных слоях» (четвертичных отложениях).

Таким образом, Ж. Кювье подметил определенный порядок в стратиграфическом распределении костных остатков в напластованиях земной коры и сделал правильный вывод о хронологи-

ческой последовательности проявления отдельных групп позвоночных. Более того, он показал совершенствование организации животных в направлении от более древних фаун к позднейшим.

Установив факт неоднократного обновления сменявших друг друга во времени фаун, Ж. Кювье для объяснения этого явления привлекает теорию катастроф или переворотов на поверхности земного шара. По его представлениям, исчезновение фаун в истории Земли было полным, внезапным и вызывалось могучими геологическими переворотами — катастрофами, имевшими в значительной мере, хотя и не абсолютно, всеобщий характер. Сущность своей теории Ж. Кювье резюмирует следующим образом: «И так жизнь не раз потрясалась на нашей Земле страшными событиями. Бесчисленные живые существа становились жертвами катастроф: одни, обитатели суши, были поглощаемы потоками, другие, населявшие недра вод, оказывались на суше вместе с внезапно поднятым дном моря; сами эти расы навеки исчезли, оставив на свете лишь немногие остатки, едва различимые для натуралистов» [556, с. 83].

Что касается взглядов на причины и характер обновления фаун после катастроф, то вследствие недостаточно четкого и несколько противоречивого их авторского изложения в литературе не сложилось единого мнения на этот счет. Представление о том, что Ж. Кювье допускал полное уничтожение в результате катастроф животных и растений на всей земной поверхности, было впервые высказано П. Флурансом в 1834 г. С тех пор мнения ученых разделились. Многие, следуя П. Флурансу, считали Ж. Кювье сторонником многократных творческих актов — мультикреационистом. Другие, основываясь на высказываниях великого натуралиста, утверждают, что Ж. Кювье не приписывал катастрофам всеобщего и полного уничтожения животных и растений и не провозглашал идею повторных творений, а допускал возможность нового заселения Земли путем миграции из областей, не охваченных катастрофой.

В литературе по истории естествознания широко распространено мнение о Ж. Кювье как об авторе концепций катастрофизма и креационизма. Такое представление не вполне правильно. В действительности обе эти тесно взаимосвязанные концепции возникли задолго до Ж. Кювье. Как показала А. И. Равикович [849], элементы катастрофизма присутствуют в трудах многих натуралистов XVIII и XIX вв. Даже в работах одного из основоположников концепции униформизма в геологии Дж. Геттона и его последователя и комментатора Дж. Плейфера говорится о чередовании периодов покоя с повсеместными потрясениями или катастрофами. Таким образом, строго говоря, Ж. Кювье был не автором теории катастроф, а лишь ее сторонником. Однако его высокий авторитет обусловил признание его лидером учения о катастрофизме, оформившегося в первой половине XIX в. как научное направление. Напомним также, что Ж. Кювье был «умеренным» катастрофистом, принимавшим лишь три всемирные ката-

строфы и допускавшим при этом, что не каждая из них уничтожала все живые существа, часть которых могла сохраниться и после катастрофы.

Еще меньше оснований для того, чтобы считать Ж. Кювье автором концепции креационизма — веры в то, что все виды животных и растений возникли в результате божественного творческого акта. Эта концепция сформировалась как догма христианского вероучения уже в начале нашей эры. На позициях креационизма оставалось большинство естествоиспытателей, вплоть до середины XIX столетия.

С бóльшим основанием можно говорить о Ж. Кювье как об авторе теории многократных творческих актов (мультикреационизм), хотя несомненно, что и в этом он имел предшественников. Одним из ранних мультикреационистов, допускавшим многократность творений, был, например, В. Смит, который пришел к этой концепции независимо и, возможно, раньше, чем Ж. Кювье. Необходимо отметить, что некоторые авторы применяют термин «креационизм» именно в смысле учения о многократных актах творения. Однако, как указывают Л. Ш. Давиташвили [289] и А. А. Борисяк (автор редакционного примечания к его книге), такое понимание термина неправильно. Для более четкого разграничения понятий креационизма как веры в возникновение живых существ в результате божественного творения, с одной стороны, и учения о многократности творческих актов, с другой, целесообразно с нашей точки зрения обозначать последнее особым термином — например, «мультикреационизм». Даже признавая Ж. Кювье основоположником мультикреационизма как стройного учения, нельзя не отметить, как и в отношении катастрофизма, его умеренности, далекой от крайностей ультрамультикреационизма, до которых оно было доведено его учениками и последователями. Наконец, Ж. Кювье не только установил последовательную смену ископаемых фаун, но и впервые отметил постепенное совершенствование строения животных (от более древних к позднейшим).

Подводя итоги оценки деятельности Ж. Кювье как основателя палеонтологии в целом, и в особенности палеозоологии позвоночных, можно признать, что он создал точный научный метод, который опровергал натурфилософские абстракции, готовил почву для современного естествознания и тем самым открывал пути к научному эволюционному учению. Развивая эту мысль, И. И. Канаев справедливо указывает: «Кювье своими трудами сделал для эволюционного учения больше, чем все его современники, увлекшиеся эволюционной идеей» [470, с. 195].

Хотя идеи креационизма и катастрофизма возникли задолго до начала исследований Ж. Кювье, они приобрели форму стройного учения или теории именно в результате его работ. Вот почему теория катастроф и последующих актов творения обычно связывалась с именем этого ученого, непререкаемый авторитет которого обеспечил этой теории в первой половине XIX в. широ-

кое распространение и почти всеобщее признание. Немаловажную роль в популярности теории катастроф сыграло и накопление обширного фактического материала, подтверждающего, казалось, идею многократных переворотов и последующих творений. Такими аргументами являлись свидетельства как геологического, так и палеонтологического характера: установление физических следов перерывов в осадконакоплении и явлений дислоцированности напластований, особенно резко выраженных в горных областях; разрывы или пробелы в рядах органических форм; прогрессирующее усложнение строения животных и растений (от более древних геологических эпох к более поздним).

Широкому признанию доктрин катастрофизма и мультикреационизма в первой половине XIX в. способствовала, по мнению А. И. Равикович, их философская сущность: «Гипотеза Кювье, казалось, спасала религиозный догмат о сотворении мира; она вводила «первичные причины» как важный рычаг, управляющий изменениями в природе, и тем самым возвела эти «первичные причины» в ранг закона» [849, с. 94].

Таковы главнейшие причины, обусловившие всеобщее распространение идей катастрофизма и то ожесточенное сопротивление, которое встретило эволюционное учение Ч. Дарвина в широких кругах естествоиспытателей и в официальной науке.

В ряду крупнейших последователей Ж. Кювье первое место, несомненно, принадлежит его соотечественнику, известному палеонтологу и стратиграфу Альсиду д'Орбиньи (1802—1857). Он является автором восьмитомной «Палеонтологии Франции» (1840—1850 гг.), составленной на основании изучения свыше 100 тысяч экземпляров ископаемых. Главное внимание А. д'Орбиньи уделял изучению фауны и стратиграфии юры и мела.

Теоретические воззрения А. д'Орбиньи, изложенные в его «Элементарном курсе стратиграфической палеонтологии» (1849 г.), представляют собой доведенные до крайности взгляды Ж. Кювье. Суть этих воззрений можно ясно представить по приводимому ниже его собственному высказыванию: «Первое творение относится к Силурийскому ярусу. После уничтожения этой фауны по той или иной геологической причине, по истечении значительного промежутка времени имело место новое творение в девонском ярусе. Двадцать семь раз один за другим подобные отдельные акты творения заселяли всю Землю, всякий раз после геологической катастрофы, которая совершенно истребляла всю живую природу. Таков факт, факт достоверный, но и непостижимый, который мы можем только констатировать, не пытаясь проникнуть в окружающую его сверхчеловеческую тайну» [313, с. 14—15]. В этих словах подлинное кредо А. д'Орбиньи. В отличие от осторожных и умеренных высказываний Ж. Кювье, А. д'Орбиньи уверенно ставит точки над *i*. Одновременное творение новых фаун и флор после быстрого и полного уничтожения предшествующих не вызывают у него сомнений, хотя механизм этого явления остается непостижимым.

Каждый из 27 ярусов, по А. д'Орбиньи, характеризуется самостоятельной фауной и флорой, отличными как от предшествующих, так и последующих. Эти различные фауны и флоры не связаны между собой переходными формами. Фауна и флора одного яруса исчезает в его кровле, а в основании следующего яруса появляется уже новый, совершенно иной комплекс животных и растений. В то же время, будучи добросовестным и точным наблюдателем, А. д'Орбиньи не мог игнорировать факты существования отдельных форм, переходящих из одного яруса в другой.

Присутствие таких единичных форм, переходящих из одного яруса в другой («транзитных»), А. д'Орбиньи был склонен объяснять вторичным посмертным заносом раковин, что казалось ему особенно вероятным для головоногих моллюсков. Впрочем, он не исключал, по крайней мере для некоторых случаев, нахождения идентичных форм в составе фаун двух ярусов, их повторное сотворение. А. д'Орбиньи был наиболее убежденным и последовательным выразителем катастрофизма и мультикреационизма.

Другой видный представитель этого направления — Луи Агассиц (1807—1873), шейцарский естествоиспытатель, вторую половину своей жизни работавший в США,— наиболее известен в палеонтологии исследованиями ископаемых рыб, а также как автор монографий о морских ежах и моллюсках. В своем труде «Опыт классификации» (1858 г.), опубликованном за год до выхода в свет основного труда Ч. Дарвина, Л. А. Агассиц выступает как убежденный сторонник неизменяемости видов, каждый из которых является воплощением творческой воли божества. При этом каждый геологический период характеризовался своим растительным и животным населением, которое полностью уничтожалось всеобщей геологической катастрофой в конце периода. Ни один представитель его фауны и флоры не продолжал существовать в последующем новом периоде. Органический мир создавался внезапно божественным актом творения. Общее число катастроф и творческих актов, по мнению Л. Агассица, достигало 80. Эти ультракреационистские и неприкрыто теологические представления он отстаивал до конца жизни, резко выступая против эволюционного учения Ч. Дарвина. Однако это не помешало ему одним из первых (еще до Ч. Дарвина и Э. Геккеля) подметить параллелизм, существующий между индивидуальным развитием и исторической последовательностью возникновения видов.

Идеи катастрофизма и мультикреационизма господствовали среди палеонтологов вплоть до 60-х годов XIX в. Основные положения этой школы изложены швейцарским зоологом Ф. Пикте в его «Курсе элементарной палеонтологии» (два издания: 1844 и 1857 гг.). Специальная (пятая) глава этой книги посвящена вопросам распределения ископаемых в различных формациях и последовательности появления животных на земной поверхности.

В этой главе Ф. Пикте формулирует законы распределения ископаемых. В первом издании мы находим пять таких законов. Первый закон говорит о специфичности фауны каждой геологи-

ческой эпохи и отсутствии связей между фаунами формаций различного геологического возраста. Во втором законе устанавливается, что различия между древними и современными фаунами тем значительнее, чем древнее сравниваемая фауна. С этим положением близок вывод, сформулированный в пятом законе: фауны древних формаций состоят из животных с несовершенной организацией; степень совершенства организмов возрастает по мере приближения к современной эпохе. Таким образом, в этих законах говорится о прогрессивном характере изменений животного мира. В третьем и четвертом законах Ф. Пикте подчеркивает влияние климатических условий на особенности древних фаун и сходство в этом отношении с распределением животных в наши дни, что следует рассматривать как один из элементов актуалистического подхода.

Во втором издании своего курса Ф. Пикте приводит уже 10 законов. Особый интерес представляет шестой закон — порядок появления типов животных напоминает порядок возникновения эмбриональных стадий. Это одна из наиболее ранних формулировок «биогенетического закона» Э. Геккеля. В десятом законе говорится, что вымершие животные построены по тому же плану, что и современные, а их жизнь характеризовалась идентичной физиологической деятельностью. Ф. Пикте утверждает, что «теория трансформации видов для нас совершенно неприемлема и встречает серьезные возражения в данных зоологии и физиологии» [2087, с. 86]. Далее следует вывод — «теория последовательных творений остается единственно вероятной и эффективной, хотя она также вызывает серьезные возражения» [там же, с. 91].

Немецкий палеонтолог Георг Бронн (1800—1862) стоит несколько в стороне от ортодоксального катастрофизма и мультикреационизма. В своем многотомном труде «Lethaea geognostica», представляющем собой сводку по стратиграфической палеонтологии, он признает, что далеко не все ископаемые в своем вертикальном (стратиграфическом) распределении ограничены пределами лишь одной формации, как этого требует концепция катастрофизма. Г. Бронн выделил для каждой формации характерные «отличительные ископаемые» (руководящие, по современной терминологии), критиковал представления о резкости границ между формациями и допускал постоянное появление новых видов и вымирание старых. Эти суждения вызвали резкую оппозицию со стороны ортодоксальных катастрофистов, в частности Л. Агассица. Не порывая с катастрофизмом, Г. Бронн близко подошел к идеям трансмутации видов [1136]. Отвергая катастрофы в понимании школы Ж. Кювье, Г. Бронн взамен их допускал существование эпох «перечеканки», характеризовавшихся ускорением темпов видообразования.

Таким образом, на примере Г. Бронна можно видеть назревающий кризис катастрофизма и мультикреационизма, вызванный накоплением фактов, противоречащих этим концепциям.

Оценивая историческую роль катастрофизма и мультикреацио-

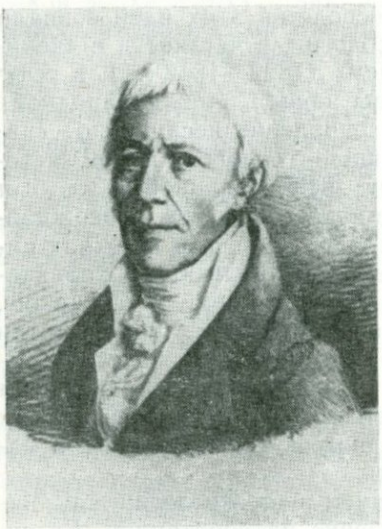
низма, нельзя забывать, что время господства этих идей совпало с «героической эпохой» в развитии геологии, в частности с «великим стратиграфическим двадцатилетием» (1822—1842 гг.), в течение которого были заложены основы общей (международной) стратиграфической школы [982]. Это совпадение неслучайно — палеонтология с самого начала обогащала геологию духом историзма. Как показала А. И. Равикович [849], причиной этого был прогрессионизм многих палеонтологов-катастрофистов, утверждавших, что после исчезновения в результате катастроф прежних видов животных и растений на смену им приходили виды, характеризовавшиеся более высокой организацией, чем исчезнувшие. Соответственно катастрофисты-прогрессионисты усматривали в разрезе напластований земной коры ряды последовательно усложнявшихся во времени форм. Хотя палеонтологи-катастрофисты и отвергали трансмутацию видов, установление ими прогрессивных рядов животных и растений явилось одной из благоприятных предпосылок для торжества эволюционизма.

Почти одновременно со становлением палеозоологии как научной дисциплины произошло становление палеоботаники. Ее основателями можно считать Э. Ф. Шлотгейма (1764—1821), К. М. Штернберга (1761—1837) и Адольфа Броньяра (1801—1876) — сына Александра Броньяра. В 20—30-е годы прошлого века эти ученые выпустили капитальные сводки по ископаемым растениям. Они положили начало применению для них бинарной номенклатуры, широко использовали современные растения для интерпретации морфологии и систематики ископаемых форм, впервые установили в наиболее общем виде последовательность флор Земли, связав их изменение с климатическими переменами, показали возможность использования ископаемых растений для целей стратиграфии.

Эволюционизм в палеонтологии додарвиновского периода. Выдающуюся роль в становлении палеонтологии как биологической науки, наряду с Ж. Кювье, сыграл другой великий французский натуралист Жан Батист Ламарк (1744—1829), которого нередко считают основоположником палеозоологии беспозвоночных.

Действительно, вклад Ж. Б. Ламарка в этот раздел палеонтологии особенно значителен. Ов выделил обширную часть животного царства, ранее обозначавшуюся как «животные с белой кровью», и разработал основы ее классификации. Ж. Б. Ламарк установил и описал многочисленных представителей различных групп ископаемых беспозвоночных, в том числе ряд видов, получивших в дальнейшем признание как руководящие формы. Однако главнейшим вкладом Ж. Б. Ламарка в биологию в целом и, в частности, в палеонтологию явилось создание первого целостного эволюционного учения, оказавшего огромное влияние на развитие идеи эволюции. В связи с этим следует напомнить главнейшие положения этого учения.

1. Самопроизвольное зарождение. Природа сама создает зачатки жизни, которые возникают в студенистых (для



Жан Батист Ламарк

животных) или слизистых (для растений) массах первичного вещества под воздействием проникающих в них жидкостей. Жидкости преобразуют первичное вещество в клеточную ткань, способную к проявлению жизнедеятельности.

2. Изменяемость видов. Учение об изменяемости видов связано с общей философской концепцией Ж. Б. Ламарка, отвергавшего фиксистские взгляды на природу и признававшего, что она вовлечена в постоянный круговорот изменений. Признание огромной изменчивости видов привело Ж. Б. Ламарка к мысли о постепенном превращении одних видов в другие и отсутствии естественных границ между ними. Вид для него — категория историческая, преходящая. Поэтому он отрицал вымирание видов и допускал, что все древние формы продолжают существовать и в настоящее время в измененном виде. Исчезновение видов Ж. Б. Ламарк допускал только для крупных животных как результат их истребления человеком.

Его представления о нереальности видов и возможности их трансмутации вступили в противоречие с господствовавшей в то время догмой неизменности видов, внезапно появляющихся в результате творческого акта.

3. Градация организмов. Животные и растения со времени своего появления образовали правильные ряды, в которых развитие шло от наиболее простых форм до самых сложных: «Природа, создавая животных и растения в течение долгого времени, действительно образовала в том и другом царстве настоящую лестницу в смысле все увеличивающейся сложности их организации» [975, с. 22]. Ж. Б. Ламарк установил 14 классов животных, развитие которых происходило соответственно отдельным ступеням лестницы в порядке градации или восхождения от инфузорий до млекопитающих. Эту градацию в нарастающем усложнении организмов он рассматривал как «порядок природы» и следствие «стремления к прогрессу», отражающего осуществление предустановленного плана «высшего творца». Закон постепенного совершенствования всего органического мира — основной закон эволюции.

4. Изменение организмов под влиянием внешней среды. Осуществление заранее предначертанного плана прогрессивного развития нарушается различными внешними обстоятельствами: «Прогрессия в усложнении организации представ-

ляет то здесь, то там в общем ряду животных неправильности, производимые влиянием условий местопребывания и влиянием усвоенных привычек» [975, с. 22]. Крупные изменения внешних условий приводят к существенным изменениям потребностей животного, что в свою очередь влечет изменения в функциях. Если новые потребности обратятся в постоянные, то животные приобретут и новые привычки. При этом животные будут пользоваться некоторыми органами чаще, чем другими, или перестанут употреблять органы, сделавшиеся бесполезными. В первом случае орган в связи с частым употреблением усилится, во втором вследствие неупотребления исчезнет. Это положение составляет сущность «первого закона Ламарка».

5. Наследуемость изменений, приобретенных под влиянием среды. Изменения, возникающие под воздействием условий внешней среды, передаются потомству и сохраняются в нем благодаря наследственности. Это положение составляет «второй закон Ламарка» — один из важнейших.

Таковы основные положения эволюционного учения Ж. Б. Ламарка, в котором сочетается прогрессивное начало (идея развития органического мира и трансмутации видов, критика катастрофизма и признание изменения органов под влиянием изменений их функций) с ошибочными концепциями (автогенетический и телеологический характер его представлений о развитии органического мира в силу имманентного «стремления к совершенствованию»; вера в наследование признаков, приобретенных в результате прямого воздействия среды; механистичность допущения существования особых «формообразующих флюидов» — жидкостей, движущихся внутри тела и вызывающих усиленную деятельность упражняющихся органов). Эволюционное учение Ж. Б. Ламарка, в целом прогрессивное для своего времени, оказало существенное влияние на дальнейшее развитие теоретических идей в палеонтологии.

Важная заслуга Ж. Б. Ламарка — разработка метода актуализма применительно к биологии вообще и к палеонтологии, в частности. Именно он впервые использовал актуалистический метод при изучении развития древних животных. Его «Философия зоологии», по выражению К. М. Завадского и Э. И. Колчинского [378], «пронизана» актуалистическими идеями, и поэтому Ж. Б. Ламарка можно считать предшественником Ч. Лайеля. Развитые представления о влиянии среды обитания, индивидуальной изменчивости, о важности сравнения изменений у современных и древних организмов, как указывает А. И. Равикович [850], заимствованы Ч. Лайелем у Ж. Б. Ламарка. При этом, однако, Ж. Б. Ламарк отрицал вымирание видов в естественных условиях, тогда как Ч. Лайель обосновал существование этого явления в природе.

Дальнейшее развитие идей трансформизма среди палеонтологов додарвиновского периода. Хотя идеи катастрофизма и мультикреационизма были ведущими в палеонтологии первой поло-

вины XIX в., некоторые палеонтологи того времени признавали идеи трансформизма в той или иной форме. В этом плане особый интерес представляют идеи Этьена Жоффруа Сент-Илера и Дж. Брокки.

Известный французский натуралист Э. Жоффруа Сент-Илер (1772—1844) был современником «отцов палеонтологи»: Ж. Кювье и Ж. Б. Ламарка. Будучи в основном зоологом и сравнительным анатомом, он занимался также изучением остатков юрских рептилий, уделяя особое внимание крокодилам. При этом он стремился установить связь между вымершими и ныне живущими формами.

Одно из его заключений состояло в том, что современные гавиалы произошли путем изменений от иных древних форм. В дальнейшем это положение (ископаемые формы являлись предками современных видов) Э. Жоффруа Сент-Илер пытался обосновать также на материале по млекопитающим. По мнению И. Е. Амлинского [17, с. 311], Э. Жоффруа Сент-Илер «пробил брешь в антиэволюционной палеонтологии» и «сделал шаг к эволюционной палеонтологии».

Подобно Ж. Б. Ламарку, Э. Жоффруа Сент-Илер допускал единство предустановленного плана развития, осуществление которого происходит частично под влиянием потребностей и привычек, но главным образом под непосредственным воздействием внешней среды. В качестве движущей силы развития этот исследователь принимал борьбу особого формообразующего фактора — nisus formativus (тенденция к сохранению животными в последовательной смене поколений родительских признаков) — с влиянием внешней среды. При этом, в противовес идеям Ж. Б. Ламарка о медленных превращениях, он допускал, что быстрые изменения внешней среды, воздействуя преимущественно на зародыш, вызывают внезапное появление новых форм. Возникшие таким путем новые виды в силу наследственности сохраняются и в дальнейшем.

Таким образом, Э. Жоффруа Сент-Илер является родоначальником теории скачков — сальтационизма, развитой позднее Г. де Фризом и имеющей сторонников среди палеонтологов вплоть до наших дней.

Э. Жоффруа Сент-Илер развивал также интересную и оказавшуюся перспективной идею сопоставления взрослого состояния низших животных с эмбриональными стадиями более высокоорганизованных. Он считал, что низкоорганизованные формы представляют собой результат остановки в развитии при осуществлении предопределенного плана развития. В этой теории можно видеть прообраз теории параллелизма между индивидуальным развитием организма (онтогенезом) и филогенезом соответствующей группы.

С именем Э. Жоффруа Сент-Илера связано возникновение концепции гомологии, сыгравшей видную роль в развитии эволюционного учения как важного метода филогенетических исследова-

ний. Основные положения гомологии были изложены им в «Принципах философии зоологии» (1830 г.), где обозначены как «теория (доктрина) аналогов». Как указывает И. И. Канаев [470], «метод аналогий» является, в сущности, методом гомологии и представляет собой важное достижение этого ученого, хотя его современники, по-видимому, из-за недостаточно убедительного изложения не оценили метод должным образом. Говоря о своем знаменитом диспуте с Ж. Кювье, Э. Жоффруа Сент-Илер считал основой спора вопрос о методе — «теории аналогов» (фактически принцип гомологии), которую он отстаивал. По мнению И. И. Канаева, ошибкой явилось то, что Э. Жоффруа Сент-Илер связывал с «теорией аналогов» свою идею единства типов всех животных, тогда как идея гомологии справедлива и при наличии многих типов. Распространенное в литературе представление о том, что основным предметом спора являлась эволюция, И. И. Канаев считает легкоопровержимой легендой.

Большое влияние на палеонтологов оказали воззрения еще одного представителя эволюционистов — итальянского палеонтолога Джованни Брокки (1772—1823). В своей опубликованной в 1814 г. монографии он, отвергая учение о катастрофах как причинах уничтожения живых существ, высказывает мнение, что роды и виды, подобно особям, имеют предельный срок жизни, по истечению которого они обречены на вымирание. По представлениям Д. Брокки, развитие и вымирание видов проходит по тем же законам, которые обусловливают развитие и смерть отдельных организмов. Как долговечность особи определяется свойственным ей запасом жизненной силы, так и продолжительность существования вида или рода зависит от изначально присущего ему запаса производительной силы. Энергия последней со временем снижается, что приводит к ослаблению размножения, падению плодовитости и вымиранию. Как единичный организм при прохождении своего жизненного цикла неизбежно стареет и умирает, так и целые роды и виды организмов проходят соответствующие возрастные стадии, завершающиеся старческим одряхлением и вымиранием.

Изложенная концепция, получившая от Л. Ш. Давиташвили обозначение «броккизм», оказала большое влияние на взгляды многих палеонтологов второй половины XIX — начала XX столетия. Броккистские идеи под именем теории «филогеронтизма» (расового старения) и «геронтоморфоза» (старения зародышевой плазмы) развивались многими палеонтологами.

Броккистскую окраску имеют взгляды одного из крупнейших русских палеонтологов-эволюционистов додарвиновского периода Э. И. Эйхвальда (1795—1876), что проявилось в предложенном им «законе вымирания видов», принимавшимся за один из важнейших законов палеонтологии. Суть этого закона сформулирована в следующих словах: «Животные, окончив свой жизненный круг, в пределах которого, во время своего существования, каждый вид круговращается, постепенно исчезают из главной цепи

живущих видов и переходят в отдел первобытных животных [1212, с. 14—15]. Причинами, вызывающими постепенное преобразование видов, Э. И. Эйхвальд считал изменения условий существования. Занимая в этом отношении позицию, близкую к взглядам Ж. Б. Ламарка, он, однако, нигде не говорит о ламарковском принципе внутреннего стремления к усовершенствованию. По-видимому, Э. И. Эйхвальду были ближе взгляды Э. Жоффруа Сент-Илера о непосредственном влиянии среды на развитие организмов.

Видным русским палеонтологом-эволюционистом додарвиновского периода был Х. И. Пандер (1794—1865). В результате сравнительно-остеологических исследований млекопитающих и птиц он пришел к выводу о происхождении современных форм от вымерших путем трансформации в связи с изменением условий внешней среды. Х. И. Пандер решительно высказывался против креационистских взглядов на возникновение новых форм.

Оригинальную эволюционистскую концепцию представляет гипотеза другого русского геолога и палеонтолога А. А. Кейзерлинга (1815—1891), опубликованная в 1853 г. и обратившая на себя внимание Ч. Дарвина. Эта гипотеза допускает, что в отдельные эпохи зачатки существующих видов могли подвергаться химическому воздействию некоторых специфических окружающих их молекул и давать начало новым формам. По мнению автора, эта гипотеза объясняет как исчезновение и смену видов, так и всеобщность изменений фауны и флоры в одинаковой последовательности. Она также согласуется с установленными фактами возрастающего разнообразия и усложнения организмов на протяжении геологических эпох.

Наиболее яркая фигура в плеяде русских палеонтологов-эволюционистов додарвиновской поры — К. Ф. Рулье (1814—1858), считавший эволюцию организмов законом биологии. Восприняв идею эволюции от Ж. Б. Ламарка и Э. Жоффруа Сент-Илера, он создал свой особый вариант эволюционного учения, в котором сочетались некоторые ошибочные положения ламаркизма, включая наследование приобретенных свойств, с результатами собственных зоологических и палеонтологических исследований. К. Ф. Рулье отводил большую роль палеонтологическим доказательствам эволюционного процесса, в качестве которых указывал на постепенное появление организмов, различие между фаунами отдельных геологических периодов и существование переходных форм. Одной из главных черт эволюционного развития он считал возрастающее усложнение организации животных, обусловленное обособлением органов. Восстанавливая общую картину развития жизни на Земле, К. Ф. Рулье предполагал первичноводный образ жизни всех животных. Лишь с образованием суши появились наземные позвоночные — гады. Исходными формами для возникновения птиц и млекопитающих К. Ф. Рулье считал различные виды ящеров, что соответствует современным представлениям. В отношении филогении животного царства

К. Ф. Рулье стоял на позициях полифилетизма и отвергал взгляды на происхождение животного царства от одной предковой формы. Основной движущей силой эволюционного процесса он считал влияние на организм окружающей среды, которому придавал роль мирового «генетического закона» или закона параллельного развития неорганического и органического мира.

К. Ф. Рулье был решительным противником катастрофизма и считал, что вымирание древних органических форм было обусловлено изменением физических условий, вызванных причинами, вытекающими из общего порядка вещей. Наряду с признанием прямого воздействия среды и наследования приобретенных признаков К. Ф. Рулье разделял взгляды Ж. Б. Ламарка на значение упражнения органов для эволюции. В то же время он отвергал ламарковский принцип внутреннего усовершенствования. К. Ф. Рулье не только разработал развернутую и во многом оригинальную концепцию эволюции, но и явился создателем целой школы биологов-эволюционистов. Тем самым он сыграл важную роль в создании благоприятной почвы для быстрого признания и распространения идей Ч. Дарвина в России. В этом большая историческая заслуга этого ученого.

Идеи трансформизма в России в додарвиновский период разделяли и другие видные натуралисты, причастные к палеонтологии. К числу их принадлежал, в частности, Д. И. Соколов (1788—1852).

С некоторыми оговорками к числу трансформистов этого периода можно отнести и С. С. Куторгу, о взглядах которого будет сказано ниже.

Своеобразный вариант трансформистских идей, тяготеющий к сальтационизму и возникший к самому концу додарвиновского этапа развития палеонтологии, представляет собой «теория перечеканки», или внезапного превращения видов. Возникновение этой концепции связано с именем швейцарского палеоботаника и палеоэнтомолога О. Геера (1809—1883). Проявив себя первоначально сторонником идей фиксизма (постоянства видов), катастрофизма и креационизма. О. Геер в работе, опубликованной в 1859 г. (одновременно с основным трудом Ч. Дарвина), выступает с теорией перечеканки видов. Согласно этой теории многие виды, остававшиеся на протяжении длительных отрезков времени совершенно неизменными, в определенные моменты испытывают внезапные превращения. Так, по О. Гееру, современные виды растений произошли непосредственно от третичных. В более позднем труде, вышедшем в свет в 1868 г., он утверждает, что факты противоречат представлениям о постепенном и равномерном превращении видов в процессе естественного отбора и продолжает отстаивать мнение, что перечеканка видов совершалась на протяжении коротких отрезков времени. При этом О. Геер считал, что перечеканка всегда происходит в направлении совершенствования организации и осуществляется под воздействием нематериальной высшей силы.

Идея перечеканки видов была воспринята и развита австрийским геологом Э. Зюссом (1831—1914), занимавшимся и палеонтологическими исследованиями. В опубликованной в 1863 г. статье он указал, что данные о смене фаун неогеновых млекопитающих свидетельствуют о значительном постоянстве видовых признаков и противоречат взглядам о постепенном их изменении путем естественного отбора. Видообразование, по Э. Зюссу, происходило путем перечеканки, совершающейся в течение кратковременных интервалов между длительными периодами постоянства признаков. Перечеканка охватывала не только отдельные виды, но и целые комплексы форм и вызывалась изменением условий существования. Подобно О. Геeру, Э. Зюсс отрицал воздействие на этот процесс естественного отбора, но в отличие от него не придавал перечеканке телеологического смысла.

Приверженцем идей сальтационизма был знаменитый русский естествоиспытатель К. М. Бэр (1792—1876). Признавая трансмутацию видов, К. М. Бэр считал возникновение новых форм скачкообразным. Подтверждение этому он видел в отсутствии переходных форм как среди ныне живущих, так и среди вымерших видов. Палеонтологическая летопись, по К. М. Бэру, свидетельствует об отсутствии постепенного перехода между видами одних и тех же групп животных, существовавших в разные геологические эпохи. По представлениям К. М. Бэра, появление не только видов, но и более высоких таксонов, включая и типы, происходило путем скачков или внезапных превращений, а трансмутации он придавал подчиненное, ограниченное значение.

В заключение обзора трансформистских идей додарвиновского периода остановимся на своеобразной гипотезе зоолога и палеонтолога С. С. Куторги (1805—1861), изложенной им в 1850 г. в работе «Общий закон появления, существования и исчезновения организмов». Эта гипотеза представляет собой сочетание идей трансформизма броккистского характера и креационизма и поэтому не укладывается в рамки четко определенных направлений эволюционизма. Суть заключается в следующем. Положив в основу своих рассуждений положение о том, что процессы, происходящие в индивидуальном организме, неизбежно приводят его к смерти, С. С. Куторга придает ему значение общего закона, которому подчиняются объединения особей, составляющие виды и высшие таксоны, которые неизбежно «должны невозвратно исчезнуть с лица Земли». По мнению С. С. Куторги, условия существования каждой геологической эпохи характеризовались специфическими особенностями, к которым были приспособлены организмы, жившие в эту эпоху, на протяжении которой происходило их постепенное развитие. Но с приближением к следующей эпохе изменялись условия среды, к которым организмы уже не могли приспособиться и постепенно вымирали. Возникновение новых видов в каждую последующую эпоху С. С. Куторга считал обусловленным совокупностью господствующих условий среды, называемой им «гением эпохи». Неотразимой силой этого гения

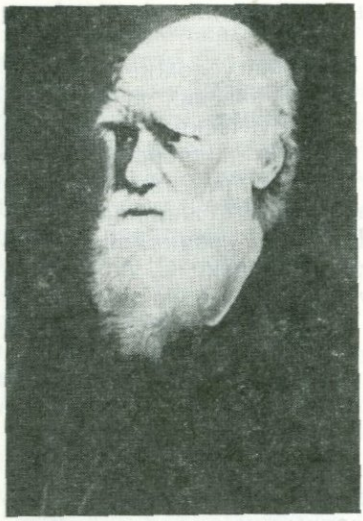
он объясняет процесс разрушения старых и творения новых форм жизни.

Хотя С. С. Куторга принимал прогрессивное усложнение организмов с переходом от более древних геологических эпох к более поздним, он отрицал существование генетических связей между организмами различных эпох. Он особо подчеркивал, что исчезновение животных и появление новых не представляло «постепенного перерождения». Таким образом, виды, жившие в разные геологические эпохи, по С. С. Куторге, возникали совершенно заново, непонятно из чего. Историк биологии С. А. Соболь [976] характеризует гипотезу С. С. Куторги как доведение идеи ведущего значения внешней среды до идеалистического абсурда. Это не помешало, однако, С. С. Куторге в 1860 г. объективно ознакомить студентов университета с основными положениями только что вышедшего труда Ч. Дарвина.

Таким образом, к концу 50-х годов XIX в. среди ученых, признававших в той или иной форме эволюционизм или, точнее, трансформизм-трансмутацию видов и развитие органического мира, наметились сторонники двух основных направлений. Сторонники одного из них, берущего свое начало от Ж. Б. Ламарка, стояли на позициях непрерывности и возводили его в «закон постепенного» (К. Ф. Рулье). К этому направлению примыкал и английский ученый Р. Чемберс (1802—1871) — автор книги «Следы естественной истории творения» (1884). Последний, однако, принимая непрерывность перехода одного вида в другой, допускал скачкообразность перехода между типами. Более последовательным приверженцем универсального значения «закона постепенного» являлся провозгласивший его К. Ф. Рулье. Второе — сальтационистское или мутационистское направление эволюционизма додарвиновской поры, у истоков которого стоял Э. Жоффруа Сент-Илер, имело среди своих адептов такого крупного ученого, как К. М. Бэр. Близки к сальтационизму идеи О. Геера, Э. Зюсса и С. С. Куторги.

Период победы эволюционизма и формирования эволюционной палеонтологии (60—90-е годы XIX в.). Второй этап развития палеонтологии соответствует периоду победы идеи эволюции органического мира. Хронологически он охватывает время от выхода в свет основополагающего труда Ч. Дарвина «Происхождение видов» (1859 г.) до рубежа XIX и XX столетий.

Учение Ч. Дарвина не сразу получило всеобщее признание. Вначале оно встретило серьезное сопротивление со стороны ряда ученых, в том числе видных палеонтологов. Понадобились почти два десятилетия, чтобы эволюционизм в той или иной форме восторжествовал в трудах подавляющего большинства палеонтологов. С самого начала дарвинизм как учение об эволюции путем естественного отбора должен был бороться не только с идеями фиксизма и креационизма, но и с рядом направлений эволюционизма, часть которых (ламаркизм, сальтационизм) возникла еще в додарвиновский период.



Чарльз Дарвин

Мы остановимся лишь на тех аспектах учения Ч. Дарвина, которые непосредственно связаны с палеонтологией как биологической наукой и с использованием палеонтологического метода в стратиграфии. Ч. Дарвина иногда упрекали в недостаточном использовании палеонтологических данных для обоснования своего учения. Так, Ш. Депере писал, что «Дарвин очень мало был палеонтологом» и что он «лишь чрезвычайно осторожно подходил к палеонтологической стороне эволюционной теории, несмотря на всю ее важность» [313, с. 28—29]. С этими обвинениями Ч. Дарвина в недооценке палеонтологии трудно согласиться. Напомним, что в «Происхождении видов» имеются две специальные главы, посвященные проблемам палеонтологии: X — «О неполноте геологической летописи» и XI — «О геологической последовательности организмов». Кроме того, и в других главах мы находим, с одной стороны, выводы и обобщения, непосредственно связанные с палеонтологией, а с другой — неоднократное обращение к палеонтологическим и геологическим данным.

Одна из заслуг Ч. Дарвина — установление дивергентного хода эволюционного процесса. Дивергенцией он назвал явление расхождения форм, приводящее к образованию внутри вида новых форм, отличающихся друг от друга как по организации, так и по потребности. Результатом дивергенции является увеличение многообразия органических форм, которое рассматривалось Ч. Дарвином как фактор, обусловливающий ослабление взаимной конкуренции в связи с повышением возможности питания на одной и той же территории, поскольку у разных форм возникают и различия в потребностях. Следовательно, повышается и возможность размножения. Таким образом, дивергенция биологически необходима, так как наибольшая сумма жизни осуществляется при наибольшем разнообразии.

Учение Ч. Дарвина о дивергентном характере эволюционного процесса основано на взаимосвязи дивергенции и естественного отбора. Дивергенция, являясь следствием отбора, обогащает творческое действие последнего. Это положение, по мнению ряда авторов [291, 804 и др.], должно рассматриваться в качестве «закона дивергенции».

В одной из своих работ Ч. Дарвин дает следующую формулировку этого закона: «Изменившиеся потомки всех господствующих и распространяющихся форм стремятся приспособиться ко

многим и весьма разнообразным местам в экономии природы» [804, с. 260, 261]. В «Происхождении видов» он пишет о стремлении больших групп к разрастанию и расхождению в признаках.

Дарвиновское учение о дивергенции было развито В. О. Ковалевским, который ввел для его обозначения термин «иррадиация» (иррадиация линий копытных). Позднее американский палеонтолог Г. Ф. Осборн устанавливает закон адаптивной радиации, который в основе своей представляет закон дивергенции Дарвина.

Ч. Дарвин является первооткрывателем и другой закономерности эволюционного процесса, известной в настоящее время как закон или правило необратимости эволюции, обычно связываемое с именем бельгийского палеонтолога Л. Долло. Ч. Дарвин дал следующую формулировку этого закона: «Если вид однажды исчез с лица земли, мы не имеем оснований думать, что та же форма когда-нибудь появится вновь». Далее он указывает, что роды и семейства следуют в своем появлении и исчезновении этому правилу, поэтому «группа, однажды исчезнувшая, никогда не появляется вновь» [310, с. 335, 336]. Некоторые исследователи, например А. А. Парамонов [804], считают эту формулировку положения о необратимости эволюции более удачной, чем предложенную позднее Л. Долло.

Ч. Дарвин также вполне отчетливо сформулировал положение о неравномерности темпов эволюции: «Виды, относящиеся к различным родам и классам, изменялись неодинаково быстро и не в одинаковой степени» [310, с. 334]. Он отмечает там же, что обитатели суши изменялись, по-видимому, быстрее, чем морские организмы, что можно рассматривать как первую формулировку принципа ускорения эволюции.

Большое внимание Ч. Дарвин уделял положению о параллелизме «изменения форм жизни» на всем земном шаре. Установление этого факта он рассматривал как крупнейшее достижение палеонтологии.

При этом Ч. Дарвин считал, что эти изменения происходили «почти одновременно» на обширных пространствах. В то же время он предостерегал против представления о полной синхронности смен фауны повсеместно, допуская, что процесс смены прежних доминирующих форм новыми мог в зависимости от местных условий происходить с различной скоростью.

Как показал В. А. Красилов [519, 527], положение Ч. Дарвина о параллельности изменений одних и тех же форм жизни на всей земной поверхности предвосхитило провозглашенный одним из первых палеонтологов-дарвинистов Т. Гексли принцип гомотаксиса — сходства последовательности смен фауны и флоры. Следует согласиться с В. А. Красиловым [519, 527] и С. В. Мейеном [646], считающими необходимым различать собственно «принцип Гексли», заключающийся в признании одинакового порядка сменяющихся форм в разных местах, установленный еще самим Ч. Дарвиным, и «постулат (или правило) Гексли», под которым

следует понимать лишь его предположение о необязательной одновозвратности гомотаксальных стадий.

Наконец, Ч. Дарвин в специальной главе X («Происхождение видов») обосновал положение «о неадекватности геологической летописи». Это положение, которое Д. Л. Степанов [1016] предложил рассматривать в качестве одного из основных принципов стратиграфии, включает два аспекта: неполноту собственно геологической летописи, обусловленную перерывами в осадконакоплении и размывом ранее образовавшихся напластований; неполноту палеонтологической летописи, вызванную малой вероятностью фоссилизации значительной доли древних организмов, лишенных твердого скелета.

Следует отметить, что в последнее время в литературе высказывались мнения о том, что дарвиновское учение о неполноте геологической и палеонтологической летописи устарело и должно рассматриваться как проявление своего рода комплекса неполноценности со стороны палеонтологов. С этим, однако, трудно согласиться. Даже признавая современные достижения в области распознавания, извлечения из породы и изучения микрофоссилий, в значительной мере снимающие проблему палеонтологически немых толщ, мы стоим перед фактом выпадения из геологической летописи остатков многих ранее существовавших бесскелетных форм.

Ч. Дарвин предложил рациональное решение еще одной «вечной» проблемы палеонтологии — проблемы вымирания. Он показал, что вымирание как отдельных видов, так и таксонов высокого ранга хорошо согласуется с его теорией естественного отбора. При этом вымиранию видов обычно предшествует сокращение численности их представителей, и окончательное исчезновение какой-либо группы организмов происходит обычно медленнее, чем ее образование. Случаи кажущегося внезапным исчезновения целых больших групп, противоречащие представлению о медленном и постепенном характере процесса вымирания, Ч. Дарвин объясняет неполнотой геологической летописи. Перерывы, разделяющие последовательные формации, маскируют длительность вымирания и создают ложное впечатление внезапного исчезновения группы.

Так из таинственного явления, каким представлялось вымирание до Ч. Дарвина, оно превращается, в нормальный процесс вытеснения более прогрессивными формами прежних, менее совершенных.

Мы остановились здесь лишь на тех положениях «Происхождения видов», которые либо основываются на палеонтологических данных, либо имеют прямой, непосредственный выход в палеонтологию, чтобы показать необоснованность обвинений Ч. Дарвина в недостаточном внимании к этой науке. В действительности Ч. Дарвин, не будучи профессиональным палеонтологом, сделал первый решающий шаг на пути к созданию эволюционной палеонтологии.

В оформлении и становлении этой новой палеонтологии крупная роль принадлежит ряду ученых, не просто признававших эволюционное учение, но и развивавших его на основе своих палеонтологических исследований. К числу их принадлежал и английский натуралист Т. Гексли (1825—1895), приводивший в своих трудах многочисленные доказательства эволюции и сделавший ряд важных филогенетических построений. С именем Т. Гексли связана рассмотренная нами ранее концепция гомотаксиса и вытекающая из нее трактовка проблемы геологической одновременности, устанавливаемой на основе палеонтологических данных [291, 659]. Т. Гексли выдвинул также учение о персистентных (устойчивых) типах животных и растений, не обнаруживающих за длительный, даже в геологических масштабах, срок своего существования значительных признаков прогрессивного изменения. Персистентность он считал особенно характерной для растений, а у животных широко распространенной среди беспозвоночных. Оценивая общий итог эволюционных изменений органического мира, Т. Гексли считал его незначительным.

Концепция персистентности в наше время вызывает противоречивые оценки. Так, Л. Ш. Давиташвили [291], отмечая преувеличение Т. Гексли роли персистентности, первоначально считал это учение имеющим большое значение для укрепления позиций эволюционной теории как опровергающее несостоятельную идею имманентного закона прогрессивного развития. Однако позднее этот автор изменил свое отношению к идее персистентности и в одной из последних работ рассматривал ее как «удивительно живучее заблуждение» [302, с. 255]. Против такой оценки концепции персистентности возражал К. М. Завадский [377], считавший ее существенным вкладом в дарвинизм и отражающей крайнее проявление закона неравномерности эволюции. Общий вклад Т. Гексли в перестройке палеонтологии на основе эволюционного учения следует признать весьма значительным.

Среди первых палеонтологов-эволюционистов видное место принадлежит австрийскому ученому В. Ваагену (1841—1900), который в 1869 г. при описании установленного им филогенетического ряда форм юрских аммонитов ввел понятие мутации — разновидности во времени. В. Вааген предлагал строго разграничивать разновидности в пространстве от вариаций во времени, для обозначения которых и предложил термин «мутация». По В. Ваагену, мутации представляют собой резкие, скачкообразные изменения отдельных морфологических признаков, наблюдающиеся при переходе от одного горизонта к другому. Сменяющие друг друга во времени мутации В. Вааген считал результатом проявления развития в определенном направлении, зависящем от особого внутреннего закона, который одновременно действует на всю массу представителей данного вида. Эта автогенетическая концепция уживается у В. Ваагена с признанием известной роли естественного отбора в процессе эволюции. Однако основным фактором эволюции он считает внутренний закон развития. Учение

о мутациях оказало большое влияние на воззрения палеонтологов-эволюционистов, которые стали называть мутациями отдельные звенья филогенетических линий — формы, находимые в последовательных горизонтах. Известный русский палеонтолог С. Н. Никитин отмечал важное и даже решающее значение ваагеновских мутаций для дарвинизма.

Один из видных представителей дарвинизма в палеонтологии — швейцарский ученый Л. Вюртенбергер, крупный знаток юрских аммонитов. Он был первым из европейских палеонтологов, который изучил на материале этой группы соотношения онтогении и филогении и установил явление рекапитуляции в соответствии с биогенетическим законом Э. Геккеля. Л. Вюртенбергер также собрал данные, подтверждающие, что эволюция аммонитов происходила на основе естественного отбора. Он пытался обосновать монофилетическое происхождение и дивергентное развитие аммонитов. Таким образом, его исследования составили весомый вклад в создание эволюционной палеонтологии.

В то же время, переоценив установленную им постепенность перехода между видами аммонитов, Л. Вюртенбергер пришел к ошибочному отрицанию реального существования видов в природе.

Особое направление раннего дарвинизма, имевшее своих сторонников и среди палеонтологов, представляет собой концепция, допускающая действие прямого приспособления как механизма эволюции наряду с естественным отбором. Это направление, сочетающее принцип классического дарвинизма с ламаркизмом при ведущей роли естественного отбора в процессе эволюции, К. М. Завадский [377] обозначает как «ламарко-дарвинизм», или «геккелевский дарвинизм». Последнее обозначение нуждается в пояснении, поскольку знаменитый немецкий биолог Эрнст Геккель (1834—1919) вошел в историю науки как выдающийся пропагандист дарвинизма. Он действительно отстаивал дарвинизм и боролся с телеологическими концепциями эволюции. Однако идея эволюции путем естественного отбора сочеталась у него с идеей эволюции на основе прямого приспособления и с признанием наследственной передачи приобретенных признаков. Таким образом, геккелевский эволюционизм приобретает ламаркистский оттенок.

На геккелевских позициях компромисса между последовательным селекционизмом и механоламаркизмом стоял и австрийский палеонтолог М. Неймайр (1845—1890). Среди его исследований особой известностью пользуются филогенетические ряды форм солоноватоводных гастропод (вивипарусов) из палюдиновых слоев плиоцена Дунайского бассейна [2002]. Постепенные изменения отдельных членов этого филетического ряда рассматривались М. Неймайром как ваагеновские мутации. Эти изменения характеризовались определенной направленностью развития от форм с гладкой раковиной к богато скульптированным формам. М. Неймайр связывал эти изменения с постепенным опреснением бассейна, в котором происходило отложение палюдиновых слоев.

При этом он считал, что главной причиной наблюдаемого изменения было прямое воздействие среды, а естественный отбор в данном случае не мог иметь существенного значения. Впрочем, значение естественного отбора как фактора эволюции вообще им не подвергалось сомнению. Работа М. Неймайра о палюдиновых моллюсках оказала влияние на взгляды Ч. Дарвина, признавшего ее лучшим доказательством возможности изменения видов вследствие прямого воздействия среды.

Механоламарксистские представления у М. Неймайра уживались с признанием основных принципов селекционизма. Так, прогрессивную эволюцию он объяснял, следуя Ч. Дарвину, успехами группы в конкурентной борьбе. М. Неймайр решительно выступал против идеи филогеронтизма (расового старения) как причины вымирания. Заслугой этого ученого является и разработка на материале юрских аммонитов вопроса о миграциях древних морских фаун, проведенная в плане развития и углубления представлений Ч. Дарвина. М. Неймайр ввел в литературу понятие о криптогенных формах, разъясняющее с дарвиновских позиций причины внезапного появления фаун или отдельных форм, не имеющих предшественников в непосредственно подстилающих отложениях.

Несмотря на существенный вклад целой плеяды палеонтологов-эволюционистов, подлинным основоположником эволюционной палеонтологии, по общему признанию, считается В. О. Ковалевский (1842—1883). В своих трудах он творчески развил учение Ч. Дарвина, обогатил его новыми общими закономерностями эволюции. Основным объектом своих палеонтологических исследований В. О. Ковалевский избрал остатки древних копытных, обращая особое внимание на строение конечностей и зубного аппарата. Этот материал явился весьма благоприятным для применения разработанного им метода морфофункционального анализа (в дальнейшем — одного из основных методов палеоэкологии).

Следуя Ч. Дарвину, В. О. Ковалевский основным фактором эволюции считал естественный отбор при ведущей роли биотических отношений. Так, эволюция копытных проходила, по его представлениям, в условиях смены лесных ландшафтов степными и соответственно изменению характера пищи, обусловленного усилением в составе растительности травянистых форм, преимущественно злаков. В. О. Ковалевский был одним из первых палеонтологов, обративших серьезное внимание на явления сопряженной эволюции (коэволюции, по современной терминологии). В. О. Ковалевский в развитие дарвиновского принципа дивергентной эволюции выдвинул понятие об адаптивной иррадиации групп, предвосхитившее «закон адаптивной радиации» американского палеонтолога Г. Ф. Осборна.

Кроме того, В. О. Ковалевский разработал учение об адаптивном и инадаптивном направлениях эволюции. Положение об этих двух модусах эволюции было сформулировано им применительно к редукции кисти парнокопытных в процессе превращения



Владимир Онуфриевич Ковалевский

четырехпалого копытного в двупалого. При инадаптивном способе редукции кисть, теряя свои боковые пальцы (II и V), сохраняет строение запястья, свойственное четырехпалому предку, и сохранившиеся средние пальцы (III и IV) не получают более полной опоры в костях запястья. При адаптивном модусе редукции средние пальцы (III и IV), согласно В. О. Ковалевскому, разрастаются в ширину и толщину больше, чем при инадаптивном. Эти пальцы получают более полную опору на всех костях запястья за счет боковых пальцев, отодвигающихся в стороны. Таким образом, адаптивная редукция осуществляется путем более глубокой, чем при инадаптивной, перестройки, приводящей к более выгодному в данных условиях строению конечности. В. О. Ковалевский считал, что менее глубокие изменения инадаптивного типа возникали чаще, чем адаптивные. Соответственно инадаптивные формы появляются раньше адаптивных, но в дальнейшем вытесняются последними. Формы, испытавшие инадаптивную редукцию, согласно В. О. Ковалевскому, вымерли: все современные парнокопытные относятся к адаптивному типу.

Положение о двух модусах эволюции, по мнению ряда исследователей, имеет общее значение, что дало основание Л. Ш. Давиташвили [291] рассматривать его в качестве закона инадаптивной и адаптивной эволюции («закон Владимира Ковалевского»). Поскольку процесс инадаптивной редукции, так же как и адаптивной, осуществляется естественным отбором и является, следовательно, также приспособительным, первоначальное обозначение этих способов В. О. Ковалевским оказывается неудобным. Для преодоления этого неудобства К. М. Завадский [377] предложил термины «координированная эволюция» как эквивалент «адаптивной» (по В. О. Ковалевскому) и «дискоординированная эволюция» взамен «инадаптивной». При координированной эволюции преобразования идут значительно медленнее, чем при дискоординированной, которую В. О. Ковалевский считал примером слишком поспешного и поэтому бесплодного прогресса.

В. О. Ковалевский в своих работах четко разграничивал понятия прогресса (общего повышения организации) и специализации (приспособленности к определенным условиям существования). Он ввел в эволюционную теорию понятие о кульминировании и кульминационных пунктах в эволюции филума. Кульминация —

крайний предел возможных изменений органа — наиболее отчетливо проявляется в процессе редукции исходной пятипалой конечности, кульминацией которой явилось возникновение однопалости. Надо особо отметить, что явлению кульминирования В. О. Ковалевский не придавал финалистического истолкования, рассматривая его как результат естественного отбора. Таким образом В. О. Ковалевским было установлено фундаментальное положение о том, что каждое конкретное направление эволюции определенной структуры или функции организма имеет предел, за которым дальнейшие изменения невозможны. Понятие кульминирования важно для уяснения проблемы персистирования — возникновения персистентных форм.

Главное значение трудов В. О. Ковалевского, по оценке выдающегося его последователя бельгийского палеонтолога Л. Долло [1515], заключается в том, что они являются настоящим трактатом о методе в палеонтологии. Как указывал А. А. Борисяк [108], метод В. О. Ковалевского — изучение скелета древнего животного в связи с его образом жизни. Иными словами, этот метод состоит в выявлении экологического значения скелета, что является основой для реконструкции животного. Соответственно Л. Долло, развивавший далее метод, называл его этологическим. В настоящее время его обычно именуют морфофункциональным методом или методом морфофункционального (морфоэкологического) анализа, поскольку сущность его сводится, по Л. Ш. Давиташвили [291], к выяснению взаимоотношений в историческом развитии органов и функций организмов.

Отметим, что метод морфофункционального анализа В. О. Ковалевского представляет собой, в сущности, дальнейшее развитие принципов корреляции (взаимосвязь и взаимозависимость органов между собой) и условий существования (соответствия окружающей среды), установленных Ж. Кювье. Однако если Ж. Кювье придавал этим принципам телеологическое толкование, принимая приспособленность организмов к условиям среды как изначально заложенное свойство организмов, то в основе метода В. О. Ковалевского лежит идея зависимости эволюции организмов от условий среды и выработки их адаптации в результате естественного отбора. В этом принципиальное различие методов двух великих палеонтологов.

Мы не имеем возможности останавливаться здесь на изложении взглядов многих других известных палеонтологов-эволюционистов рассматриваемого периода [подробнее см. 291], хотя некоторые из них внесли существенный вклад в создание эволюционной палеонтологии (А. П. Карпинский, С. Н. Никитин, А. П. Павлов, К. Дж. Лейди и др.).

Обозначая рассматриваемый этап развития палеонтологии как период победы эволюционизма, было бы неправильно отождествлять его с всеобщим признанием идей Ч. Дарвина. Прежде всего ряд видных палеонтологов второй половины XIX в., в том числе Л. Агассиц, Р. Оуэн, Т. Давидсон и И. Барранд, оказались

среди противников эволюционного учения и оставались на позициях постоянства видов и креационизма. Основные попытки ниспровержения дарвинизма связаны с именами ученых, которые, будучи эволюционистами, отказывались от признания теории естественного отбора и выдвигали иные объяснения причин эволюционного процесса. Некоторые видные западноевропейские палеонтологи-эволюционисты оставались на позициях идеализма и теологии (А. Годри) или агностицизма (Л. Рютимейер).

Одно из рано обособившихся течений эволюционизма, противостоящих дарвинизму,— неоламаркизм. Неоламаркизм всегда имел многочисленных сторонников среди палеонтологов и не случайно термин «неоламаркизм» введен в литературу именно палеонтологом А. Пакардом (в 1888 г.) Неоламаркизм не представляет единого, целостного учения, а объединяет ряд различных концепций эволюционизма, общими для которых являются три основные черты: отрицание (или ограничение) роли естественного отбора как главного фактора эволюции; признание органической целесообразности изначальным свойством живого. Третьей особенностью неоламаркизма, отраженной в самом названии, является то, что отдельные его направления имеют в основе ту или иную часть учения Ж. Б. Ламарка.

Различают следующие разновидности неоламаркизма: механоламаркизм, ортоламаркизм и психоламаркизм. Механоламаркизм предполагает, что целесообразная организация обусловлена прямым или функциональным приспособлением к воздействию среды. В основе этих представлений лежат такие принципы Ж. Б. Ламарка, как наследование приобретенных признаков и усиления или ослабления функций органов в связи с их упражнением или неупражнением. В основе ортоламаркизма лежат идеи Ж. Б. Ламарка о существовании «внутреннего принципа усовершенствования» (или «закона стремления к прогрессу»), обусловливающего прямолинейное развитие (ортогенез) в направлении повышения уровня организации независимо от влияния внешней среды. Психоламаркизм базируется на представлениях Ж. Б. Ламарка о значении для эволюции таких факторов, как «потребности», «привычки» и «усилия воли». Одной из теоретических основ психоламаркизма, по К. М. Завадскому [377], является виталистическая идея панпсихизма (существование сознания у всего живого).

Рассмотренные разновидности неоламаркизма далеко не всегда выступают в чистом виде, нередко они сочетаются друг с другом, а в некоторых случаях комбинируются с элементами дарвинизма (например, ламарко-дарвинизм Н. Неймайра).

Неоламаркизм возник в 80-х годах и заметно усилился к концу XIX в. Один из его основоположников и лидеров — американский палеозоолог Э. Д. Коп (1840—1897), стоявший сначала на позициях механоламаркизма, в дальнейшем развивавший идеи психоламаркистского толка. Э. Д. Коп связывал эволюцию с особой формой энергии, которую обозначал как анагенетическую

энергию, которая, по его представлениям, присуща только живому и управляет синтезом протоплазмы, ростом и развитием. Анагенетическая энергия действует как «сила роста» или «сила жизни», которую Э. Д. Коп называл «батмизмом». Батмизму он приписывал функции, лежащие в основе ламарковского «закона градации» — стремление к прогрессивному усложнению форм. Как и «закон градации», сила батмизма действует независимо от среды и целенаправленно, т. е. является автогенетической и телеологической.

Эволюцию на основе батмизма («батмогенез») Э. Д. Коп пытался сочетать с признанием естественного отбора, считая, что факторы эволюции представляют батмогенез, корректируемый естественным отбором. В качестве особых форм проявления батмогенеза он рассматривал физио- и кинетогенез. Физиогенезом Э. Д. Коп называл эволюционные изменения, связанные с физическими и химическими воздействиями среды, а кинетогенезом — эволюцию под влиянием употребления или неупотребления органов.

Еще одним фактором эволюции Э. Д. Коп считал явления акселерации и ретардации, которые рассматривал в качестве особого закона. Эти термины и соответствующие им понятия получили впоследствии широкое распространение в литературе. Под акселерацией (ускорением) понимается появление определенного признака в онтогенезе рассматриваемой формы на более ранней стадии, чем в онтогенезе предковой формы. Ретардацией называют появление определенного признака в онтогенезе данной формы на более поздней стадии, чем в онтогенезе предка. Согласно Э. Д. Копу, закон акселерации и ретардации управляет приспособленностью и является исключительно важным фактором эволюции, действующим автогенетически в силу общего закона развития.

Вся прогрессивная эволюция, по Э. Д. Копу, происходит путем акселерации, тогда как регрессивная эволюция осуществляется методом ретардации. Процесс батмогенеза (эволюции) протекает под воздействием сознания (психоламаркизм). При этом в ряду прогрессивной эволюции животных происходит нарастание сознательных усилий и желаний, а в линии эволюции растений их роль снижается, так что у высших растений сознание полностью деградировано. Таким образом, в учении Э. Д. Копа наблюдается сплав различных разновидностей неоламаркизма, сочетающихся с попыткой использования дарвинистского принципа естественного отбора, которому, однако, отводится весьма скромная роль.

С именем Э. Д. Копа связано еще одно важное обобщение — «доктрина о неспециализированности», которую нередко называют «законом Копа», но правильнее ее рассматривать в качестве эмпирического правила. Сущность его заключается в признании наибольшей эволюционной перспективности групп, находящихся в состоянии «неспециализированности», т. е. не слишком далеко зашедшей специализации. Такие группы обладают эволюционной

пластичностью, иначе говоря — способностью к перестройкам. Некоторые авторы считают «доктрину неспециализированности» ошибочной. Так, Л. Ш. Давиташвили [291] называет ее противонаучным, идеалистическим положением. Однако, как показал К. М. Завадский [377], Э. Д. Коп развил и дополнил представления Ч. Дарвина по вопросу об эволюционном значении специализации. Ошибочной является лишь идея о «стремлении» к нарастающей специализации как проявлении внутренних законов эволюции.

У истоков неоламаркизма стоял также другой американский палеонтолог А. Гайетт (1838—1902), теоретические представления которого базировались главным образом на изучении головоногих моллюсков. В исследованиях этой группы А. Гайетт уделял особое внимание «биопластологии», под которой он понимал изучение соотношений между онтогенетическим и филогенетическим циклами. Подобно современнику Ж. Кювье — Дж. Брокки, А. Гайетт принимает единство законов развития особи («онтоцикла») с законами филогенетического развития («филоциклов»). Будучи, таким образом, приверженцем идеи филогеронтизма (расового старения), он одновременно стоял на позициях механоламаркизма, принимая, что всякое новое приспособление возникает как физиологическая и морфологическая реакция на внешние воздействия среды. В отличие от Э. Д. Копа, А. Гайетт отрицал существование внутренних тенденций развития, считая, что эволюционный процесс целиком обусловлен влиянием внешних условий. Пытаясь согласовать эту идею со своими филогеронтическими представлениями, он связывал процесс старения филумов с изменениями условий жизни в неблагоприятную сторону. Как и Э. Д. Коп, А. Гайетт уделял большое внимание явлениям акселерации и ретардации, рассматривая их в качестве особых законов.

Исследования А. Гайетта в области «биопластологии» головоногих моллюсков оказали большое влияние на его современников-палеонтологов. Возникло целое направление (школа) его последователей, разрабатывавших теорию рекапитуляции («биогенетический закон» Э. Геккеля) на палеонтологическом материале. Однако в силу упрощенного подхода к проблеме соотношения онто- и филогенеза некоторые представители этой школы допускали ошибки, вызвавшие у ряда палеонтологов скептическое отношение к биопластологическому методу филогенетических исследований.

Под влиянием идей Э. Д. Копа и А. Гайетта неоламаркизм в различных формах получил широкое распространение сначала среди американских, а затем и среди европейских палеонтологов.

Подавляющее большинство палеонтологов в 60—90-е годы XIX в. разделяли представления об эволюционном развитии органического мира вследствие естественных причин. Однако торжество идей эволюционизма нельзя представлять как единодушное

признание дарвиновской материалистической теории эволюции — дарвинизма. Мы видим, что в ряде случаев палеонтологи-эволюционисты развивали концепции, в той или иной мере «подправлявшие» или коренным образом ревизовавшие основные положения дарвинизма. Широкое распространение получают, особенно к концу периода, автогенетическая концепция и идеи филогеронтизма (расового старения). Значительное число палеонтологов склоняется к неоламаркизму.

С периодом победы эволюционной идеи в палеонтологии связано зарождение и становление сравнительно-онтогенетического метода изучения процесса филогенетического развития. В основе этого метода лежит сформулированный Э. Геккелем в 1866 г. биогенетический закон (рекапитуляции или сокращенного повторения филогенеза в онтогенезе потомков).

Проблема соотношения индивидуального и исторического развития организмов отличается значительной сложностью и далеко не всегда укладывается в рамки первоначальной геккелевской формулировки биогенетического закона (см. 6.3). Многие ученые, главным образом неонтологи, отрицательно отзывались о возможности использования рекапитуляций при филогенетических исследованиях. В то время палеонтологи, начиная с современников Ч. Дарвина, в большинстве случаев приняли биогенетический закон и успешно применяли его в своих исследованиях. Пионерами в этой области явились специалисты по цефалоподам — группе, особенно благоприятной для изучения онтогенеза. Американский палеонтолог А. Гайетт, как уже говорилось, предложил для обозначения этого направления исследования термин «биопластология». Почти одновременно (или немного позже) «биопластологический» метод исследования цефалопод применяли А. П. Карпинский, А. О. Михальский и А. П. Павлов в России, Л. Вюртенбергер и М. Неймайр в Западной Европе. Основоположник эволюционной палеонтологии В. О. Ковалевский в своих филогенетических построениях на материале копытных широко пользовался явлениями рекапитуляции.

В конце прошлого столетия ряд палеонтологов провели исследования с применением сравнительно-онтогенетического метода на материале различных групп беспозвоночных. Однако позднее, по-видимому, в связи с распространившимся среди зоологов скептическим отношением к биогенетическому закону интерес к нему палеонтологов, особенно зарубежных, также заметно ослабел.

Советские палеонтологи предприняли углубленные исследования, показавшие ошибочность недооценки явления рекапитуляции при филогенетических исследованиях. В этом отношении особое значение имеют работы В. Е. Руженцева, развивавшего классические исследования А. П. Карпинского по филогении позднепалеозойских аммоноидей. В. Е. Руженцев пришел к выводу, что индивидуальное и историческое развитие организмов неразрывно связаны между собой и что эта связь двусторонняя:

не только онтогенез обусловливает филогенез, но и филогенез влияет на онтогенез, видоизменяет его [887, с. 29]. Важное значение сравнительно-онтогенетического метода для филогенетических исследований отмечал и А. А. Борисяк [108]. Он полностью принял геккелевскую триаду методов восстановления филогенезов, включающую сравнительно-анатомический, палеонтологический и сравнительно-онтогенетический (эмбриологический) методы. Этот путь тройного параллелизма реконструкции процесса филогенетического развития, впервые указанный Э. Геккелем, сохраняет свое значение и сейчас.

Период кризиса теоретических основ эволюционного учения и усиления антидарвинизма в палеонтологии (90-е годы XIX в.— 20-е годы XX в.). Рассмотренный выше период формирования эволюционной палеонтологии не был временем всеобщего признания эволюционного учения в форме дарвинизма. Как мы видели, он ознаменовался одновременно формированием и других направлений эволюционной идеи. Таким образом, к началу последнего десятилетия XIX в. наметилось столкновение дарвинизма с ревизующими его концепциями. Необходимо выделить особый этап развития эволюционной теории, а соответственно и палеонтологии, который может быть назван периодом кризиса теоретических основ эволюционного учения и усиления антидарвинизма в палеонтологии.

Соответствующий этап развития палеонтологии был выделен Л. Ш. Давиташвили [289] как второй период эволюционной палеонтологии и начало кризиса в палеонтологии. В схеме периодизации истории эволюционной теории К. М. Завадского [377] этому периоду соответствует III период — период кризиса теоретических основ эволюционного учения. Хронологические рамки рассматриваемого периода условны из-за отсутствия каких-либо «реперных» дат. Так, за начало «периода кризиса» принимается начало 90-х годов прошлого столетия — время, когда определялась невозможность дальнейшего развития эволюционной теории без изучения законов изменчивости и наследственности. Окончание «периода кризиса» условно может быть приурочено к концу 20-х — началу 30-х годов XX в., когда, согласно К. М. Завадскому, началось разложение генетического антидарвинизма и формирование эволюционной генетики, что подготовило почву к возникновению синтетической теории эволюции.

Рассматриваемый период отличается крайней противоречивостью тенденций развития палеонтологии чему способствовало продолжавшееся это время интенсивное накопление фактического материала. При этом характерно прежде всего географическое расширение области палеонтологических исследований, охвативших территории не только передовых капиталистических стран Старого и Нового света, но и их колониальные владения. В сферу палеонтологических исследований был вовлечен совершенно новый фактический материал, привлекший внимание к проблемам палеобиогеографии. С рассматриваемым периодом связано также

формирование другой области палеонтологических исследований — палеоэкологии. Хотя отдельные попытки экологической интерпретации палеонтологического материала имели место и в предшествующем периоде (В. О. Ковалевский), однако более широкое развитие это направление получило в самом конце XIX — начале XX в. В это время были опубликованы выдающиеся палеоэкологические работы И. Вальтера, Л. Долло, О. Абеля, Н. Н. Яковлева и Н. Н. Андрусова.

Были достигнуты успехи и в области разработки филогении и систематики древних организмов, позволившие установить некоторые закономерности эволюционного процесса. Так, к этому периоду относится попытка бельгийского палеонтолога Л. Долло [1513] сформулировать законы эволюции, в том числе широко известный закон необратимости эволюции: организм никогда не возвращается полностью к прежнему состоянию, даже если он оказывается в условиях, аналогичных тем, через которые прошли его предки. Закон необратимости эволюции вызвал ряд возражений. В частности, установление существования «обратных мутаций» свидетельствует о принципиальной возможности реверсии отдельных признаков. Это должно предостеречь от абсолютизации закона необратимости эволюции, который иногда рассматривали лишь как эмпирическое правило. Несмотря на это, «закон», или «правило Долло», представляет собой, как показал К. М. Завадский [377], одно из самых глубоких обобщений эволюционной морфологии прошлого века.

В рассматриваемый период вообще наблюдается возрастающий интерес к разработке теоретических основ палеонтологии. Характерен при этом отход многих палеонтологов от дарвинизма и усиление антидарвинистских тенденций. Эти черты развития теоретической палеонтологии в конце XIX в. и на протяжении первых двух десятилетий XX в. отражают общее состояние эволюционной теории — наступление ее кризиса. Одной из главных причин последнего явилось противоречие новых фактических данных и обобщений только что возникшей генетики с основными положениями дарвинизма. Действительно, возникновение экспериментальной генетики произвело подлинную революцию в изучении наследственности и изменчивости и оказало сильное влияние на теорию эволюции. На смену различным гипотезам, имевшим в значительной части спекулятивный характер, пришли открытия, базирующиеся на экспериментально установленных фактах. В то же время дарвинизм того времени был еще слабо разработан. Дарвинистам трудно было дать аргументированный ответ на возражения, выдвигавшиеся против творческой роли естественного отбора. Противоречивыми в этом отношении оказались и данные палеонтологии, с одной стороны, подтверждающие идею радиации филумов, а с другой—дававшие повод для ортогенетических построений.

Неизученность генетических основ эволюционного процесса создавала предпосылки для ревизии основных положений дарви-

низма и, в частности, упрочила позиции сторонников идеи наследования приобретенных признаков. В начале рассматриваемого периода в теоретической палеонтологии наблюдается дальнейшее усиление неоламаркизма. Однако поздние достижения в области генетики если не опровергли полностью, то поставили под сомнение один из основных постулатов ламаркизма — наследование благоприобретенных признаков, что не могло не отразиться на популярности неоламаркистских концепций. Ряд ученых, не согласных с дарвинизмом и в то же время не разделяющих неоламаркистские представления, предпринимают попытки создания новых теорий эволюции.

Остановимся лишь на некоторых, наиболее оригинальных и оказавших влияние на развитие палеонтологии неоламаркистских концепциях рассматриваемого периода.

Видный немецкий палеозоолог Э. Кокен (1860—1912) объяснял склонность многих палеонтологов к неоламаркизму тем, что изучение филогенетических рядов позвоночных свидетельствует в пользу скорее ламарковского, чем дарвиновского объяснения эволюции. С именем этого ученого связано введение в науку в 1896 г. понятия итеративного (повторного) видообразования. Суть этого явления заключается в повторном, иногда многократном возникновении в одном и том же филуме морфологически сходных форм. При этом модусе видообразования длительно существующий (персистентный) предковый вид неоднократно дает начало новым разновидностям, отщепляющимся в виде целых роев. Между вспышками формообразования наблюдаются более или менее продолжительные паузы — периоды покоя. Новые формы, возникающие итеративно от персистентного вида, обладают сходными морфологическими признаками (гетерохронная гомеоморфия).

Э. Кокен, установивший это явление на материале ископаемых гастропод и бивальвий (пектинид), считал, что естественный отбор в изученных им явлениях итеративного видообразования не мог играть заметную роль. В качестве причин эволюции он принимает два фактора: активное самоприспособление через волю и привычки (психоламаркизм) и пассивное приспособление к прямому воздействию среды. В дальнейшем явления итеративной эволюции были установлены на материале различных групп: мезозойских аммонитов, кембрийских трилобитов, а в последнее время А. Б. Ивановским [433] — на кораллах-ругозах. Некоторые авторы, в частности Д. Рауп и С. Стэнли [864], рассматривают явление итеративной эволюции как особый случай последовательного экологического замещения, при котором исходная родительская группа отщепляет от себя одну за другой группы таксонов, каждая из которых замещает предыдущую.

Крайняя степень проявления неоламаркистских тенденций характерна для взглядов другого немецкого палеонтолога — Г. Штейнмана (1856—1929), который развивал идеи персистентности (постоянства) рас, ортогенеза и полифилии [2326, 2327].

Вслед за Ж. Б. Ламарком, Г. Штейнман считал, что виды животных и растений не вымирают, за исключением случаев их уничтожения грубой силой или истребления человеком. Поэтому почти все ветви животного и растительного царств сохраняются на протяжении всей геологической истории, вплоть до современности, претерпевая за это время более или менее значительные изменения. Так, по Г. Штейнману, мезозойские аммониты не вымерли, а лишь утратили раковину и дожили до наших дней в виде современных октопод. От мезозойских бивальвий-рудистов произошли асцидии, а дельфины являются потомками ихтиозавров. Изменения организмов во времени трактуются Г. Штейнманом в духе мутаций В. Ваагена, т. е. как процесс, всегда охватывающий большое число особей и протекающий в одном направлении (ортогенетически). Идея персистентности филумов приводит Г. Штейнмана к крайнему полифилетизму — представлению о независимом происхождении отдельных групп организмов. При этом он допускает, что, развиваясь параллельно и независимо, ряды животных одного класса или типа переходят в другой таксон такого же ранга. Как признает сам Г. Штейнман, принимаемая им идея персистентности рас несовместима с признанием естественного отбора сколько-нибудь значительным фактором эволюции.

Своеобразным вариантом автогенетического неоламаркизма является инерционная гипотеза Додерлейна-Абеля. Еще в 1888 г. немецкий палеонтолог Л. Додерлейн пытался обосновать существование особой «силы инерции», влияющей на филогенетическое развитие организмов. Он привлек эту силу для объяснения явлений гиперморфной эволюции на примере возникновения таких гипертрофированных структур, как клыки саблезубых тигров, рога гигантского оленя и т. п. По представлениям Л. Додерлейна, эволюция в подобных случаях происходила по принципу отбора целесообразных изменений. Но при длительном однонаправленном развитии и достижении стадии максимальной целесообразности развивающейся структуры потомки унаследуют не это оптимальное, выработанное отбором состояние, а тенденцию к развитию в определенном направлении. При этом развитие данной структуры в филогенезе может в силу инерции продолжаться и после того, как изменения утратили целесообразность или даже стали вредными для ее обладателя. Таким образом, гипотеза Л. Додерлейна, хотя и не отвергающая естественного отбора, является ортогенетической.

Значительно позднее, в 1929 г. известный австрийский палеонтолог О. Абель на основе идеи Л. Додерлейна сформулировал свой «биологический закон инерции». По его утверждению, этот закон проявляется как в сохранении однажды достигнутого уровня специализации («состояние покоя»), так и в прямолинейно восходящей специализации («инерция»). Таким образом, в отличие от Л. Додерлейна, О. Абель подчиняет «закону инерции» весь эволюционный процесс, полностью исключая действие естествен-

ного отбора. Своему «биологическому закону инерции» О. Абель подчинял и закон необратимости эволюции (О. Долло).

С именем французского палеонтолога-неоламаркиста Ш. Депере [313] связаны два обобщения, которые он рассматривает в качестве законов палеонтологии. Сущность закона или, точнее, правила прогрессивной специализации заключается в том, что группа, вступившая на путь специализации, будет и дальше развиваться по линии возрастающей специализации в том же направлении. По представлениям Ш. Депере, это отнюдь не является условием процветания или долголетия соответствующих ветвей, а, напротив, приводит к утрате эволюционной пластичности и вымиранию. Частным случаем эмпирического правила прогрессирующей специализации может рассматриваться доктрина Э. Д. Копа о происхождении новых групп от неспециализированных предков.

Одним из самых важных по своей всеобщности законов палеонтологии Ш. Депере считал сформулированный им закон увеличения роста в филогенетических ветвях. Речь идет о наблюдающемся увеличении размеров тела у последующих членов одного и того же филогенетического ряда, который обычно начинается сравнительно мелкими формами. Однако эта закономерность не имеет всеобщего значения, что, впрочем, признавал и сам Ш. Депере, отмечавший, что позвоночные дают более многочисленные примеры проявления этого «закона», чем беспозвоночные. В некоторых случаях наблюдается, напротив, уменьшение размеров. Сказанное дает основание рассматривать данное эмпирическое обобщение как частный случай закона или правила прогрессирующей специализации.

Неоламаркистские идеи разделяли в то время и некоторые советские палеонтологи, в частности Н. Н. Яковлев (1870—1966). В его работах встречаются многочисленные указания на наследование признаков, приобретенных в результате прямого воздействия среды. С этих позиций им трактуется морфогенез кораллов, брахиопод и криноидей. Встречаются у него и формулировки вроде «наклонности к наращиванию стенки» [1240, с. 59] и т. п. Наиболее отчетливо приверженность Н. Н. Яковлева к неоламаркизму проявилась в переработанном им введении к русскому переводу «Основ палеонтологии» К. Циттеля, где утверждается, что развитие органического мира указывает на «стремление к усовершенствованию» [1131, с. 23]. Настойчиво проводится и мысль о том, что палеонтология говорит в пользу теории приобретенных особенностей. Неоламаркистские тенденции у Н. Н. Яковлева уживаются с идеями сальтационизма и неокатастрофизма. В той же работе он пишет, что «все говорит за мутационное появление форм» [1131, с. 20]. Еще раньше (в 1922 г.) Н. Н. Яковлев связывал возникновение и быстрое развитие новых групп организмов с внезапным появлением новых типов организации путем сальтаций и освоением ими экологических ниш, освобождавшихся вследствие вымирания ранее господствовавших групп. Он

принимал существование климатически обусловленных «критических моментов» истории органического мира, характеризовавшихся массовыми вымираниями.

Одной из заслуживающих внимания попыток ниспровержения дарвинизма явилась опубликованная в 1922 г. книга крупного советского географа и ихтиолога Л. С. Берга (1876—1950) «Номогенез, или эволюция на основе закономерностей» [73]. В противовес дарвиновской теории, которую Л. С. Берг обозначает как «тихогенез», или «эволюция на основе случайностей», он выдвигает тезис о том, что ни в онтогенезе, ни в филогенезе нет места случайности. Основным законом эволюции, по Л. С. Бергу, является «автогенетический ортогенез» — имманентная сила, способная действовать независимо от условий среды, всегда целесообразная и направленная в сторону прогресса.

Эту силу Л. С. Берг связывал со стереохимическими свойствами белков и считал заложенной еще при возникновении жизни на Земле. Эволюция трактуется им как процесс развертывания изначально существующих зачатков. Он указывал также на воздействие на ход эволюции географических факторов, но отводил им лишь второстепенную роль. Виды возникают, по Л. С. Бергу, внезапно, «пароксизмами» мутаций, причем видообразование охватывает множество особей в пределах всего ареала вида. Органический мир развивался полифилетично от многих тысяч первичных форм, причем все это множество филетических линий развивалось параллельно. Согласно Л. С. Бергу, не дивергенция, а параллелизм является основным направлением эволюции.

Для обоснования своей теории Л. С. Берг привлекает и данные палеонтологии. Он придает большое значение явлениям «филогенетического ускорения» или «предварения филогенетических признаков» в онтогении, впервые описанным А. П. Павловым на материале юрских аммонитов. Примерами возникновения «профетических» (пророческих) признаков Л. С. Берг считал раковины фораминифер, «предваряющие» раковины головоногих и брюхоногих моллюсков.

Появление «номогенеза» вызвало волну критических откликов со стороны биологов-дарвинистов. В то же время учение о номогенезе оказало влияние на формирование других антидарвиновских концепций, включая теорию биогенеза Д. Н. Соболева и взгляды А. А. Любищева.

В наши дни вновь наметился интерес к идее номогенеза. Важно подчеркнуть, что Л. С. Берг концентрировал внимание на внутренних факторах эволюции, которые часто недооценивались. С. В. Мейен считает, что в концепции номогенеза правильно отмечаются те закономерности формообразования, которые не учитываются селекционизмом, но должны быть им учтены [647]. Тем самым появляется возможность синтеза селекционизма и номогенеза.

Известный советский геолог и палеонтолог Д. Н. Соболев (1872—1949) в серии работ, главной из которых является книга

«Начала исторической биогенетики» [975], развивает еще одну оригинальную концепцию эволюции. Под биогенезом этот ученый понимает эволюционный процесс, и его «историческая биогенетика» примерно соответствует общепринятому понятию филогенетики. Д. Н. Соболев подчеркивает ведущее значение палеонтологии в разработке эволюционных проблем, отмечая, что развиваемые им идеи сложились на основе изучения девонских аммоноидей. Как и Л. С. Берг, Д. Н. Соболев уделяет значительное место критике дарвинизма и утверждает, что палеонтологический материал не подтверждает выводов селекционной теории о ходе развития органического мира. Он пытается обосновать существование четырех основных законов биогенеза, которым подчинена органическая жизнь.

1. Закон наследственности, или закон сохранения вида (идостазис). Форма организма есть функция его наследственной массы; морфогенез есть лишь развертывание зачатков или генов, имеющихся у произведших их особей. Это положение Д. Н. Соболев аргументировал данными палеонтологии, приводя примеры родов, длительно существующих без заметных изменений. Подчеркивая объективно существующую устойчивость видов, Д. Н. Соболев, по собственному признанию, видел в этом законе возрождение взглядов К. Линнея.

2. Закон эволюции, или закон органического роста. Рост — это не простое увеличение количества материи, но и организация последней, т. е. перевод из неорганизованного состояния в организованное (или из одного организованного состояния в другое). Прогрессивное развитие по закону органического роста детерминируется особыми внутренними факторами, определяющими прохождение определенных стадий в определенном порядке. Поэтому эмбриональное и филогенетическое развитие совершается по одинаковым законам. Таким образом, второй закон биогенеза, по признанию самого Д. Н. Соболева, подобен автогенетическому признаку градации Ж. Б. Ламарка.

3. Закон обратимости эволюции, или закон биогенетических циклов. Согласно этому закону, филогенетическое развитие обратимо. Оно может быть прямым — прогрессивным, либо обратным — регрессивным. В последнем случае воспроизводится в обратном порядке путь прогрессивных градационных изменений, пройденных данной филетической ветвью при ее прямом развитии. Д. Н. Соболев придавал особое значение третьему закону биогенеза как возможности «молодения филогенетических ветвей» и преодоления «эволюционных тупиков, обусловленных чрезмерной специализацией» [975].

4. Закон прерывистости, утверждающий первичность перерывов в переходах от предков к потомкам. Отсутствие переходных форм в палеонтологической летописи объясняется скачкообразностью изменений, носящих характер крупных сальтаций.

Наряду с рассмотренными законами существенный элемент гипотезы Д. Н. Соболева составляет его учение о циклах и фазах

биогенеза. В истории филогенетических ветвей намечаются четырехфазные циклы. Каждый цикл начинается фазой восхождения («анабазис»), характеризующейся энергичным формообразованием. Вторая фаза — фаза устойчивости («стасибазис»), на протяжении которой, обычно более или менее значительном, не происходит заметного прогресса филума. Третья фаза — фаза нисхождения («катабазис») — наступает в критические моменты истории филума и представляет собой фазу «молодения». Она рассматривается как приступ быстрого обратного развития и характеризуется регрессивными изменениями. Катабазис иногда завершается вымиранием филума, но может приводить к возникновению новых форм путем сальтации, знаменующей филогенетическое возрождение. В последнем случае имеет место четвертая фаза биогенетического цикла — фаза превращения, или переворота («метабазис»), после которой следует новый биогенетический цикл. Каждый полный цикл биогенеза состоит из полуцикла эволюции (фазы анабазиса и стасибазиса) и полуцикла революции (фазы катабазиса и метабазиса).

Таковы в общих чертах основы теории биогенеза Д. Н. Соболева, представляющей, по признанию самого автора, синтез идеи линнеевского постоянства видов, катастрофизма и ламаркизма. Идеи Д. Н. Соболева оказали влияние на представления ряда палеонтологов. Примером может служить работа А. Б. Ивановского [433], нередко обращающегося к высказываниям Д. Н. Соболева. Особенно привлекательной для многих исследователей оказалась идея цикличности филогенеза, получившая в советской палеонтологической литературе наиболее полное освещение именно в работах Д. Н. Соболева. В этом смысле Д. Н. Соболев может считаться одним из основоположников концепции циклического неокатастрофизма, получившей дальнейшее развитие в работах О. Шиндевольфа.

Особое место в развитии эволюционной идеи в палеонтологии принадлежит взглядам одного из крупнейших американских палеонтологов Г. Ф. Осборна (1857—1935). Автор фундаментальных монографий, посвященных древним млекопитающим, он уделял большое внимание разработке теоретических основ эволюционного учения.

В ранний период научной деятельности Г. Ф. Осборн стоял на позициях неоламаркизма. В 90-х годах он отходит от него и обращается к разработке проблемы естественного отбора. В этот «переходный период» Г. Ф. Осборн участвует в создании гипотезы «органического отбора», которую рассматривал как компромиссную между дарвинизмом и ламаркизмом. В этой гипотезе Г. Ф. Осборн в какой-то мере предвосхитил дарвинистскую по сути идею стабилизирующей формы естественного отбора, более полно освещенную позднее И. И. Шмальгаузеном.

Следующий период его научной деятельности (начало XX в.) характеризуется попытками установления новых законов и создания собственных теорий эволюции, сначала «тетракинетиче-

ской» (1918 г.), а позднее «аристогенеза» (конец 20-х—30-е годы). В основе последнего лежит представление о необходимости четкого разграничения в эволюционном процессе изменений качественного и количественного порядка. Для обозначения качественных изменений возникновения новых признаков вводится термин «аристогены», заменяющий ранее употреблявшееся Г. Ф. Осборном наименование — «ректиградации». Количественные изменения, иначе говоря изменения пропорции уже существующего признака, именуются «аллойометронами». Обе эти формы изменений не связаны между собой и противопоставлены друг другу.

Аристогенез, согласно Г. Ф. Осборну, представляет собой длительный процесс постепенного, непрерывного, прямого адаптивного возникновения новых наследственных признаков — аристогенов, имеющих тенденцию к улучшению (большей приспособленности). Аристогены при возникновении бесполезны для их обладателя и остаются таковыми на протяжении длительного ряда поколений, в которых постепенно усиливаются и наконец приобретают адаптивное значение. Таким образом, аристогенез является, по Г. Ф. Осборну, прямолинейным процессом, направленным по линии будущего приспособления. Это определяет автогенетический и телеологический характер гипотезы аристогенеза.

Труды Г. Ф. Осборна, основанные на тщательном изучении огромного фактического материала,— ценный вклад в палеозоологию позвоночных. Теоретические обобщения этого ученого оказали большое влияние на многих палеонтологов. Это особенно относится к его учению о биопризнаках, согласно которому организм есть собрание независимо развивающихся признаков — теория мозаичной эволюции. Эта концепция отражает данные генетики о дискретности наследственных факторов и их изменений. А. А. Борисяк [108], обсуждая методы и направления палеонтологических исследований, отмечает целесообразность использования метода рассмотрения отдельных признаков, оправдавшего себя в практике генетики. Прогрессивной явилась разработка Г. Ф. Осборном закона адаптивной радиации, хотя основы последнего содержатся уже в трудах Ч. Дарвина и В. О. Ковалевского.

Рассмотренный период кризиса теоретических основ эволюционной палеонтологии характеризовался обострением борьбы идей в области теории эволюции, столкновением между дарвинизмом и многочисленными вариантами антидарвинизма. При всем разнообразии антидарвинистских концепций их объединяет либо отрицание всякого значения естественного отбора для эволюции, либо признание крайне ограниченной его роли. Многие из этих концепций содержали в себе отдельные положения, заслуживающие внимания и дальнейшей, более углубленной разработки.

Новейший этап развития и современное состояние палеонтологии (30-е годы XX в.— настоящее время). За начало новейшего периода развития палеонтологии, включающего и современную

его фазу, с известной долей условности можно принять начало 30-х годов нашего века.

Главнейшими чертами рассматриваемого этапа можно считать следующие: 1) преодоление кризиса эволюционного учения и развитие палеонтологии на основе синтетической теории эволюции — современного дарвинизма; 2) дальнейшая дифференциация палеонтологии и превращение ее в систему взаимосвязанных дисциплин; 3) совершенствование методики и техники палеонтологических исследований; 4) укрепление биологических основ палеонтологии в сочетании с расширением и углублением ее связей с геологией.

Начало данного периода характеризуется разложением генетического антидарвинизма, а главная его часть (начало 40-х годов — настоящее время) — формированием и развитием синтетической теории эволюции. Одним из основных положений последней, отличающим ее от классического дарвинизма, является признание популяции элементарной единицей эволюции. Классический дарвинизм в качестве арены элементарных эволюционных преобразований рассматривал вид в целом.

Генетики и эволюционисты установили сложную структуру вида, включающую следующие иерархические уровни: популяции, подвиды, полувиды, виды-двойники, не имеющие морфологических различий, и морфологически различимые виды. Оказалось, что именно первая из этих категорий — популяция, на которые распадается население вида, имеет фундаментальное эволюционное значение, поскольку именно внутри популяции протекают все первичные изменения (включая естественный отбор), составляющие в целом процесс микроэволюции.

Виды состоят из популяций, новый вид при возникновении представляет собой лишь одну из популяций родительского вида. Вот почему именно популяция, а не вид в целом является элементарной единицей. Первостепенное значение популяции в эволюционном процессе привлекло в последнее время внимание палеонтологов к разработке методов выявления и анализа популяций древних организмов. В частности, получает признание среди палеонтологов изучение фенетики популяций — попытка распространения генетических принципов на виды и формы, генетическое изучение которых затруднено или невозможно, что обычно происходит при изучении ископаемого материала.

Предмет фенетики — изучение внутривидовой изменчивости, доведенное до уровня рассмотрения дискретных, альтернативных признаков особи (фенов). На важность изучения отдельных признаков в палеонтологии указывали еще Г. Ф. Осборн и А. А. Борисяк [108]. Однако лишь в самое последнее время необходимость учета фенов при анализе ископаемых популяций получает признание все более широких кругов палеонтологов.

Синтетическая теория связывает эволюционный процесс с наследственными изменениями, происходящими в популяции. Эти изменения возникают под воздействием следующих четырех эле-

ментарных эволюционных факторов: мутационного процесса, популяционных волн (колебаний численности), изоляции и естественного отбора.

Первый из этих факторов — мутационный процесс — служит источником элементарного эволюционного материала (мутаций). Второй фактор — популяционные волны — проявляется в форме периодических изменений численности особей в популяциях. Главным результатом воздействия этого фактора является возможность резкого изменения генетической структуры популяции и интенсивности естественного отбора. Таким образом, популяционные волны, так же как и мутационный процесс, служат источником эволюционного материала. Роль третьего фактора — изоляции — заключается в возникновении барьеров, нарушающих панмиксию (свободное скрещивание), что приводит к ускорению и закреплению дифференциации популяции, обусловленной воздействием первых двух факторов.

Важнейшим эволюционным фактором является естественный отбор, представленный двумя основными формами — движущим (ведущим) отбором и стабилизирующим отбором. Если первые три элементарных фактора эволюции не могут рассматриваться как направляющие эволюционный процесс и поэтому не являются «творческими», то естественный отбор, действие которого всегда векторизовано, представляет собой фактор, направляющий эволюцию.

Такое понимание ведущей творческой роли естественного отбора в эволюции сближает синтетическую теорию с классическим дарвинизмом. Это дает основание большинству исследователей рассматривать синтетическую теорию эволюции как современный дарвинизм.

Против отождествления синтетической теории эволюции с современным дарвинизмом возражал Л. Ш. Давиташвили [297], принимающий для ее обозначения термин «постнеодарвинизм», предложенный Дж. Ч. Симпсоном.

Широкое признание основных положений синтетической теории эволюции не означает отсутствия спорных проблем в области современного эволюционного учения. Это прежде всего проблема наследования приобретенных признаков, проблема направленности эволюционного процесса и, наконец, проблема целесообразности. Обращаясь к вопросу о наследовании приобретенных признаков, напомним о необходимости четкого разграничения двух категорий последних: фенотипических признаков, обусловленных вновь приобретенным генетическим материалом, и признаков, возникающих в результате модификации. Роль этих двух категорий в наследственности и эволюции принципиально различна. Положение о ненаследовании подавляющего большинства фенотипических модификаций сейчас твердо установлено и общепринято, несмотря на отдельные рецидивы ламаркистских представлений. Эволюционная роль фенотипических модификаций заключается в предохранении ими отдельных организмов от стрессовых

воздействий среды путем сдерживания элиминирующего действия отбора.

Отсрочка элиминации повышает шансы популяции на выработку путем мутационного процесса генотипической реакции на новые условия среды. Однако положение о ненаследуемости фенотипических модификаций нельзя автоматически распространять на признаки, которые детерминируются вновь приобретенным генетическим материалом. Современные данные свидетельствуют, что такие признаки могут стать наследственными и играть определенную роль в эволюции.

Речь идет о явлениях, обозначаемых как индукция и цитоплазматическая наследственность. Под индукцией понимаются наследственные изменения, происходящие в многоклеточных организмах под воздействием ДНК инородного происхождения. Эксперименты показали возможность индуцирования трансформированных признаков, которые оказываются наследственными. При этом предполагается, что наиболее благоприятной для реализации наследственной индукции у эукариотных организмов является цитоплазма, более подверженная внешним воздействиям, чем хромосомный аппарат.

Роль цитоплазматической наследственности и эволюционное значение индукции оценивают различно. Приверженцы ортодоксальной трактовки синтетической теории, основываясь на вторичной и подчиненной роли цитоплазматических генов, считают, что наследственная индукция не должна иметь существенное значение в эволюции. Другие исследователи, особенно палеонтологи, придают большую роль индукции наследственных изменений, вызываемых внешними факторами, при объяснении явлений направленной эволюции. Так, Л. Ш. Давиташвили [300, 303], обобщая результаты экспериментальных исследований ряда авторов, приходит к выводу о невозможности отрицать роль нехромосомной, в первую очередь цитоплазматической, наследственности. Он приводит многочисленные факты наследственных индуцированных изменений растительных организмов и приходит к выводу о том, что наследственные изменения, вызванные факторами среды, могут носить определенно направленный характер и возникают у многочисленных особей популяции. Согласно Л. Ш. Давиташвили, направленные наследственные изменения, вызванные средой, могут быть, но могут и не быть полезными в ламарковском понимании.

Переходя к палеонтологическим свидетельствам в пользу направленной изменчивости организмов, Л. Ш. Давиташвили указывает на существование биотопов, благоприятствующих интенсивной массовой и нередко направленной изменчивости. Такими биотопами, по его мнению, являются участки биосферы, в пределах которых существенные условия жизни по крайней мере некоторые, сильно отклоняются от обычных норм, господствующих на смежных пространствах. Многие представители населения подобных биотопов проявляют повышенную изменчивость. Такими

аберрантными биотопами Л. Ш. Давиташвили считает солоноватоводные полузамкнутые бассейны, а также обширные пресные озера. В качестве примера Л. Ш. Давиташвили приводит массовую, в значительной мере направленную изменчивость неогеновых моллюсков Паратетиса. Много случаев направленной эволюционной изменчивости ряда групп морских беспозвоночных приводит Е. В. Краснов [529], считающий направленность эволюции фундаментальным свойством живого.

Многие авторы в настоящее время признают, что эволюция характеризуется направленностью [648]. Механизм последней связан с появлением системы «запретов», не позволяющих на данном генетическом и морфологическом уровнях осваивать определенные участки среды. Это создает определенную канализованность эволюционного процесса, проявляющуюся в возникновении направленных рядов форм, иногда хорошо изученных на палеонтологическом материале. Источником направленности определяющим канализованность эволюционного процесса, могут быть как абиотические, так и биотические факторы.

Направленность или канализованность эволюционного процесса не следует отождествлять с признанием прямолинейности эволюции — ортогенезом. Хотя путь к процессу обозначается определенной для каждой развивающейся группы магистральной линией, мы нередко встречаемся с «зигзагами эволюции». Наглядные примеры последних приводит В. А. Красилов [527]. Он обращает внимание на то обстоятельство, что палеозойские птеридоспермы ближе по организации к цветковым, чем сменившие их мезозойские группы голосеменных. Аналогичный пример представляет и развитие тетрапод. Пермские и раннетриасовые звероподобные рептилии значительно ближе по строению к млекопитающим, чем непосредственно сменившие их во времени динозавры.

Л. И. Хозацкий [1125] образно называет боковые отклонения от главной прогрессивной линии развития какой-либо группы «ренегатами» эволюции. Среди птиц такими ренегатами оказались утратившие способность к полету водоплавающие гесперорнисы и пингвины, а также бегающие страусоподобные.

Из этих примеров видно, насколько далеко признание направленности эволюции от реабилитации ортогенеза.

С рассмотренной проблемой направленности эволюции тесно связана проблема целесообразности. Сама постановка вопроса о целесообразности применительно к эволюционному процессу некоторым исследователям казалась одиозной из-за опасения оказаться заподозренными в телеологических тенденциях. Л. И. Хозацкий [1125] указал на неосновательность подобных опасений, поскольку марксистская философия признает категорию цели и пользуется представлением о закономерности целенаправленности. С. В. Мейен [648] обращает внимание на указанную еще К. М. Бэром необходимость четкого разграничения сознательно поставленной цели и цели как конечного детерминированного состояния,

завершающего данный процесс. Соответственно К. М. Бэр предлагал различать понятия «целесообразности» и «целеустремленности», или «целенаправленности». Для обозначения первого из этих понятий получил широкое распространение термин «телеономия».

Существует тенденция ограничивать употребление термина «телеономический» лишь применительно к системам, действующим на основе определенной программы или закодированной информации. С этих позиций телеономическим является процесс онтогенеза, в отличие от незапрограммированного, по мнению многих исследователей, филогенеза. Однако имеются сторонники представления о том, что эволюционный процесс в целом является телеономическим.

Рассмотренные выше концепции индукции, направленности и телеономности эволюционного процесса некоторыми авторами рассматриваются как выходящие за рамки синтетической теории эволюции. Однако один из ее основоположников — Дж. Ч. Симпсон — в своем вступлении к книге В. Гранта [269] считает, что явление индукции не остается за пределами этой теории, а раздвинет их шире. По-видимому, это утверждение справедливо и по отношению к концепциям направленности и телеономичности эволюции.

Признавая синтетическую теорию эволюции за главную теоретическую базу современной палеонтологии как биологической науки, нельзя не учитывать существования и других направлений теоретической мысли в области эволюционного учения. При всем разнообразии концепций современного антидарвинизма, некоторые из которых оформились еще в предшествующие периоды развития палеонтологии, они могут быть объединены в следующие основные категории: неоламаркизм и неокатастрофизм. О возникновении и развитии неоламаркизма было сказано выше. Отметим, однако, что неоламаркизм вплоть до настоящего времени пользуется распространением среди западных палеонтологов.

В течение 40-х и 50-х годов в нашей стране получили значительное распространение идеи школы, возглавляемой Т. Д. Лысенко, именовавшим свое учение «творческим» или «мичуринским» дарвинизмом. Последний в действительности представлял собой эклектическое сочетание ламаркизма и мутационизма, что явилось основанием для обозначения этой системы взглядов как псевдодарвинизм [376]. Это учение, в течение почти двух десятилетий претендовавшее на монопольное признание, оказало известное влияние на воззрения некоторых советских палеонтологов.

Недавним примером рецидива ламаркистских представлений может служить работа А. М. Садыкова [902], в которой принята на вооружение идея Ж. Б. Ламарка об эволюции как результате нарастающей сложности организации, вызванной стремлением к правильной градации. Ламаркизм совмещается здесь с идеями цикличности филогенеза и филогеронтизма.

Одна из главных форм современного антидарвинизма — доктрина неокатастрофизма: различные концепции, объединяемые представлением о внезапном вмешательстве в процесс эволюции факторов, отличных от ныне действующих. Неокатастрофизм как альтернатива униформизма возник еще во второй половине прошлого столетия (гипотеза перечеканки Геера—Зюсса). Усиление неокатастрофистских идей в XX в. связано с разработкой таких проблем эволюционной палеонтологии, как неполнота геологической летописи, неравномерность темпов эволюции, причины вымирания крупных групп организмов.

При этом интерпретация палонтологических данных о существовании переломных или критических моментов в развитии органического мира подкреплялась данными генетики о макромутациях.

Как указывают К. М. Завадский и Э. И. Колчинский [378], в доктрине неокатастрофизма содержится рациональное зерно: признание возможности возникновения в процессе развития органического мира новых факторов эволюции и исчезновения старых. Геологические события и космические воздействия, несомненно, должны были влиять на процессы органической эволюции, меняя скорость и направления действия естественного отбора, ускоряя вымирание отдельных групп организмов. Основная ошибка неокатастрофистов заключается в игнорировании того, что движущие силы эволюции представляют собой сложные сочетания общих и частных факторов. Неокатастрофисты признают существование только частных факторов, внезапно сменяющих друг друга.

Следуя К. М. Завадскому и Э. И. Колчинскому, многочисленные варианты неокатастрофических гипотез можно объединить в три основных направления: циклический автогенетический неокатастрофизм, циклический эктогенетический неокатастрофизм и ациклический неокатастрофизм.

Циклический автогенетический неокатастрофизм связан с признанием периодического характера смены факторов и причин эволюции. Сторонники этого направления создавали гипотезы о существовании трех- или четырехфазных циклов в развитии органического мира или отдельных его филумов. При этом допускается, что каждой фазе «филоцикла» присущи специфические факторы и причины эволюции, изменяющиеся при переходе к следующей фазе. К этому течению принадлежит большинство сторонников доктрины неокатастрофизма. Одним из наиболее интересных представителей этого направления, как уже нам известно, был Д. Н. Соболев. В новейший же период истории палеонтологии крупнейшим представителем циклического автогенетического неокатастрофизма являлся западногерманский палеонтолог О. Шиндевольф, оказавший большое влияние на воззрения многих современных палеонтологов. При этом необходимо отметить, что если в первый период своей научной деятельности (до начала 50-х годов) этот ученый стоял на позициях цикличе-

ского автогенетического неокатастрофизма, то в дальнейшем он стал сторонником ациклического эктогенетического варианта.

Пытаясь найти причинное объяснение неравномерности эволюционного процесса, О. Шиндевольф пришел к выводу о существовании резких разрывов в палеонтологической летописи на границах крупных стратиграфических подразделений. Особенно резкие изменения в составе фауны наблюдаются на границах эр, к которым приурочено вымирание большого числа крупных таксонов и появление новых. Эти переломные моменты в истории органического мира, по О. Шиндевольфу, хронологически не совпадают с «геологическими революциями». Это дает основание О. Шиндевольфу считать, что ведущая роль в развитии и вымирании крупных организмов принадлежит внутренним автогенетическим факторам.

Для объяснения неравномерности темпов эволюции и крупных разрывов в палеонтологической летописи он выдвинул идею о развитии филетических ветвей по схеме трехфазового цикла, каждая фаза которого характеризуется собственными особенностями и темпами развития. Первая фаза такого филоцикла (или «типострофа», по О. Шиндевольфу) — «фаза типогенеза» знаменуется сальтационным появлением в результате спонтанных макромутаций новых таксонов высокого ранга («типов», по О. Шиндевольфу). Признаки последних, как правило, являются неадаптивными. В связи с кратковременностью типогенеза естественный отбор, как медленно действующий фактор, в эту фазу не влияет на эволюционный процесс.

Вторая фаза филоцикла (типогенеза) — «фаза типостаза» — значительно превышает по продолжительности предшествующую и характеризуется замедленным темпом эволюции. В эту фазу происходит преобразование и дифференциация типа путем параллельного ортогенетического развития. В этой фазе помимо внутренних сил действуют и внешние факторы — борьба за существование и естественный отбор. Однако их роль в эволюции ограничивается элиминацией неадаптивных форм. Таким образом, естественному отбору в эволюционном процессе О. Шиндевольф отводит не творческую роль, а роль негативного фактора. Следовательно, и в фазу типостаза эволюция осуществляется под ведущим воздействием ортогенеза и ортоселекции, которые, подавляя влияние естественного отбора, приводят филум к эволюционному тупику — сверхспециализации.

Третья, заключительная фаза филоцикла — типолиз, в течение которой происходят отклонения от нормального хода онтогенеза, проявляющиеся в дисгармонии развития отдельных органов, дегенерации, гигантизме и ослаблении воспроизводительных способностей. Все это фатально приводит к распаду и вымиранию филума, завершающему циклу его развития (типостроф). О. Шиндевольф признавал, что постулируемые им причины типогенеза и типостаза в настоящее время не действуют и что, следовательно, в прошлые геологические эпохи наряду с современными

происходили и другие процессы, недоступные для наблюдения и эксперимента.

Такова в самых общих чертах концепция О. Шиндевольфа первого периода его деятельности. Трехфазная гипотеза типострофизма является, согласно оценке Л. Ш. Давиташвили [297], диригистской и финалистской. Мы остановились на ее рассмотрении в связи с тем, что гипотеза типостаза — одна из наиболее полно разработанных концепций циклического автогенетического неокатастрофизма. Идеи О. Шиндевольфа оказали большое влияние на теоретические воззрения многих современных палеонтологов, в том числе и советских. В то же время нельзя не отметить близости гипотезы О. Шиндевольфа к концепции биогенетических циклов Д. Н. Соболева. Впрочем, в качестве предшественников О. Шиндевольфа в области автогенетической трактовки эволюции можно назвать многих палеонтологов — сторонников концепции филогеронтизма, берущей свое начало от идей Дж. Брокки.

Второе направление неокатастрофизма — циклический эктогенетический неокатастрофизм — объединяет гипотезы, признающие, что коренные преобразования в эволюции органического мира вызываются периодическими внезапными изменениями геологических, физико-географических и космических условий. Соответственно ряд гипотез этого направления связывает крупные перестройки в составе органического мира Земли с циклами тектогенеза или фазами геологического цикла. Примером подобных концепций может служить гипотеза видного советского геолога Б. Л. Личкова [581, 582], предполагающего обусловленность фундаментальных преобразований флоры и фауны изменениями структуры Земли и климата, приуроченными к определенным фазам геологического цикла. По его представлениям, революции в органическом мире планетарного масштаба («волны жизни») происходили в орогенические эпохи. Последние, по Б. Л. Личкову, обусловлены изменениями в режиме вращения Земли под влиянием закономерностей галактического порядка. На протяжении фанерозоя он выделяет шесть геологических циклов и соответствующих им «волн жизни»[1]. Каждая такая волна «укладывается в промежуток между соседними тектоническими диастрофами» [582, с. 91].

В каждом цикле Б. Л. Личков выделяет три фазы: ледниковую, умеренную и ксеротермическую. Ледниковая фаза характеризуется максимальной контрастностью рельефа и является временем расцвета органического мира в целом как на суше, так и в морях. В умеренную фазу происходило выравнивание рельефа и снижалась интенсивность денудации, что приводило к «ослаблению волны творчества» и к стабилизации состава флоры

[1] «Волны жизни» в трактовке Б. Л. Личкова принципиально отличаются от того, что обозначается этим термином в популяционной генетике (флюктуации численности популяций).

и фауны. Наконец, ксеротермической фазе отвечает резкое сокращение пищевых ресурсов и соответственно вымирание в животном мире и сокращение растительности. Несмотря на то что Б. Л. Личков для объяснения крупных перестроек в органическом мире, соответствующих волнам жизни, привлекает и крупные изменения в ходе естественного отбора в зависимости от количества пищевых ресурсов, его гипотеза является эктогенно неокатастрофистской. Эволюционный процесс рисуется Б. Л. Личковым как ряд огромных циклов, главные фазы которых определяются прямым влиянием абиотических факторов внешней среды.

Известный советский палеоботаник А. Н. Криштофович в своем курсе палеоботаники [537] устанавливает связь наиболее резких изменений растительного покрова и организации растений с периодами орогенеза. По его мнению, изменение организации и состава растительного мира обычно следует за фазами таких геологических процессов, как орогенез, оледенение, ксеротермизация, которые не только вызывают изменения растительных форм, но и освобождают площади для мигрантов, приспособленных к новым условиям среды. Эти положения дают основание К. М. Завадскому и Э. И. Колчинскому [378] рассматривать взгляды А. Н. Криштофовича как тяготеющие к концепции эктогенетического неокатастрофизма.

В самое последнее время с позиций циклического эктогенетического неокатастрофизма закономерности хода эволюционного процесса трактует другой советский палеоботаник В. А. Красилов [520, 521, 527]. Следуя Н. Ньюеллу, он считает, что появление высших таксонов приурочено к определенным моментам геологической истории и имеет характер вспышек дифференциации этих таксонов, обозначаемых как анастрофы. Фазы анастроф наблюдаются, по В. А. Красилову, во всех группах, и их можно считать основной закономерностью эволюционного процесса. Анастрофы рассматриваются им как периоды типогенеза или увеличения частоты макромутаций, обусловленных, по О. Шиндевольфу, действием космических факторов.

В. А. Красилов [527] считает, что крупные изменения основных типов сообществ характеризуются отчетливой периодичностью. Периоды гомеостаза (устойчивого состояния сообщества) длительностью около 100 млн. лет сменялись относительно краткими «революционными периодами», характеризовавшимися массовым вымиранием и взрывной эволюцией — анастрофами. В результате последних происходило заполнение экологического вакуума, возникшего вследствие вымирания ряда групп. Обсуждая возможные факторы, вызывающие перестройки сообществ и смену доминирующих типов, которые В. А. Красилов именует «сингенетическими революциями», он считает главнейшими из них периоды тектонической активности и климатические изменения, подчеркивая, что эти экзогенные факторы не просто влияли на эволюцию, но были их основной движущей силой. Признавая прямое элиминирующее воздействие катастроф, В. А. Красилов

считает, однако, что оно не являлось основной причиной сингенетических перестроек. Влияние катастроф на сингенез было скорее косвенным. Нарушая стабильность экосистем, они вызывали изменения условий естественного отбора. «Классическую версию» эволюции путем естественного отбора без учета геологических факторов В. А. Красилов отвергает как «редукционистскую».

Своеобразный вариант концепции циклического эктогенетического неокатастрофизма представляет собой гипотеза палеонтолога Е. А. Ивановой [420, 421]. Отвергая представление о том, что крупные эволюционные сдвиги происходили после фаз интенсивного проявления диастрофизма, этот автор полагает, что они предшествовали последним. Причину этого Е. А. Иванова видит в усилении мутагенного воздействия на организмы радиоактивных элементов, которые в периоды диастрофизма мигрируют к поверхности Земли. Влияние повышенной радиоактивности на эволюцию организмов должно было проявляться в силу их высокой чувствительности раньше, чем на ход неорганических процессов, в частности тектогенеза. Этим, по Е. А. Ивановой, объясняется опережение этапами эволюционных перестроек проявления фаз диастрофизма.

Близкая к гипотезе Е. А. Ивановой идея была выдвинута группой авторов [452], также связывающих процессы коренных преобразований в органическом мире с усилением ионизирующей радиации в периоды интенсивного проявления орогенеза. По их представлениям, повышенное содержание радиоактивных элементов в продуктах вулканических извержений заражало атмосферу и гидросферу Земли, вызывало вымирание крупных групп организмов и быстрое возникновение новых таксонов. Более поздний вариант радиоактивной гипотезы представляет идея С. Г. Неручева [740], связывающего эпохи «великих вымираний» с фазами интенсивного накопления урана в земной коре.

Третье направление — ациклический экзогенетический неокатастрофизм — имеет в своей основе допущение внезапных нарушений хода эволюционного процесса под влиянием уникальных или непериодически действующих мощных абиотических факторов. В качестве таковых обычно принимаются события космического порядка: внезапное повышение уровня жесткой радиации, падение метеоритов и т. п. Наиболее характерным примером этой категории неокатастрофизма может служить гипотеза О. Шиндевольфа, выдвинутая им в 50-х годах и характеризующаяся отходом от чисто автогенетической трактовки эволюционного процесса. Согласно этим новым представлениям О. Шиндевольфа, коренные преобразования органического мира вызывались ускорением темпов мутаций под воздействием взрывов космической или солнечной радиации. Только такие факторы он считал способными воздействовать на органический мир в глобальных масштабах, вызывая одновременно повсеместное вымирание и возникновение новых, более прогрессивных таксофонов в результате удачных макромутаций. Быстрый расцвет новых молодых фи-

лумов О. Шиндевольф объяснял экологическими факторами — освоением ими обширных пространств, освободившихся после вымирания древних групп.

Советские ученые В. И. Красовский и И. С. Шкловский [531] выступили с гипотезой, согласно которой главным фактором макроэволюции являлось резкое повышение уровня жесткой радиации, связанное с вспышками сверхновых звезд. Близкие варианты космических гипотез развивались и позднее различными зарубежными учеными, в частности Х. Линигером [1885] и Э. Буро [1365].

В качестве еще одного своеобразного примера различных вариантов концепции ациклического эктогенетического неокатастрофизма можно упомянуть «метеоритную гипотезу» американского палеонтолога М. Лаубенфельса [1866], пытающегося объяснить внезапное, по его мнению, вымирание динозавров резким повышением температуры земной атмосферы, вызванным падением огромного метеорита.

К. М. Завадский и Э. П. Колчинский [378] отмечают живучесть идей неокатастрофизма, новые варианты которых продолжают возникать и в наши дни. Эти авторы считают, что, несмотря на несостоятельность доктрины неокатастрофизма в целом, многие данные и частные выводы ее сторонников должны войти в состав синтетической теории эволюции.

Наряду с неоламаркизмом и неокатастрофизмом в палеонтологии наших дней имеют место проявления и других, менее распространенных направлений антидарвинизма. Таковым является сальтационизм, отрицающий роль естественного отбора как главного фактора эволюции. Примером может служить книга А. Б. Ивановского [433], в которой сальтационизм сочетается с концепциями филогеронтизма и цикличности филогенеза в духе Д. Н. Соболева и О. Шиндевольфа. А. Б. Ивановский признает широкое распространение явлений, обозначавшихся А. П. Павловым как профетические стадии, а О. Шиндевольфом — как протерогенез.

Сказанного, вероятно, достаточно, чтобы убедиться в том, что в области теоретических основ палеонтологии продолжается соревнование синтетической теории эволюции (современного дарвинизма) с другими направлениями в области эволюционного учения.

Дальнейшее развитие палеонтологии должно привести к повышению ее мировоззренческого и общебиологического значения. Следует, в частности, ожидать более деятельного участия палеонтологов в разработке и защите материалистических идей в биологии. Нельзя забывать при этом и об особенностях объектов палеонтологических исследований. Все понятия, которыми оперируют биологи в палеонтологии, должны пересматриваться в свете собственных задач [108].

ПРИНЦИПЫ И НАПРАВЛЕНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

1.1. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Морфологические исследования составляют основу практически всех разделов и направлений развития палеонтологии (систематики, филогенетики, палеоэкологии, палеобиогеографии и др.). Более того, прогресс ни одной другой биологической дисциплины не зависит столь сильно от уровня культуры и методологии морфологических исследований. В то же время ни один из разделов морфологии рецентных форм не имеет столь тесных связей с эволюционной теорией, какие имеет морфологическая часть палеонтологии: большинство закономерностей макроэволюции и видообразования установлены в результате изучения морфологических особенностей ископаемых организмов.

Все это объясняется во многом уникальностью палеонтологического материала. Во-первых, ископаемые организмы доступны для изучения преимущественно (либо исключительно) со стороны их морфологических признаков. Во-вторых, на палеонтологических рядах форм (рядах, связанных морфологической и геохронологической последовательностью) особенно отчетливо удается проследить действительные филогенетические преобразования и направленность эволюции той или иной группы организмов и выяснить генезис доступных для изучения морфологических структур. В-третьих, палеонтологический материал, отражая в морфологических характеристиках организмов временной аспект их истории, помогает вскрыть общие закономерности и результаты эволюционного процесса и подойти к его механизмам.

Морфология решает статические и динамические задачи [187]. В первом случае она описывает и объясняет структурное многообразие организмов в определенном временном срезе, во втором — отражает формообразовательные процессы, т. е. онто- и филогенетическое преобразование структуры. Обычно в центре внимания морфолога стоят: 1) структура организмов на разных уровнях их организации; 2) становление организмов в индивидуальном развитии (морфогенез); 3) взаимосвязь преобразования структуры в онто- и филогенезе; 4) функциональная интерпретация структур.

Подобное понимание предмета морфологии несколько шире традиционного, так как клеточный и субклеточный уровни организации обычно включают в предмет цитологии и молекулярной биологии. Таким образом, задача морфологии как науки — отражение картины структурной эволюции на всех уровнях и этапах развития органического мира. Эта задача, очевидно, должна решаться как вширь, учитывая все таксономическое многообразие форм, так и вглубь, охватывая разные уровни организации и все этапы их развития. Исходя из этого, морфология должна занимать ключевое положение в системе биологических знаний, обеспечивая фактологическую и теоретическую базу связанных с нею дисциплин.

Эволюционная морфология современных форм в широком понимании [187, 794, 998] ставит своей главной целью изучение морфологических закономерностей эволюции и объяснения причин и механизмов формообразовательных процессов в эволюции онтогенеза и в филогенезе, опираясь на представление о целостности организма в индивидуальном и историческом развитии [2435]. Эволюционируют не признаки, а организмы в целом [1184]. Палеонтологическая морфология также имеет дело не только со статичной структурой ископаемых организмов, но и с ее становлением в онто- и филогенезе.

В то же время специфика ископаемого материала — отражение в нем длительных исторических периодов развития таксонов и фрагментарность сведений о целостности организма и его развитии — обусловливает особую научно-исследовательскую стратегию. Суть этой стратегии определяется необходимостью описать, связать воедино и объяснить исторически сложившееся разнообразие современных и вымерших групп организмов, располагая сохранившимися их остатками, чаще всего в виде твердых тканей. Естественно поэтому, что палеонтолог, в отличие от неонтолога, вынужден уделять гораздо большее внимание отдельным структурам и анализу их признаков. Успех здесь во многом зависит от того, как будет трактоваться эволюция этих структур и признаков, подразумевая, естественно, что они принадлежат целостным организмам. Таким образом, стратегия палеонтологических исследований неразрывно связана с их методологией, которая определяется как общими установками, так и конкретными материалами.

Общие установки, проблемы и направления морфологических исследований в палеонтологии и неонтологии в целом совпадают. На характер палеонтологических работ влияют в первую очередь принадлежность материала к разным группам организмов (прокариотам, растениям, беспозвоночным и позвоночным животным), его сохранность и цели, которые ставит перед собой исследователь. В разных областях палеонтологической морфологии сложились традиционные пути исследований, отличающиеся методами, подходами и принципами. В палеонтологии и неонтологии позвоночных, например, издавна (со времени Ж. Кювье и особенно после работ В. О. Ковалевского) широко применяют функцио-

нально-морфологический анализ. Онто- и филогенетические исследования, использующие для прослеживания структурных преобразований метод тройного параллелизма, выполняют как на позвоночных, так и на многих беспозвоночных (аммоноидеях, кораллах, насекомых и др.), однако они редки в морфологии вымерших растений. По данным применения метода тройного параллелизма (либо двойного — в зависимости от материала) строят эволюционные ряды животных организмов. В морфологии некоторых беспозвоночных (например, радиолярий, кораллов, иглокожих) и водорослей (диатомовых, эбридиевых, кокколитофорид и др.) в центре внимания находится симметрия форм. Широко распространено эколого-морфологическое изучение разных групп современных и ископаемых животных (в частности, в энтомологии).

В палеоботанической морфологии, как и в палеоморфологии животных, исследования чаще всего направлены на установление единичных исходных форм, из которых выводится многообразие всех остальных. При этом функциональный смысл разновидностей формы оставляется обычно в стороне. Соответственно палеоботаническая морфология взяла на вооружение идеи теломной теории, выводя разнообразие органов высших растений из системы псилофитовых теломов. Хотя преобразование форм и объясняют как результат адаптивной радиации, но чаще всего дело не идет дальше общих фраз.

Детальные морфологические исследования структур широко применяют в палеонтологии для целей формальной классификации дисперсных ископаемых остатков недостаточно ясной таксономической принадлежности (миоспор и других палиноморф, конодонтов, многих нанофоссилий и т. д.).

Различия в исследованиях рецентных и ископаемых групп организмов в значительной мере определяются характером сохранности палеонтологического материала (исключительно костные ткани у позвоночных животных, только раковины и следы ползания у моллюсков, преимущественно изолированные органы и отпечатки у растений и т. д.) и общей неполнотой геологической летописи. Безусловно, дефекты материала ограничивают (иногда весьма существенно) возможности морфологических работ. Они в известной мере определяют также их стратегию, принципы подхода к материалу, а иногда служат оправданием теоретической позиции. Так, еще в доэволюционной морфологии сложилось представление о стабильности главных структурных типов животных. Оно поддерживается и сейчас, например стокгольмской школой морфологов [1795], признающей существование 12 основных стволов позвоночных с момента их адаптивной радиации в досилурийское время. Соответственно при реконструкции таких типов используют единичных представителей групп (модельные формы) без учета хронологической последовательности таксонов, а особенности рецентных форм переносят в деталях на предполагаемых предков.

Подобные нарушения геохронологического принципа привели

к ошибочным филогенетическим и эволюционно-морфологическим выводам в отношении ряда групп древних бесчелюстных и рыб [752, 764, 2433].

В то же время у палеонтологического материала есть и преимущество перед неонтологическим, поскольку он дает возможность реконструировать хронологию морфологических преобразований в эволюции групп и документировать эти преобразования на фактическом материале. Обращение к палеонтологии позволяет восстановить историческое становление структур и проконтролировать правильность выводов, гипотез и семофилогенетических (касающихся истории органов) схем, созданных на рецентном материале. В эффективности этого контроля мы легко убеждаемся. Достаточно напомнить те существенные изменения, которые внесены палеонтологами в филогенетические и таксономические построения, касающиеся многих групп животных и растений. Именно благодаря палеонтологии доказано единство рыб и рыбообразных, челюстноротые выведены из гетеростраков, тетраподы из остеолепидных кистеперых, осетры причислены к лучеперым, черепахи выделены в особую группу парарептилий, птицы объединены с динозаврами, мозоленогие обособлены в системе копытных, реконструированы ранние этапы эволюции членистоногих, гинкговые растения выделены из пинопсид и отнесены к одному классу Ginkgoopsida вместе с каллистофитовыми и пельтаспермовыми и т. д.

Каждая из подобных перестроек основана на эволюционно-морфологическом материале и, наоборот, влечет за собой важные следствия для эволюционной морфологии. Специфика палеонтологического материала приводит исследователей к необходимости следования принципу актуализма, с одной стороны, и принципу историзма, с другой.

При оценке общего смысла и результатов морфологических исследований в палеонтологии следует также четко разграничивать морфологию как самостоятельную область знаний (исследующую определенный — морфологический аспект органического разнообразия и морфологические закономерности эволюции) и морфологические методы, которые широко используются другими дисциплинами для решения собственных задач.

Почти исключительно на морфологических данных строится филогения и систематика ископаемых организмов. Данные морфологии служат косвенными свидетельствами физиологических процессов, основой палеоэкологических реконструкций, инструментом биостратиграфической корреляции отложений и т. д. Открываются большие возможности внедрения палеоморфологических исследований и в разные разделы неонтологии — в сравнительную анатомию, эмбриологию, экологию, физиологию, этологию, биогеографию и др.

В то же время укрепление связей морфологических исследований рецентных и ископаемых форм благотворно влияет на дальнейшее развитие палеонтологической морфологии. Складывается

обратная связь тех и других исследований, продуктивность которой очевидна. Особенно наглядно это видно в области эволюционной морфологии низших позвоночных. В разработке проблемы происхождения тетрапод соединение эмбриологических, сравнительно-анатомических и эколого-физиологических исследований с палеонтологическими подчас приводит к самым неожиданным результатам, заставляющим в корне пересмотреть сложившиеся представления, например в отношении формирования звукопроводящей системы в эволюции позвоночных [964].

Конкретные проблемы эволюционной палеоморфологии в целом совпадают с проблемами морфологии рецентных организмов: установление взаимоотношений формы, функции и адаптивной роли органов; выяснение связей частей и целого; соотношение онто- и филогенеза; изучение целостности организма в индивидуальном и историческом развитии и эволюции его коррелятивных систем; решение проблем гомологизации, выяснение модусов морфологической эволюции и т. д. Однако в силу специфики задач, стоящих перед палеонтологией, пути разработки этих проблем и их относительное значение имеют свои особенности. Прежде чем обсуждать современные проблемы морфологических исследований в палеонтологии целесообразно кратко рассмотреть некоторые общие тенденции развития морфологии в целом.

Тенденции развития морфологии. Хотя морфология рано сформировалась в самостоятельную область знаний, однако со времен античности и до XIX в. морфологические исследования не были четко отделены от физиологических (функциональных); одновременно познавалось как строение главных органов, так и их функционирование. Так, открытие системы кровообращения означало и изучение морфологии кровеносной системы и вместе с тем установление непрерывности кроветока путем проведения аналогии между сердцем и насосом.

Лишь в конце XVIII — начале XIX в. углубление и расширение исследований, а также трудности в непосредственной функциональной интерпретации всех аспектов морфологического разнообразия организмов привели к существенному обособлению морфологических исследований от функциональных (физиологических). Тогда же стали все яснее формулироваться и собственно морфологические проблемы, в том числе — единства морфологического типа разных групп организмов, связи части и целого, метамерии и целостности развития. Появились работы, в которых строились ряды форм, связывающие планы строения разных таксонов. Внимание исследователей особенно привлекало единство в строении внешне весьма различных организмов.

На этой ступени своей истории морфология обрела тесные связи с систематикой. Именно поэтому некоторые фундаментальные теоретические концепции биологии оказываются в равной степени и морфологическими, и таксономическими. Например, учение о планах строения утверждало существование инвариантности в строении организмов и в то же время подчеркивало разнообра-

зие планов строения и их принадлежность определенным таксономическим группам.

Еще в прошлом веке наметились самостоятельные исследовательские программы в морфологии, физиологии и таксономии, что сопровождалось теоретическим осмыслением этих дисциплин. Оформились основные морфологические идеи, иногда совершенно противоположные. Одновременно возникли и теоретические коллизии, касающиеся проблем соотношения форм и функции, аналогии и гомологии, дискретности типов организации или наличия переходов между ними и другие, отчасти удержавшиеся до наших дней.

Хотя эволюционная идея проникла в морфологию задолго до Ч. Дарвина, однако только после торжества дарвинизма она стала играть роль главного теоретического стержня. Эволюционная теория упрочила и придала новый смысл взаимосвязям морфологии с таксономией и физиологией, обеспечив также связи с экологией (что произошло много позже). Тем не менее в самой морфологии проявились и определенные тенденции к теоретическому сепаратизму, свойственные так называемой «идеалистической морфологии». В рамках этого направления, расцветшего в 20-е годы нашего века, почти не уделялось внимания трактовке биологической роли морфологического разнообразия организмов, смысл исследований усматривался исключительно в установлении структурной упорядоченности форм, выведении чисто морфологических инвариант.

«Идеалистическая морфология» противостояла эволюционной морфологии, которую на первых этапах интересовали преимущественно филогенетические проблемы: не столько инвариантность форм и конструктивные закономерности их преобразования, сколько их становление в филогенезе. Противником «идеалистической морфологии» стал морфофункциональный анализ, который постепенно переходил от чисто физиологических аспектов изучения (изучение функциональной взаимосвязи органов) к экологическим (выяснение зависимостей между строением органов и их функционированием во внешней среде, оценка биологической роли структур).

История становления и развития этих теоретических альтернатив подробно изложена в ряде работ [87, 192, 468, 469, 691, 1477, 1936, 2202]. По мере развертывания дискуссий становится все более очевидным, что разные теоретические установки в морфологии не столько противоречат, сколько дополняют друг друга. Синтетическая точка зрения на цели и методы морфологических исследований в свете современных задач биологии дана В. Н. Беклемишевым: «Мы объясняем строение органа, когда указываем условия, которые вызывают его появление в онтогенезе особей данного вида и которые поддерживают его существование в непрерывном потоке обмена веществ (физиология формы). Мы объясняем строение органа, когда указываем, каким образом он приспособлен к своим отправлениям, каково его значение в жизни

целого организма; аналогичным образом мы объясняем строение организма, указывая, каким образом он приспособлен к условиям своего существования (экологическая морфология). Мы объясняем строение организма или органа, а также их приспособленность к окружающей среде, когда устанавливаем путь и движущие силы их становления в истории вида. Но кроме физиологического, экологического и исторического объяснения необходимо и возможно также и сравнительно-анатомическое объяснение. Так, понять голову насекомого — это значит понять, как она построена из отдельных сегментов, ее составляющих, что позволит нам точно сравнить ее с головами других членистоногих. Итак, сравнительно-анатомическое или, шире, конструктивно-морфологическое объяснение строения какого-либо органа или организма сводится к более точному и строгому сравнению этих объектов со всеми остальными организмами и их органами, к нахождению естественного места этого объекта в общей системе многообразия организмов.

Из сказанного ясно, что каждый организм, орган, ткань могут и должны быть изучены по меньшей мере с четырех различных точек зрения: конструктивно-морфологической, физиологической, экологической и исторической. Каждая из этих точек зрения вполне законна, необходима и незаменима» [61, с. 7—8]. В этой обширной цитате изложена общая теоретическая установка.

Для определения места каждого организма и его компонентов в общем многообразии органического мира необходима «свертка» морфологического многообразия в систему определенных закономерностей. При рассмотрении этих закономерностей увеличение разнообразия форм за счет дивергенции часто противопоставлялось его сохранению или сокращению за счет параллелизмов, конвергенций и морфофункциональных перестроек. Такое противопоставление издавна служит источником теоретических противоречий между эволюционистами. В селекционизме основой эволюционного процесса считается морфологическая (и иная) дивергенция, тогда как конвергенция и параллелизм рассматриваются как явления второстепенные. Наоборот, эволюционные учения номогенетического толка концентрируют внимание на конвергенции и параллелизме, видя в них проявление основных закономерностей эволюции.

Однако здесь вполне возможна синтетическая точка зрения. Существование конвергенций и параллелизмов и их широкое участие в эволюции — твердо установленное эмпирическое обобщение. В то же время без дивергенции они не могут проявляться. Сами понятия конвергенции и параллелизма хотя бы неявно подразумевают ссылку на дивергенцию, поскольку под этими явлениями понимается возникновение или сохранение тех или иных сходных черт на фоне возрастающего разнообразия. Кроме того, из общесистемных соображений следует, что чистая дивергенция (без вторичного возникновения сходств) в принципе не может быть беспредельной. В дивергенции должен проявляться опреде-

ленный параллелизм хотя бы потому, что число наиболее общих способов преобразования любых систем конечно [647, 1082, 1950]. К этому добавим, что у организмов способы морфологических преобразований ограничены канализованностью морфогенетических процессов и системой морфофункциональных запретов [189, 326, 533, 1685, 1950, 2445].

Необходимость «свертки» морфологического разнообразия диктует следующие компоненты морфологических исследований ископаемых и современных организмов.

1. Изучение конструкций организмов, в том числе их онто- и филогенетического становления, с целью выявления черт, повторяющихся от таксона к таксону, что позволит свести наблюдающееся морфологическое разнообразие организмов к немногим исходным формам и проследить их соотношение в эволюции.

2. Эколого-физиологические интерпретации выявленных морфологических свойств. Этот морфофункциональный анализ также может быть совмещен с онто- и филогенетическими исследованиями.

3. Выведение некоторых наиболее общих способов (модусов) морфологического преобразования и прослеживание роли этих модусов в разных группах организмов на разных этапах их истории в разных экосистемных условиях.

Полнота реализации такой программы зависит от характера материала и его изученности, в частности, от группы организмов (растения, разные беспозвоночные и позвоночные животные), сохранности объектов (современные или ископаемые формы), исследуемого уровня структурной организации (тканевого, уровня органа или систем органов).

При выдвижении основных позиций мы опирались на исторически сложившиеся исследовательские программы, на давние традиции морфологических работ и на привычный круг морфологических понятий. Вполне возможны и иные пути исследования морфологического многообразия, но при этом важно не противопоставлять конструктивно-морфологические и морфофункциональные исследования, исходя из различения понятий процесса и структуры.

Любая биологическая структура может быть представлена в статике лишь в определенных временных рамках (в принятой метрике времени). Фактически все органические структуры—лишь стадии определенных материально-энергетических и информационных процессов. В некоторых исследованиях само противопоставление понятий «процесс» и «структура» почти неосмысленно (например, на молекулярном уровне). С другой стороны, в палеонтологии мы лишены возможности непосредственно изучать какие-либо физиологические процессы. Органические формы предстают перед нами набором застывших стадий, процессы останавливает не исследователь, а сама природа. С этим приходится считаться, и это создает дополнительные проблемы при формулировке задач и принципов палеоморфологического исследования. Итак, мы

снова возвращаемся к специфике палеонтологического материала, на которой остановимся более подробно, прежде чем рассматривать конкретные морфологические исследования в палеонтологии.

Основные особенности палеонтологического материала. Общее свойство палеонтологического материала — его неполнота. Аспекты этой неполноты многообразны. Нам недоступны для изучения многие мягкие части организмов, не сохранившиеся в ископаемом состоянии. Лишь у немногих древних форм удается проследить становление органов в онтогенезе одной особи. В филогенетических рядах имеется немало существенных пробелов. Из геологической летописи выпадают многие таксоны. Невозможно непосредственное наблюдение функционирования организмов. Однако соответствующие недочеты ископаемого материала не следует преувеличивать. История палеонтологии убеждает нас в том, что ее данные позволяют надежно реконструировать сколь угодно сложные и никогда не сохраняющиеся структуры организмов, оценить их биологическую роль, разнообразные физиологические и онтогенетические процессы, проследить и дать общую картину смены форм и их экологических связей.

Примерами широких возможностей палеонтологии могут служить реконструкции нервной, кровеносной, мускульной систем и электрических органов у бесчелюстных [752, 2329], панцирных [766] и кистеперых рыб [186, 1340, 1797], мускулатуры у индрикотерия [107], мягких губ у териодонтов [1033], эволюции летательного аппарата у насекомых [868], репродуктивность цикла многих ископаемых растений [2370] и т. д. (см. гл. 1.4).

В то же время современные организмы также подчас недоступны для детального изучения. На стол исследователя они нередко поступают законсервированными, фиксация материала необратимо разрушает многие структуры и лишает морфолога возможности непосредственно наблюдать функционирование органов и их становление. Об онтогенетических процессах в этих случаях судят путем сопоставления особей разных стадий развития, а о функциональном смысле (биологической роли) органов — по аналогии и при сопоставлении особенностей организма со свойствами среды обитания. В подобных случаях работа с рецентным и ископаемым материалом в целом сходна. Разница лишь в более полной сохранности искусственно фиксированного рецентного материала по сравнению с естественно фиксированным ископаемым. И поскольку палеонтолог больше ограничен в выборе тех признаков, которые он может подвергнуть анализу, его исследование отличается и большей трудоемкостью.

Неполнота ископаемых остатков накладывает отпечаток на все этапы морфологического исследования и нередко заставляет палеонтолога вводить не только специальные технические приемы работы, но и особые «палеоморфологические» понятия.

Полнота рецентного материала вынуждает палеонтолога постоянно обращаться в качестве основного исследовательского приема к принципу актуализма, учитывая, разумеется, свойствен-

ные ему ограничения. На принципе актуализма в конечном счете основаны все морфологические и таксономические решения. Без обращения к актуализму мы не смогли бы даже считать изучаемые объекты ископаемыми организмами. Как бы ни были специфичны ископаемые остатки, мы относим их к растениям или животным, а затем к тем или иным их группам или частям организмов только благодаря тому, что все эти таксономические и морфологические понятия установлены для современных организмов.

Главное преимущество палеонтологического материала по сравнению с рецентным — его приуроченность к разным временным интервалам и соответственно возможность изучения исторического становления и развития организмов. Принцип историзма издавна является ведущим в палеонтологии и дополнительным к актуализму. Если актуализм открывает возможности разобраться в прошлом с помощью настоящего, то историзм, наоборот, представляет настоящее в исторической перспективе, указывает на те исторические предпосылки, которые обусловили нынешнее состояние изучаемых объектов. Тезису актуализма «настоящее — ключ к познанию прошлого» можно противопоставить тезис историзма «прошлое — ключ к познанию настоящего».

Реконструкция истории часто возможна путем сравнения нынеживущих форм, построения их эволюционных рядов. Современной морфологии такую возможность дают филогенетика, систематика и биогеография ныне живущих организмов, их физиология и экология. На этой основе покоится эволюционная морфология многих организмов, отсутствующих или крайне редких в геологической летописи (инфузорий, турбеллярий, голотурий, лишайников и др.).

Для исследования истории групп и их происхождения морфологи широко используют собственно морфологические, в том числе эмбриологические данные. Само понятие эволюционной морфологии — науки, исследующей морфологические закономерности эволюционного процесса и историческое становление форм, было введено в отечественную науку А. Н. Северцовым на основе сравнительно-морфологических исследований рецентных низших позвоночных. Соединение сравнительно-морфологических (включая палеонтологические) данных с физиологическими и экологическими позволяет получить ценные сведения о направлениях, путях и особенностях эволюции многих групп организмов и структур. Интересные результаты в изучении исторического становления форм дает в последние годы функциональная морфология позвоночных [446, 500, 1346, 1348, 1529, 1530, 1618, 1685], использующая комплекс функционально-морфологических методов для изучения функций и адаптаций.

Однако опыт работы с группами, хорошо представленными в геологической летописи, убеждает в том, что по одним лишь современным формам нельзя составить объективное представление об историческом изменении органов и организмов. Среди выдающихся морфологов-эволюционистов это особенно хорошо понимал И. И. Шмальгаузен [1190], который, разрабатывая проблему про-

исхождения наземных позвоночных на современных амфибиях, постоянно обращался к сведениям об их ископаемых предшественниках.

Случаи, когда ознакомление с палеонтологическим материалом только подтверждало существующие эволюционно-морфологические представления, основанные на рецентном материале, сравнительно редки. Гораздо чаще палеонтологический материал значительно расширяет наши представления об эволюции групп и показывает, что преобразование морфологических типов шло путем, который было невозможно реконструировать без знания ископаемых форм.

Нередко морфологи намеренно игнорируют палеонтологический материал, считая его неполным и непредставительным. Такую позицию занимал, например, известный морфолог растений К. Гебель, который в своих исследованиях практически обходился без обращения к палеоботаническим данным или, во всяком случае, не анализировал их сколько-нибудь тщательно. Отдавал предпочтение рецентному материалу при исследованиях морфогенетических закономерностей эволюции позвоночных и А. Н. Северцов, что привело к ошибочным результатам в реконструкции филогении ряда групп [1032, 1033].

Невнимание к палеонтологической летописи сказывается на обсуждении крупных морфологических проблем, являясь одной из причин тенденциозности и в выборе проводимых исследований, и в оценке получаемых выводов. Так, одним из наиболее дискутируемых вопросов в ботанике издавна является гомология частей цветка и само его происхождение. Поскольку специальные исследования репродуктивных органов древнейших покрытосеменных не проводилось, это породило миф, будто нужные палеоботанические данные вообще не могут быть получены и даже излишни. Для сравнения с современными цветками привлекались лишь некоторые ископаемые голосеменные, выбор которых тоже был случайным или определялся уже имеющейся морфологической концепцией.

Говоря об обращении морфологов к палеонтологическим данным, мы имеем в виду не просто учет вымерших таксонов, но также и их геохронологические соотношения. Случалось, что как морфологи, так и палеонтологи учитывали в своих построениях ископаемые формы, но пренебрегали сведениями об их относительном возрасте (стратиграфическом положении). Такие примеры в отношении древних рыбообразных приводит Д. В. Обручев [765], критикуя работы стокгольмской школы палеонтологов. В частности, этой школой было принято, что удлинение панциря цефаласпид, приведшее к утрате грудных плавников, есть специализация, а примитивное состояние — короткий панцирь с развитыми грудными плавниками. Соответственно формы типа *Trematasрis* и *Thyestes* оказываются производными от форм типа *Kiaeraspis* и *Cephalaspis,* хотя первые два рода венлокско-лудловские, а вторые — раннедевонские. Последующие исследования показали, что

возникновение плавников из боковых складок происходило независимо у бесчелюстных и челюстноротых. Морфологические преобразования форм были совмещены со стратиграфической последовательностью таксонов.

В последние годы идея о вторичности безплавниковых трематаспид снова возродилась, хотя и на другой основе — на филогенетической систематике [1789], которая также игнорирует геохронологическую последовательность форм. В настоящее время на Западе среди морфологов и систематиков особую популярность приобрел «трансформированный кладизм» [1423], соединивший филогенетический метод В. Хеннига [1727] с философскими принципами К. Поппера [835]. Такое соединение привело некоторых специалистов к выводу о вторичной роли палеонтологии в решении вопросов филогенетики и эволюционной морфологии [2071]. Палеонтологической морфологии неокладисты отводят небольшую роль корректирования созданных неонтологами филогенетических построений и теорий. Основные таксономические группы, выделенные на рецентном материале, переносятся на ископаемые формы, которые игнорируются, пока не выяснена их филогенетическая судьба. Так, огромная группа палеонисков, стоящая в основании ствола костистых рыб, расценивается «как корзина для мусора неспециализированных форм» [2211], хотя ископаемые представители этой группы достаточно хорошо охарактеризованы.

Обобщая опыт палеоморфологических исследований, можно утверждать, что, несмотря на недостатки палеонтологического материала, он служит наиболее надежной основой выяснения генезиса структур, реконструкции филогенеза групп, поиска их предковых форм и установления общих макроэволюционных закономерностей. С начала века именно палеонтология стала продуцировать основные морфологические концепции, касающиеся позвоночных, головоногих, иглокожих, фораминифер, большинства классов высших растений и многих других групп организмов. Одновременно усилилась и зависимость палеонтологии от морфологии рецентных организмов, поскольку при реконструкции ископаемых форм приходится обращаться к все более широкому кругу морфологических признаков и прежде всего тех, реконструкция которых без знания современных форм просто невозможна.

Кроме того, рецентный материал дает возможность проследить диапазон вариаций тех или иных структур и выявить степень их эволюционной пластичности, что может служить критерием для оценки их филогенетической значимости. Так, установленная на рецентных амфибиях вариабельность в строении звукопроводящего аппарата Anura и Urodela, обеспечиваемая наличием двойного канала звукопроведения оперкулярной и тимпональной систем, разной степенью их редукции и компенсаторностью, заставляет пересмотреть возможности широкого использования данной структуры для филогенетических целей в палеогерпетологии [964].

В настоящее время наиболее продуктивны те морфологические исследования, в которых глубоко интегрируются сведения об иско-

паемых и рецентных формах, когда само исследование современного материала в значительной мере определяется запросами палеонтологии и, наоборот, у ископаемых форм ведется поиск тех признаков, значимость которых ясно показана изучением их ныне живущих потомков.

В целом можно сказать, что вопрос о том, нуждается ли морфология в обращении к палеонтологическому материалу, решен позитивно. Обсуждать следует в основном методологическую сторону: как и когда привлекать палеонтологический материал к решению тех или иных морфологических вопросов на конкретных группах. Одним из таких путей могут служить конструктивно-морфологические исследования ископаемого материала.

Конструктивно-морфологические исследования. Перед конструктивно-морфологическими исследованиями — их не следует смешивать с «конструктивизмом» [1685] — стоят две основные задачи. Во-первых, это сравнительное изучение многообразия строения организмов и соотношений их частей путем выделения в целом организме отдельных гомологизированных компонентов (меронов) и установления их свойств, что и составляет предмет тектологии [650]. Соответственно тому, о каких уровнях организации идет речь — органах, тканях, клетках, — можно различать в составе тектологии отдельно органологический, гистологический и цитологический разделы. Более низкие уровни организации обычно уже не включают в морфологию и относят к области изучения молекулярной биологии. Вторая задача связана с выяснением того, как изолированные части организмов (мероны) соединяются, взаимодействуют (коррелируют) и как из них складывается целостный организм (архетип). Эту часть конструктивно-морфологических исследований называют архитектоникой. Тектология и архитектоника расцениваются отнюдь не как самостоятельные морфологические дисциплины, а скорее как аспекты единого морфологического — мерономического [650, 651] — исследования, и разграничение их целесообразно лишь при формулировках морфологических понятий.

Палеозоологические морфологические исследования носят преимущественно органологический и архитектонический характер, тогда как гистологические исследования играют здесь все еще второстепенную роль. В палеоботанической морфологии несравненно большее значение придается (наряду с органологией) исследованию тканей и отчасти клеток (например, утолщению стенок древесины). Морфология ископаемых растений, как и современных, практически сливается с гистологией (анатомией). Некоторые разделы цитологии растений также часто входят в морфологию (например, исследование строения оболочек у спор и пыльцы). Давнее, еще со времен И. В. Гёте, противопоставление морфологии и анатомии растений сейчас сохраняется главным образом в учебных курсах и библиографических рубриках, а также в отдельных исследовательских направлениях (например, при изучении жизненных форм). Архитектонический аспект морфологии (постоянно

сопутствующий тектологическому при изучении большинства животных) нередко сводится к минимуму в палеоботанике (например, при изучении дисперсных семян или пыльцы). В этом случае, когда мы не можем реконструировать общий облик организма, архитектонический анализ касается не организма в целом, а лишь частей определенного органа.

В рамках мерономического подхода организм расчленяют на разные типы меронов (разные типы органов, их систем, тканей, клеток), которые классифицируют по определенным критериям. Выделение меронов, т. е. гомологизированных частей, включает операцию гомологизации. Процедурам гомологизации посвящена огромная литература [87, 468, 469, 1279, 1346, 1790, 1944, 2141, 2289, 2431, 2492 и др.]. А. Ремане четко сформулировал известные порознь и до него три основных критерия гомологичности: критерий положения, критерий специального качества и критерий непрерывности (серии переходных форм). Три дополнительных критерия мы здесь не рассматриваем.

Критерий положения означает, что даже разные по собственным признакам части могут быть гомологичными, если они занимают одинаковое положение по отношению к другим частям. Данный критерий применим лишь тогда, когда соседние с изучаемой части уже надежно гомологизированы. Например, когда говорится, что лобные кости (frontale) тетрапод определяются положением между теменными (parietale) и носовыми (nosale), то это значит, что сами теменные и носовые кости надежно идентифицированы (по отношению к нейрокранию, теменному отверстию и ноздрям). Если такого надежно гомологизированного соседства нет, то появляется множество вариантов для гомологизации.

Так, обычно нуцеллюс голосеменных сопоставляется с мегаспорангием споровых по критерию положения (соседство с мегаспорой). Затем была выдвинута гипотеза, что мегаспоровая мембрана голосеменных гомологична тапетуму, т. е. внутренним слоям стенки спорангия. Тогда нуцеллюс можно было сопоставить с органом, вмещающим спорангий, например с интегументом наиболее примитивных голосеменных [517]. Более детальные исследования исторической последовательности семян голосеменных показали [660, 1955], что нуцеллюс гомологичен мегаспорангию целиком только в классе Ginkgoopsida, а в классах Pinopsida и Cycadopsida первичный нуцеллюс полностью слился с первичным интегументом (рис. 1). Установить эту гомологию без обращения к ископаемым голосемянным лишь по критерию положения оболочек у современных семян принципиально невозможно.

В палеонтологии ценность критерия положения нередко дискредитируется тем, что приходится сравнивать дисперсные части, прижизненное положение которых неизвестно. Именно поэтому нельзя было ответить на вопрос о том, что такое конодонты. Лишь когда был найден отпечаток животного-конодонтоносителя с прижизненным положением конодонтов в его головной части, на этот

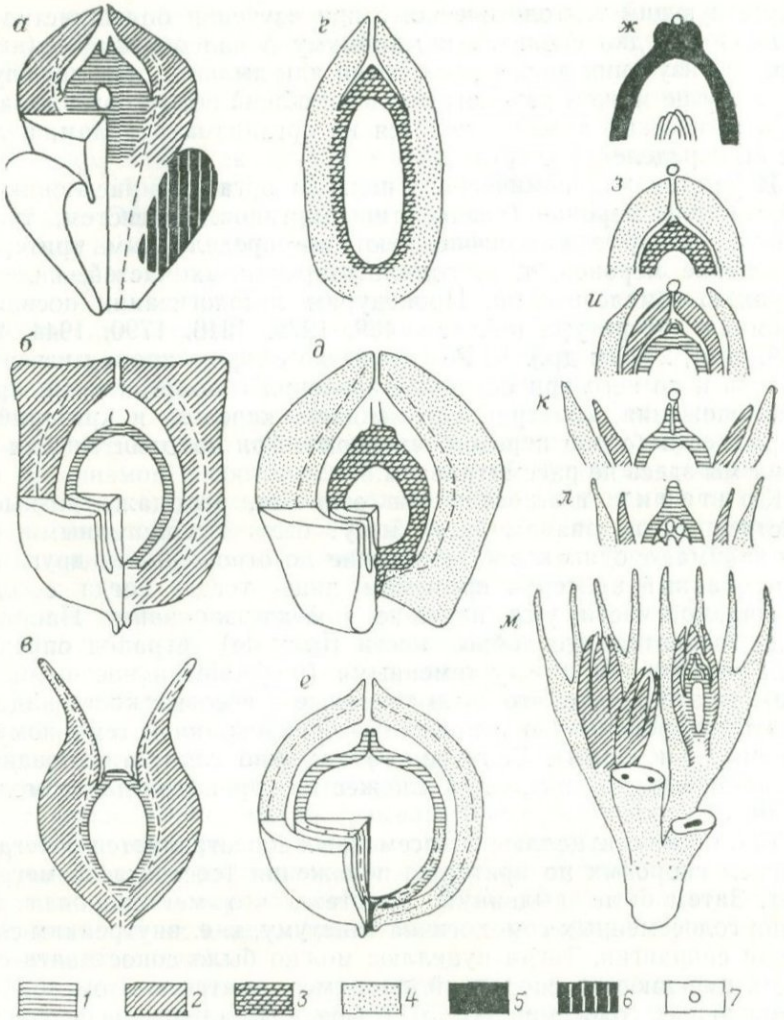


Рис. 1. Гомологизация и смена функции покровов у семян. *По С. В. Мейену.*

а—в — класс Ginkgoopsida: *а — Ginkgo, б — Callospermarion, в — Lyrasperma*; *г—е* — класс Pinopsida: *г — Pinus, д — Mitrospermum, е — Nucellangium*; *ж* — захват пыльцы рыльцем; *з* — захват пыльцы купулой, первичный интегумент слился с нуцеллюсом; *и* — захват пыльцы интегументом, доли купулы несомкнутые; *к* — захват пыльцы сальпинксом, доли интегумента несомкнутые; *л* — споровый предок голосеменных; *м* — наиболее примитивные Cycadopsida (семеносная купула типа Hydrasperma);

1 — нуцеллюс; *2* — интегумент; *3* — слившиеся интегумент и нуцеллюс; *4* — купула и производный от нее внешний (вторичный) интегумент; *5* — плодолистик; *6* — воротничок (ложная купула); *7* — зерно пыльцы или предпыльцы

вопрос был получен частичный ответ, частичный из-за неполной сохранности найденного экземпляра [1379].

Многие органы, принадлежащие разным морфологическим категориям и занимающие разное положение в целом организме (точнее, архетипе), могут быть весьма сходными по внешним признакам. Например, внешне одинаковая чешуя и плавники могут занимать совершенно разное положение на теле рыб. Чешуевидные листья одинакового облика могут быть почечными чешуями и элементами обвертки фруктификации. Не зная их прижизненного положения, нельзя указать тот мерон, к которому они принадлежат. Поэтому палеонтологи вынуждены вводить самостоятельные морфологические понятия и термины (например, конодонты, аптихи, палиноморфы, миоспоры, зубные спирали, фулькры). Подчеркнем еще раз, что дело не в том, что соответствующим органам нет гомологов у современных организмов. Таковые, может быть, и имеются, но мы не можем их указать из-за разрозненности частей у ископаемых форм.

В некоторых случаях дело с выяснением морфологической принадлежности разрозненных частей обстоит сложно даже при наличии, казалось бы, совершенно достоверных гомологов у современных организмов. Например, часть ископаемых ринхолитов имеет такое же строение, как и обызвествленный кончик верхней челюсти у современного наутилуса. В их принадлежности к наутилоидеям никаких сомнений нет. Большая часть групп ринхолитов отличается достаточно, а иногда и весьма значительно от «типичных форм». Относительно них всегда были разные суждения; их приписывали также вымершим наутилоидеям, аммоноидеям, внутреннераковинным головоногим и даже неизвестным группам головоногих (очевидно, безраковинным, а потому и не сохраняющимся). Смущало отсутствие находок ринхолитов вместе с аммонитами и отсутствие ринхолитов в палеозое, хотя аммониты там были в изобилии. Известны были и остатки внутреннераковинных головоногих с крючочками рук, но без ринхолитов. Только находки в последние годы аммонитов с ринхолитами убедительно показали, что все же часть ринхолитов принадлежала этой большой группе головоногих.

Показательны затруднения относительно гомологизации рук, щупалец и воронки головоногих моллюсков с ногой других классов моллюсков. Далеко не все ясно с вопросом о назначении так называемых аптихов аммоноидей. Первоначально была принята точка зрения, что аптихи являются крышечкой, образующейся у аммоноидей подобно тому, как у современного наутилуса возникает черный слой над устьем раковины на вентральной стороне предыдущего оборота. В настоящее время аптихи рассматривают в качестве элементов челюстного аппарата. Такое решение проблемы ставит ряд новых вопросов и прежде всего вопрос о возможности сопоставления аптихов с крышечкой далеких предков головоногих и путях ее перемещения с ноги в глотку или о аптихах как новообразовании у головоногих.

Когда говорят о критерии положения, может подразумеваться не только место данной части в организме (мерона в архетипе), но и место определенной фазы в жизненном цикле. Недавно появились данные, что остатки, описанные под названием *Sciadophyton* и *Zosterophyllum,* не разные роды, а гаметофит и спорофит одного и того же растения. То же касается и рода *Strunius*, который оказался ювенильной формой рода *Onychodus* среди кистеперых рыб. Можно говорить о гомологии дентиновой чешуи с шагренью, малыми челюстными и клыкоподобными зубами у низших позвоночных.

Серьезные ограничения на применимость критерия положения накладывает не только несовершенство ископаемого материала, но и сама неустойчивость положения мерона в архетипе. Речь идет о явлениях, обозначаемых в литературе как субституция [87], меторизис, гомеозис, гетеротопия и др. Вероятно, роль этих явлений в эволюции формы весьма значительна, хотя проявляется нечасто. В некоторых случаях именно смена положения органа обусловливает возникновение существенно нового мерона и соответственно нового таксона высокого ранга. Есть основания полагать, что у растений гомеозис, переходящий в гетеротопию, — один из основных путей возникновения принципиально новых типов органов. Например, семеносные органы многих голосеменных произошли, очевидно, путем сальтационной пересадки семян на вегетативные листья. Такие органы, возникшие путем рекомбинации онтогенетических программ, занимают в системе морфологических понятий то же место, что и гибриды в системе таксономических понятий [2197]. В результате листоподобный орган с сидящими на нем семенами или полиспермами уже нельзя квалифицировать как лист без коренных изменений в самом понятии листа.

В палеозоологии известны многочисленные случаи, когда органы могут менять свое положение в зависимости от состояния развития и тогда возникают сомнения по поводу их гомологии. Так, ушной отросток палатоквадратум у тетрапод считался негомологичным ушному (а точнее, паратемпоральному) отростку кистеперых рыб в связи с их разным местом прикрепления к черепу. Однако известные на сегодня варианты в состоянии ушного отростка кистеперых рыб и в его прикреплениях [186] вынуждают более широко подходить к определению такого отростка — как любого выступа нёбно-квадратной кости, ограничивающего сзади тригеминальную вырезку (рис. 2). Вместе с тем в состав мозговой коробки рыб входят разные компоненты их висцерального аппарата, что создает мозаику гомологичных и негомологичных участков черепа, обеспечивая в то же время разнообразие морфологических и таксономических их форм на уровне крупных систематических единиц (эласмобранхии, круглоротые, кистеперые, дипной и т. д.).

Критерий специального качества — это, в сущности, использование всех тех собственных признаков частей, по которым части объединяются в мероны. Усовершенствование иссле-

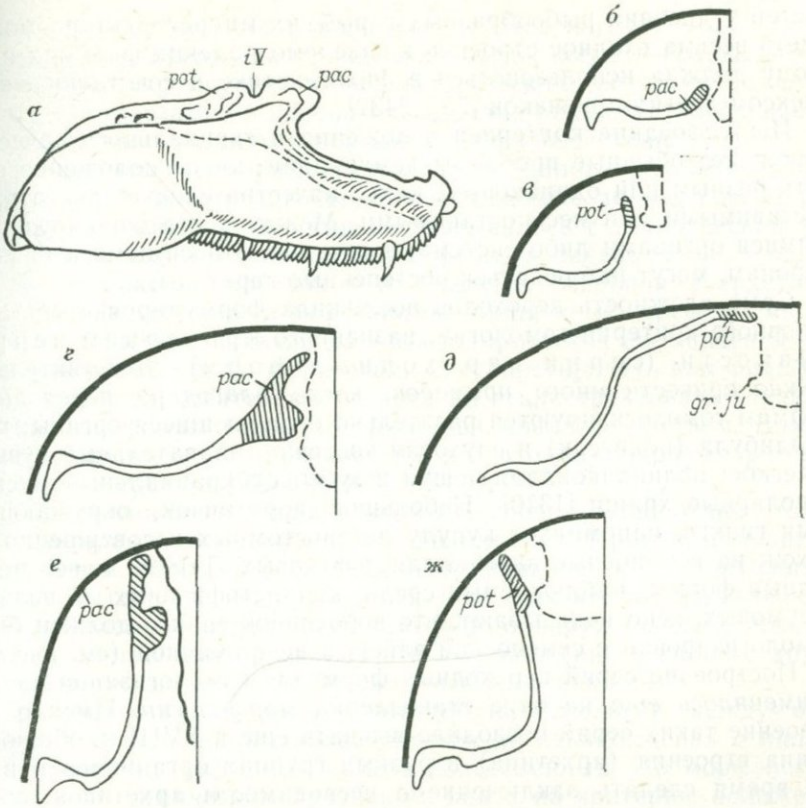


Рис. 2. Нёбно-квадратный комплекс и схемы его прикрепления к черепу (поперечное сечение) с помощью ушного и паратемпорального отростков у разных кистеперых. *По Э. И. Воробьевой.*

а — общий вид комплекса (*Eusthenopteron foordi*); *б, в* — *Thursius estonicus*; *г—д* — *Gyroptychius pauli*; *е, ж* — *Eusthenopteron foordi*;
gr. ju — борозда боковой вены головы; *pac* — паратемпоральный отросток; *pot* — ушной отросток; *iV* — тригеминальная вырезка

довательской техники резко расширило круг используемых признаков, включив в него тонкую структуру (микроструктуру и ультраструктуру), биохимические особенности, детальное прослеживание онтогенеза частей. Сказанное касается и палеонтологического материала. Изучение микроструктуры становится важным компонентом морфологических исследований в палеонтологии. В палеоботанике соответствующие исследования широко проводились еще в прошлом веке и сейчас обязательны для любой квалифицированной морфологической работы. Без изучения микроструктуры невозможно правильно интерпретировать очень многие части растений. Требуется знание их васкуляризации, эпидермальных и других микроструктурных признаков. В палеозоологии изучение микроструктур для целей гомологизации органов предпринимают реже. Как показывают исследования зубов и покровных

костей у древних рыбообразных и рыб, их микроструктура может иметь весьма сходное строение в заведомо далеких филумах и поэтому должна использоваться в филогенетике в сочетании с комплексом других признаков [752, 2432].

Использование критериев положения и специального качества порождает обычные проблемы демаркации: какое положение считать разным или одинаковым, какие качества следует считать сопоставимыми или несопоставимыми. Между достаточно отличающимися органами либо системами органов, относимыми к разным меронам, могут наблюдаться постепенные переходы.

Сама сложность переходов послужила формулировке третьего основного критерия гомологии, названного критерием непрерывности (серии переходных форм). Действительно, можно привести много примеров, когда благодаря переходным формам гомологизируются разительно отличающиеся органы: гиомандибула (подвесок) и слуховая косточка; плавательный пузырь и легкое; полиплакоидная чешуя и зубы: субкраниальный мускул и полярные хрящи [1340]. Небольшой воротничок, окружающий семя гинкго, напоминает купулу лагеностомных и совершенно не похож на семеносные вайи каллистофитовых. Тем не менее переходные формы, наблюдаемые среди каллистофитовых и пельтаспермовых, ясно показывают, что воротничок гинкго должен быть гомологизирован с семеносной вайей, а не с купулой (см. рис. 1).

Построение серий переходных форм для гомологизации частей применялось еще на заре становления морфологии. Именно построение таких серий позволило выявить еще в XVIII в. общность плана строения (архетипа) в разных группах организмов и в то же время сделать заключение о несводимости архетипов, свойственных разным таксонам высшего ранга. Гиатусы между главными архетипами были в дальнейшем заполнены путем обращения, с одной стороны, к эмбриологии (здесь главную роль сыграла теория зародышевых листков при всех недостатках ее первоначального изложения) а с другой стороны, — к палеонтологии. Установление вымерших таксонов, заполнявших (хотя бы частично) гиатусы между современными таксонами, быстро привело к тому, что палеонтологический метод стал одним из основных методов морфологического исследования. Однако одно дело мысленно реконструировать переходные формы и другое — находить такие формы среди когда-то существовавших организмов. Именно после таких поисков и сформировался окончательно метод тройного параллелизма в морфологии и филогенетике, сохраняющий ведущее значение при поиске переходных форм и в наши дни. Главное изменение, которое претерпел этот метод с середины прошлого века, это замена его эмбриологической компоненты. Ведущее место рекапитуляции (биогенетического закона Геккеля) заняли феномен зародышевого сходства (закон Бэра) и модусы филэмбриогенеза.

Метод тройного параллелизма, конкретизируя критерий переходных форм, указывает, что одного лишь наличия переходов между дефинитивными стадиями разных таксонов может быть не

всегда достаточно для гомологизации. Надежную гомологизацию мы получаем преимущественно лишь тогда, когда переходы демонстрируются, кроме того, в эмбриологических (если они не затемнены ценогенезами) и палеонтологических рядах. Установление гомологий стало методом и компонентом филогенетики.

Связь между теорией гомологии и филогенетикой породила новые теоретические проблемы, обсуждаемые до сих пор. Первоначально понятие гомологии не увязывалось с исторической преемственностью гомологизируемых форм, а означало лишь одинаковое положение органов в их системе (меронов в архетипе). Введение историзма в морфологию привело к переводу многих морфологических понятий на язык исторических соотношений. Последовательные ряды форм стали интерпретировать как филогенетические последовательности, архетип стали трактовать как образ предковой формы, сходство прямо связывали с родством. Возникшие теоретические противоречия достаточно подробно рассмотрены в литературе [87, 468, 469, 1161, 1894].

Современная ситуация в этом отношении мало отличается от той, которая сложилась еще в прошлом веке. Правда, намечаются сближения разных точек зрения. Обращение к палеонтологическому материалу ясно показало, что практически неразличимые органы разных современных таксонов, обнаруживающие совпадение в собственных признаках и в их положении в системе других органов, тем не менее могут быть негомологичными.

Наиболее яркий пример отсутствия гомологии между органами, всегда гомологизировавшимися до ознакомления с палеонтологическими рядами, — семена голосеменных. По морфологическим и анатомическим признакам, как и по критерию положения, оболочки семян современного гинкго прекрасно сопоставимы с оболочками семян современных хвойных. Особенно близкое сходство отмечается между семенами гинкго и тиссовых, которые размещены во внешне сходных органах (воротничке в первом случае и ариллюсе во втором). Однако знакомство с ископаемыми голосеменными убеждает в том, что это сходство поверхностное (см. рис. 1). Интегумент у гинкго первичный, а у хвойных вторичный; первичный интегумент хвойных слился с нуцеллюсом, а вторичный образовался за счет купулы, которой никогда не было у предков гинкго и нет у него самого [1955]. Таким образом, сходство оболочек у семян гинкго и хвойных скорее всего относится к феномену псевдоциклического сходства; сюда же относится, например, сходство цветков и соцветий [1279, 1627, 2141, 2397].

С помощью ископаемых материалов удалось установить разное происхождение мясистых удлиненных лопастей в парных плавниках двинной, кистеперых рыб и полиптеруса, хотя в целом архетипы их сопоставимы, представляя внешне сходные модификации грудного и брюшного плавников [194]. Ставится под сомнение гомологичность хоан у тетрапод и разных групп рыб (двинной, кистеперых, лучеперых). Понять их подлинную природу помогают переходы у ископаемых форм. Так, находки древнейших двинной

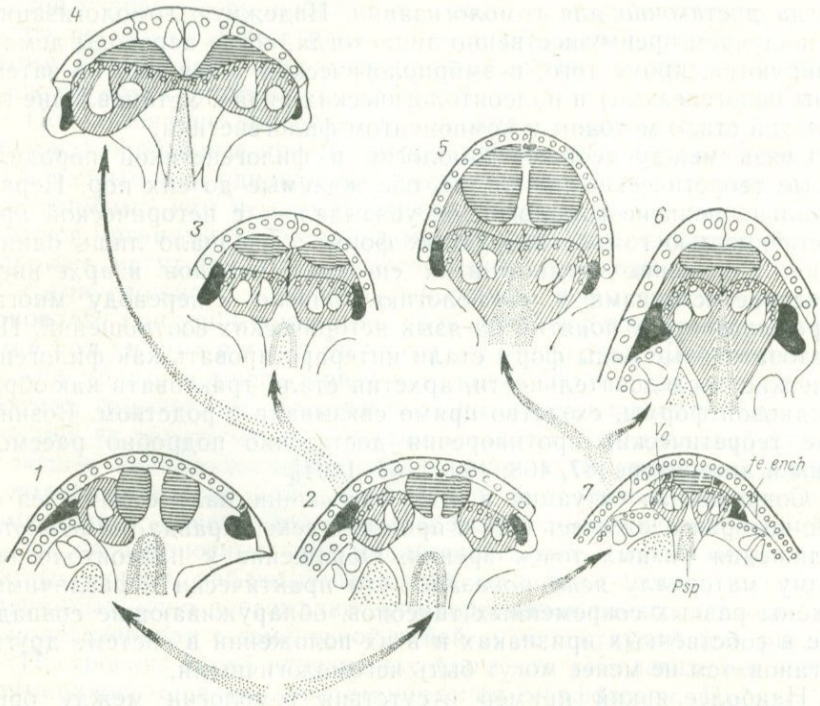


Рис. 3. Схема эволюционных преобразований и модификаций в строении нёбной поверхности черепа среди кистеперых рыб. *По Э. И. Воробьевой.*

1 — Holoptychiida; *2—7* — Osteolepidida; *2* — *Thursius estonicus* (примитивное состояние), *3* — *Megistolepis klementzi*, *4* — *Megalichthys nitidus*, *5*— *Panderichthys stolbovi*, *6* — *Eusthenopteron foordi*, *7* — *Gyroptychius pauli*; 1, 2— исходные типы *fe. ench* — хоана, V_0 — сошник, *Psp* — парасфеноид

в КНР свидетельствуют в пользу происхождения хоан двоякодышащих рыб из сместившейся в ротовую полость задней наружной ноздри, как и у некоторых современных лучеперых рыб, в частности некоторых нототениевых. В то же время у древних кистеперых (поролепид) наружная задняя ноздря соединена с хоанной вырезкой [1792].

У остеолепид задняя наружная ноздря отсутствовала, но хоанная вырезка в нейрокрании имелась (рис. 3). Топографически эта вырезка соответствует хоане древнейших тетрапод — ихтиостегид [2436]. Уточнение гомологии всех этих структур весьма важно и неизбежно ведет к пересмотру существующих филогенетических связей названных групп.

Приведенные примеры не просто подтверждают необходимость обращения к вымершим предковым формам, когда речь идет о гомологизации органов существующих ныне их потомков. Вопрос надо ставить глубже. Ведь и сами эти вымершие формы мы подбираем с учетом филогенетических представлений. Мы не можем набирать переходные формы, не позаботившись о том, чтобы наши

сравнения проходили в определенных таксономических рамках. Это означает, что надежность гомологизации зависит от филогенетических концепций.

Противники существования тесной зависимости гомологизации от установления филогенетической преемственности таксонов обычно подчеркивают, что сами филогенетические представления в конечном счете опираются на то, как мы гомологизируем органы. Операция гомологизации считается первичной, а исторические реконструкции — производными. Отчасти так оно и есть. Сначала проводят гомологию между семенами гинкго и тисса (гиоидным аппаратом рыб и органом слуха наземных позвоночных и т. д.), а лишь затем говорят о сходствах и отличиях соответствующих организмов, осуществляют распределение их по таксонам и высказывают суждение о филогенетической связи последних. Но таким способом мы получаем провизорные таксоны и архетипы. При более детальных исследованиях подобные прямые гомологии могут оказаться ошибочными.

Между операциями гомологизации, таксономического отождествления и установления филогенетической преемственности имеется тесная обратная связь. Складывается некий общий контекст, в котором уже бессмысленно считать одни положения логически первичными (фундаментальными), а другие — логически вторичными (производными). Тогда уже нельзя говорить, что мы сначала гомологизируем органы, а затем судим об их происхождении, как нельзя сказать и того, что только обращение к филогении позволяет проводить гомологизацию органов. Обсуждение того, что раньше и что важнее в этих операциях, лишено смысла.

Обнаружение вымерших переходных форм между современными таксонами позволяет ставить задачу анализа исторического становления формы в ракурсе исследования характера и динамики преобразования морфологических структур в эволюционных рядах. Это одна из центральных задач эволюционной морфологии, распространяющаяся на все организмы и на все их компоненты. Едва ли нужно пояснять, что для работы в этом направлении палеонтологические данные совершенно незаменимы.

Установление рядов морфологических переходов в процессе эволюции — важнейший инструмент и репер в изучении разнообразия организмов, поскольку, исследуя переходы, мы ставим их в соответствие с филогенетическими связями форм. Отдельные морфологические понятия, соответствующие органам различного типа, оказываются при этом объединенными в логическую систему. Следующий шаг в том же направлении — установление инвариантности преобразований, происходящих в разных таксонах; далее — сворачивание наблюдаемого многообразия до лаконичных схем или формул, где отдельные модальности формы выступают как значения переменной.

Такого рода исследования предпринимали неоднократно, но обычно выполняли скорее в рамках не собственно морфологии, а в рамках систематики и эволюционного учения (имеются в виду

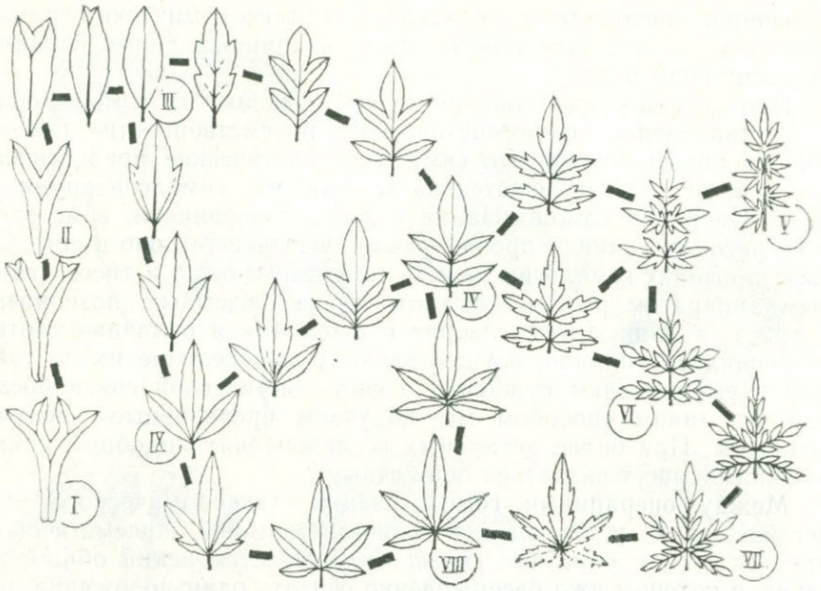


Рис. 4. Схема расчленения листьев и листоподобных органов высших растений. *По С. В. Мейену.*

Главные модусы преобразования: дихотомирование (III—I), пиннация (III—IV—VI; IX—VI; VIII—VI; VIII—VI) и пальмация (III—IX—VIII; IV—VIII; IV—V; IV—VI—VII); к типам листьев V и VII приводят сочетания пальмации и пиннации

исследования явления, называемого гомологическими рядами наследственной изменчивости, аналогической изменчивостью и т. п.). В результате исследователей чаще всего интересовала не столько упорядоченность изменчивости данного органа в морфологическом ряду, сколько сам феномен повторения разновидностей одного органа в разных таксонах, например, вариабельность в относительных размерах и протяженности сошника и парасфеноида в разных отрядах, семействах и родах кистеперых рыб (см. рис. 3). Для морфологии же более важна именно упомянутая упорядоченность форм одного ряда, тот факт, что и набор разных форм, и правила преобразования, которые связывают формы одного ряда, удерживаются в разных таксонах. Такие морфологические ряды, для которых удается установить правило преобразования форм, подчинить и выяснить изменчивость и определенную закономерность их изменчивости, названы рефренами [651, 1952].

Рефрены можно продемонстрировать на рядах расчленения листьев современных и ископаемых растений (рис. 4). Переход от простого листа к перистому, пальчатому или дихотомическому и к более сложным типам расчленения (как и обратное упрощение расчленения) осуществляется у всех растений примерно по одним правилам. При этом не имеет значения, наблюдается ли этот переход на разных листьях одной особи, в онтогенезе одного листа, у разных особей одного или разных видов, в синхронном срезе

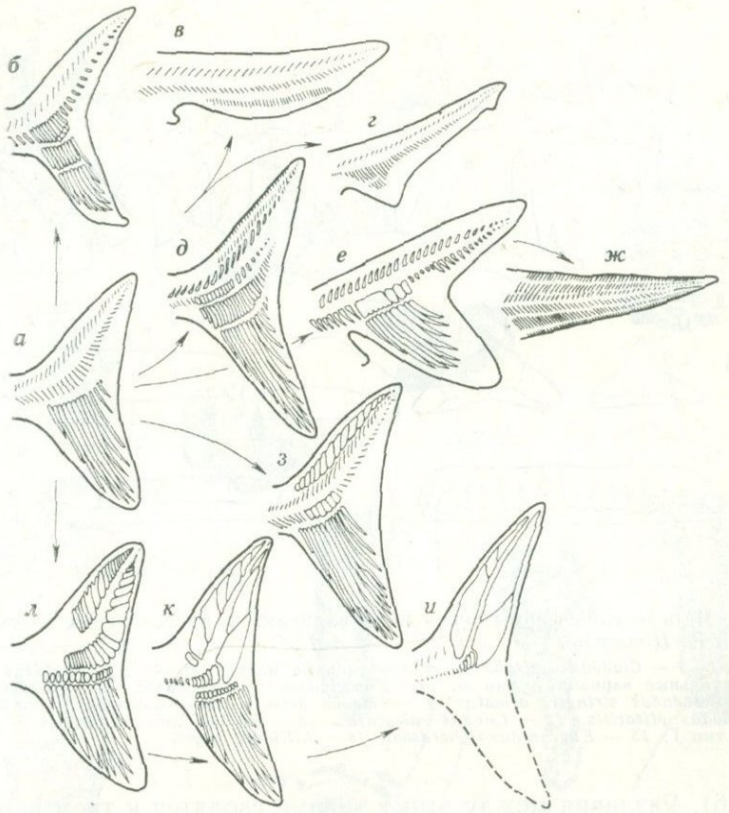


Рис. 5. Морфология и эволюция хвостового плавника у палеозойских эласмобранхий (вариации и сводимость к трем основным типам). *По Р. Цангерлу.*

а — исходное состояние; *б* — *Goodrichthys eskdalensis*; *в* — *Badringa herdinae*; *г* — *Hybodus hauffianus*; *д* — *Cobelodus aculeatus*; *е* — ксенакант из нижнего карбона; *ж* — *Triodus sessilis*; *з* — *Cladocelache fyleri*; *и* — *Romerodus orodontus*; *к* — *Caseodus basalis*; *л* — *Eugeneodus richardsoni*

или в филогении. Разнообразие листьев по признаку их расчленения укладывается в ограниченное число типов, за пределы которого морфологические преобразования в принципе не могут «вырваться». Установив эти немногие правила преобразования, мы свертываем наблюдаемое разнообразие листьев до значений некоторой переменной. Рефрены устанавливаются в формах раковин фораминифер и головоногих моллюсков, в морфологии зубов и хвостовых плавников эласмобранхий (рис. 5), в разных системах органов современных ресничных червей-турбеллярий, в преобразованиях альвеолярных желез у млекопитающих, онто- и филогенетических рядах усложнения складчатости зубов у кистеперых рыб группы рипидистий. У последних многообразие усложнения зубной структуры охватывается тремя типами (эустенодонтным, полиплакодонтным и дендродонтным), связанным переходами

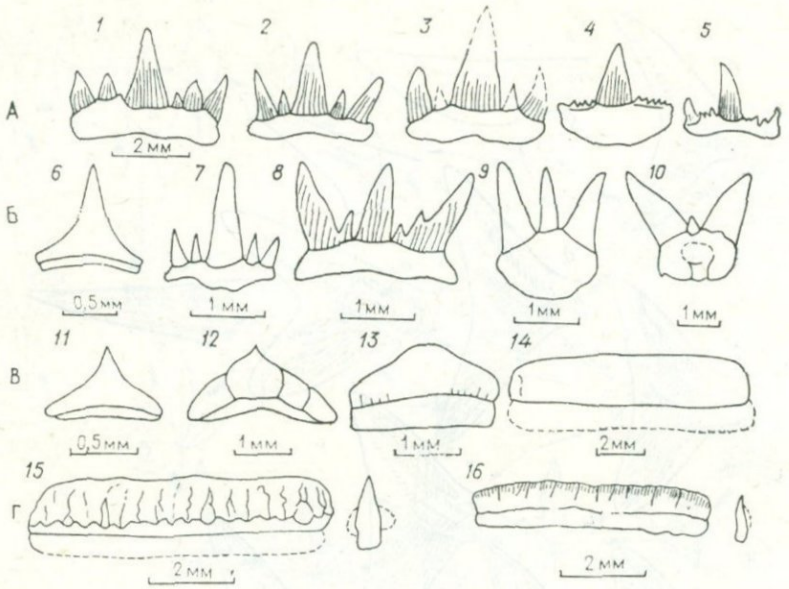


Рис. 6. Четыре типа формы зубов и их вариации у палеозойских эласмобранхий. *По Р. Цангерлу.*

Тип А: *1—3 — Cladodus mirabilis* (индивидуальные вариации), *4, 5 — Cladodus striatus* (индивидуальные вариации); тип Б: *6 — Hybocladodus tenuicostatus, 7 — Cladodus exilis, 8 — Pristicladodus stringeri armatus; 9 — Triodus dessilis, 10* — ксенакант; тип В: *11 — Hybocladodus plicatilis, 12 — Leiodus calcaratus, 13 — Orodus varicostatus, 14 — Caseodus basalis*; тип Г: *15 — Eugeneodus richardsoni, 16 — Gilliodus peyeri*

(рис. 6). Различия между этими типами сводятся к трем параметрам: сложности в «ветвистости» складок дентина; заполнении пульпарной полости остеодентином; степени проникновения периферической кости между складками дентина [2432] либо, напротив, их полного смыкания.

Все эволюционные преобразования структуры зубов, начиная с кистеперых рыб и включая амфибий и рептилий, сводятся к комбинациям этих правил как в онто-, так и в филогенезе (рис. 7). Разнообразие очертаний раковин гастропод удавалось связать всего с двумя параметрами. Изменяя эти параметры, можно воспроизвести на аналоговом компьютере все основные реальные формы их раковин. Все разнообразие пыльцы и спор укладывается в конечное число типов, связанных очень простыми преобразованиями (перемещением апертур, изменением их числа и др.).

Путем выявления подобных типов и их параметров можно подойти к выявлению того, что называют имманентными закономерностями формы организмов. К сожалению, такие исследования выполняют в незначительном объеме отчасти из-за того, что из самого факта упорядоченности форм в живой природе нередко делают слишком прямолинейные эволюционные выводы, утверждая предначертанность эволюции, отрицая связи организмов с эко-

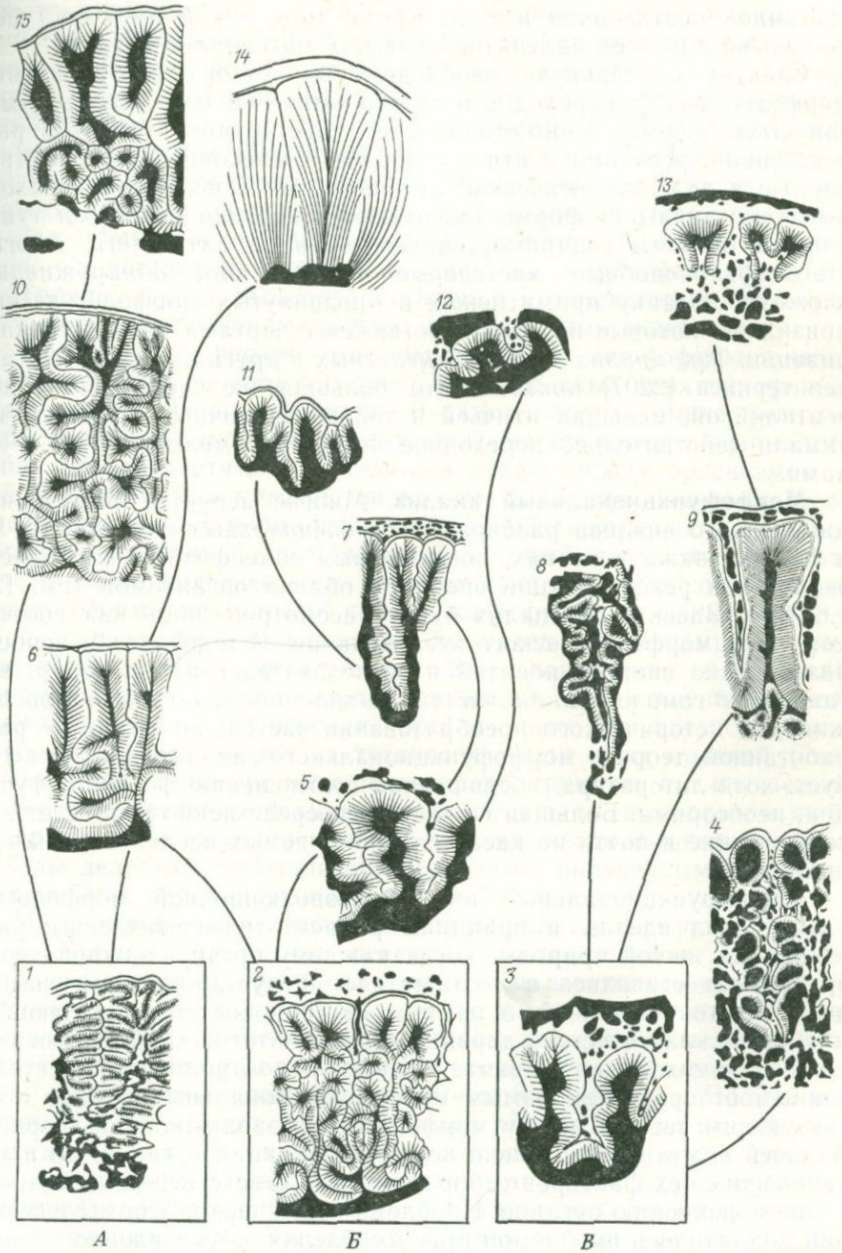


Рис. 7. Схема эволюционных преобразований зубной структуры позвоночных на основе трех исходных типов. Модифицирована *Э. И. Воробьевой* по *Г. П. Шультце.*

Исходные типы: *А* — дендродонтный, *Б* — полиплакодонтный, *В* — эустенодонтный. Кистеперые рыбы: *1 — Porolepis, 2 — Panderichthyas, 3 — Eusthenopyeron, 4 — Eusthenodon, 8 — Strepsodus, 9 — Pycnoctenius jacuticus*; амфибии: *5 — Ichthyostega, 6 — Eogyrinus, 7 — Loxomma, 10 — Mastodonsaurus, 11 — Kotlassia*; рептилии: *12 — Mixosaurus, 13 — Eurypteryguus, 14 — Mosasaurus, 15 — Varanus*

системной обстановкой и т. д. Кроме того, такой путь доступен далеко не для всех палеонтологических материалов и групп.

Следует подчеркнуть необходимость четкого разграничения морфологических переходов от таксономически переходных («мозаичных») форм, обычно стоящих на стыке крупных таксонов: рыб и амфибий, рептилий и птиц, рептилий и млекопитающих. Встречаемые в палеонтологической летописи так называемые переходные («мозаичные») формы оказываются нередко боковыми тупиковыми ветвями (например, археоптерикс и ихтиостега, многие стегоцефалоподобные кистеперые рыбы). Они обнаруживают сложную мозаику примитивных и продвинутых морфологических признаков, которые нередко сочетаются с чертами особой специализации. Так, анализ более 30 скелетных и других признаков у археоптерикса [2207] показал, что большая их часть оставалась рептилийной, меньшая птичьей и только единичные признаки занимали действительно переходное положение между этими группами.

Морфофункциональный анализ. Многие аспекты морфофункционального анализа разбираются в специальных главах (см. 1.2 и 1.3), а также в главах, посвященных палеофизиологии, палеоэкологии и реконструкции внешнего облика организмов (см. 1.4, 1.6, 3.1). Здесь этот анализ будет рассмотрен лишь как составная часть морфологического исследования. В морфологии хорошо разработана система понятий и исследовательских процедур, касающихся гомологизации частей, выявления архетипа и прослеживания исторического преобразования частей, но столь же разработанной теории морфофункционального анализа не существует, хотя литература, посвященная соотношению формы и функции, необозрима. Большая ее часть непосредственно исследует это соотношение и почти не касается применяемых исследовательских принципов.

Морфофункциональный анализ доэволюционной морфологии унаследовал идеалы и принципы раннего телеологического рассмотрения живой природы, когда каждому органу, каждой черте организмов ставилась в соответствие предустановленная свыше цель. Место последней в рамках селекционистского эволюционизма (от классического дарвинизма до синтетической теории эволюции) заняла адаптивность, ведомая и контролируемая естественным отбором. Тем самым морфофункциональный анализ стал связующим звеном между морфологией и эволюционной теорией. Задачей его стало не только вскрытие функции органов, но и установление тех факторов отбора, которые ответственны за становление и эволюцию органов. Проблема соотношения формы и функции дополнилась проблемой приспособления, обусловленного борьбой за существование. В этой роли морфофункциональный анализ выступает и сейчас, соединяя морфологию с экологией, физиологией, теорией эволюции и таксономией.

Морфофункциональный анализ интересует нас как некоторая специально организованная исследовательская деятельность, а не

просто имеющая место практика легковесного приписывания органам неких функций и их адаптивности без сопутствующего исследования того, действительно ли орган несет ту или иную функцию и какую биологическую роль орган выполняет. Поверхностное отношение к морфофункциональному анализу сослужило плохую службу и скомпрометировало его настолько, что целые крупные морфологические школы фактически отказывались обращаться к этому виду исследований, полагая, что там, где начинается «физиология», кончается морфология. На этой позиции стоял, в частности, один из виднейших морфологов растений В. Тролль; звучат такие представления и у некоторых современных морфологов, занимающихся позвоночными животными.

Трудности теоретического осмысливания морфофункционального анализа начинаются с раскрытия основных понятий, прежде всего самого понятия функции. В самом общем смысле функция в биологии — компонент (аспект, вид) материального взаимодействия между частями организма, а также между организмом и той экосистемой, в которую он входит, хотя здесь все чаще говорят об адаптивной роли органов [416, 1349]. Совокупность функций образует функциональный архетип, который лишь отчасти соответствует морфологическому архетипу. Установление соответствий между обоими архетипами и есть морфофункциональный анализ. Этой цели служат следующие исследовательские приемы: 1) прямое наблюдение и эксперимент; 2) установление корреляций между органом и какой-либо из функций, в том числе при повреждении или отключении органа (это принцип «черного ящика»); 3) использование технических или иных моделей (сведения, полученные на модели, экстраполируются на изучаемый орган; в качестве модели могут выступать и сами организмы); 4) сравнительно-функциональный анализ, когда функциональные выводы делаются по аналогии с выводами, полученными на сходных органах других групп организмов.

На использовании перечисленных приемов морфофункционального анализа в отношении рецентных организмов мы не будем останавливаться и сразу обратимся к палеонтологическому материалу. Прежде всего отметим, что у вымерших организмов с не встречающимися ныне типами органов (например, челюсть-«корыто» у платибелодона, «койи» у носорога-халикотерия) могли быть связаны и исчезнувшие («вымершие») функции. Вполне вероятно также, что для многих органов вымерших организмов нам никогда не удастся определенно установить их функции (например, рогоподобных костных выростов на черепе *Uintatherium* из диноцерат). Еще труднее установить такое различие в функциях между разными модификациями органов, из которого можно вывести определенный фактор отбора. Это совсем иная задача, чем просто связать орган с функцией. Например, ясно, что экзина спор и пальцы осуществляет защитную функцию, однако мы не имеем представления о том, какие преимущества могли дать растению определенная структура экзины, однолучевая или трехлу-

чевая апертура, общее очертание зерна и подавляющее большинство других признаков. Трудно указать, какие функциональные преимущества давала утрата дентиноподобных тканей в наружном скелете рыб, та или иная закрученность раковины моллюска или разный характер микроструктуры зубов у древних амфибий. Мы не можем априорно исключать возможность, что многие апекты разнообразия организмов вообще не могут рассматриваться как прямой ответ на определенное селективное давление.

Хотя приемы морфофункционального анализа, используемые в палеонтологии, те же, что и при изучении с его помощью рецентных организмов, но их относительная роль иная. В палеонтологии невозможно обратиться к прямому наблюдению над функционированием органа, так же как дать оценку его действительной адаптивной роли. В лучшем случае можно наблюдать исполнение функции как бы на моментальном снимке (например, проросшую пыльцу в пыльцевой камере семезачатка; прикрепление раковины брахиопод к субстрату с помощью ножки: нахождение эмбриона ихтиозавра в чреве матери и т. п.). Весь материал прямых наблюдений привносится в палеонтологический морфофункциональный анализ из неонтологии, поэтому актуализм, а точнее, функциональные сопоставления ископаемых и рецентных форм, оказываются одним из главных исследовательских принципов данного анализа в палеонтологии. То же касается и установления корреляции. Правда, возможности палеонтолога несколько шире, когда речь идет об экологической функции. Часто удается констатировать выдерживающуюся корреляцию между определенным строением органа и определенной особенностью экосистемы. Например, присутствие воздухоносных каналов в корнях растений коррелирует с литологическими признаками сильноувлажненных субстратов. Поэтому можно предполагать, что у вымерших растений, как и у современных, эти воздухоносные каналы обеспечивали аэрацию корней в условиях плохо аэрируемой почвы. Переходы от брадиодонтности к гипсодонтности у хоботных и от пятипалой к однопалой конечности у копытных хорошо увязываются с изменениями климатических и ландшафтных условий их обитания.

Для выяснения и оценки функциональных характеристик органов иногда используют моделирование. Например, на искусственных моделях изучалась гидродинамика раковин аммонитов. На увеличенных копиях семян исследовалась динамика воздушных потоков со взвешенной в них пыльцой для установления функционирования выростов на покровах семезачатков и несущих их органах. Используют также математическое моделирование.

Все эти методы морфофункционального анализа в палеонтологии имеют, однако, подчиненное значение по сравнению с актуалистическими параллелями. Чаще всего палеонтолог просто экстраполирует на свой материал данные, получаемые на современных организмах. Этот метод экстраполяции выводов широко

применяется и в морфофункциональных исследованиях рецентных форм; он необходим и даже неизбежен, хотя именно он наиболее уязвим теоретически. Дело в том, что многолетний опыт морфофункционального анализа рецентных форм ясно показывает отсутствие взаимно-однозначного соответствия (изоморфизма) между морфологическими и функциональными меронами, тем более, что многие функции остаются неизученными. В наиболее общем случае каждому морфологическому мерону может быть поставлено в соответствие более одного функционального мерона, и наоборот. Иными словами, связь формы и функции достаточно сложна и не может быть описана такими однозначными зависимостями, которые допускают неограниченные экстраполяции. Поэтому, установив функцию определенного органа в каком-то таксоне, нельзя утверждать, что и во всех других таксонах этот орган несет именно эту функцию или что при одинаковой функции орган выполняет ту же биологическую задачу, или что все признаки сложных адаптивных комплексов адаптивны.

Даже органы с одной резко доминирующей функцией могут одновременно использоваться для дополнительных, иногда с трудом устанавливаемых функций и выполнять несколько биологических ролей. Например, рога копытных, клюв и оперение птиц либо глаза, которые помимо зрения служат для синхронизации и регуляции метаболизма, гормональных и ферментативных процессов [1525], а у высших позвоночных играют еще и этологическую роль,— участвуют в мимике угрожающего поведения, привлечения брачного партнера и т. д. Вместе с тем одна и та же функция может иметь разный адаптивный смысл в разных группах организмов. Примерами здесь могут служить сходный принцип (хватательно-прикрепительные устройства эпителиально-мышечной природы) мужских совокупительных органов и хоботков ресничных червей [1815] и собственно прикрепительные органы плоских червей, в том числе паразитических. Среди позвоночных иллюстрацией могут служить сходные пропорции конечностей, приспособленные для разных форм бега, или сходные функции квадратно-мандибулярной систем у хамелеонов и слепозмеек, используемых для разной биологической роли: у первых выдвижение нижней челюсти вперед обеспечивает свободу выбрасывания языка, у вторых челюсть подсовывается под добычу при слабом открывании пасти [446].

В. А. Догель [326] предлагал различать механизм функционирования тех или иных образований и их биологическую роль, показывая, что поскольку морфологический субстрат несет ограниченный набор функциональных единиц, то «способы сборки» и «способы строительства» из одних и тех же «деталей» могли повторяться. Положение о необходимости включения в морфофункциональный анализ специального использования функций (как специфического действия структур) и соотношений их с биологической ролью органов практически общепринято [500, 1350, 1617]. При этом подчеркивается, что морфофункциональный ана-

лиз не должен предоставлять собой лишь дедукцию из особенностей морфологии, что в особенности касается палеонтологического материала.

Прекрасным примером трудности выяснения функции органов у вымерших организмов даже при возможности актуалистических сопоставлений может служить сифонный аппарат древних головоногих. В настоящее время достаточно хорошо поняты строение и функции сифона современного наутилуса. Однако у ряда групп из раннего палеозоя сифон был устроен значительно сложнее. Так, у эндоцератид так называемый сифон мог достигать значительной ширины и, вне всякого сомнения, включал в себя значительную часть заднего конца мягкого тела. Иногда в таком «сифоне» имеется даже сложная система каких-то вертикальных «стержней».

К. Тейхерт еще в начале 30-х годов описал у актиноцератоидей очень сложную систему из трубочек, что послужило поводом для длительной дискуссии. Было высказано предположение, что это следы сложной кровеносной системы, существовавшей в сифоне. Позднее в правильности данного предположения стали сомневаться, так как по остальным особенностям названная группа принадлежит, видимо, к достаточно архаичным головоногим. Высказывалось мнение, что структуры, принимаемые за трубочки, являются просто местом смыкания разрастающихся внутрисифонных отложений (довольно частых у древних головоногих). Однако в последнее время Ф. А. Журавлева на девонских актиноцератоидеях удивительной сохранности вновь обнаружила совершенно реальные трубочки в сифоне. Очевидно, что так называемые «сифоны» эндоцератоидей и актиноцератоидей были полифункциональными и играли несколько иную роль по сравнению с сифоном современного наутилуса и ископаемых наутилид.

Сложные случаи отношения формы и функции объединяются понятиями морфофункционального параллелизма (одна функция при разных формах), морфофункционального полиморфизма (разные функции у одной формы), полиэкологичности функции и параконвергентного параллелизма (сходство специфических функций при разной адаптивной роли). Первое понятие привлекало внимание морфологов преимущественно в отношении аналогии (исполнение одной функции органами, не являющимися гомологичными). Второе понятие анализировалось более интенсивно и охватывает разные явления. Это мультифункциональность (одновременное исполнение органом разных функций), смена функционирования — попеременное использование органа для разных функций [1134], смена функции — смена основного типа функционирования в истории органа [1512], иерархичность функции — ее интегративность на разных структурных уровнях органа [500].

Третье — предполагает «разрывы» между функцией и ее экологическим значением, обеспечивая множественность адаптаций и лабильность связей организма со средой [824]. Четвертое предполагает устойчивость функциональных меронов [446].

В палеоботанике хороший пример аналогии функций дают голосеменные. В ходе их эволюции можно видеть (особенно в классе Cycadopsida), как функция захвата пыльцы переходит от сальпинкса у наиболее примитивных форм к интегументу, затем к купуле, преобразованной во внешний интегумент, и, наконец, к рыльцу уже у покрытосеменных. Эти воспринимающие органы заведомо не могут быть гомологичными по критерию положения, так как относятся последовательно ко все более внешним оболочкам вокруг мегаспорангия.

Хорошие примеры морфофункционального полиморфизма можно найти и в палеозоологии.

Все перечисленные явления могут сочетаться друг с другом в разных комбинациях. Так, экзо- и эндоскелет позвоночных, как известно, выполняет опорную и защитную функции. Существует представление, что последняя функция была исходной и первично скелетные образования возникли в голове в связи с защитой органов чувств [1619], т. е. в связи с сенсорной функции скелета. Предполагается также, что у древних рыб экзоскелет выполнял электросенсорную функцию. Кроме того, у многих рыб он участвовал в сейсмосенсорной функции, поскольку соответствующие каналы проходили в экзоскелете. Последняя функция могла утрачиваться в процессе эволюции. Например, у рецентных двоякодышащих сейсмосенсорные каналы переместились в кожу. Опорная функция также претерпевала изменение в истории группы: у древних (в частности, у панцирных) рыб она выполнялась преимущественно экзоскелетом, у более поздних — эндоскелетом.

Вопрос о том, как при работе с вымершими таксонами обойти трудности, порождаемые морфофункциональным полиморфизмом, освещен в литературе весьма слабо. В качестве общего рецепта можно рекомендовать поиск независимых показателей функции данного органа, а не просто перенос функций с современных организмов. Это тем более важно, что прямые экстраполяции здесь чреваты ошибками. Примером может служить реконструкция у кистеперых рыб по аналогии с современными амфибиями операкулярной косточки [1796], которая является скорее новообразованием у тетрапод в связи с формированием у них наземной операкулярной слуховой системы. Косвенным свидетельством здесь может служить то, что у ряда современных хвостатых и бесхвостых амфибий в связи с переходом к водному образу жизни operculа вторично утрачена [963, 964].

Независимые указания на функцию может дать в ряде случаев тафономическое и вообще палеоэкосистемное исследование [298]. Функциональный смысл меронов становится более понятным, когда мы помещаем организм в конкретную экосистему. Так, морфофункциональный анализ конечностей лошадиных обрел убедительность только тогда, когда был подкреплен реконструкцией палеоландшафтов, населенных предками современных лошадей. Разумеется, сами палеоэкосистемные реконструкции также широко используют результаты морфофункционального анализа.

Здесь мы снова сталкивается с обратной связью разных направлений и методов исследования.

Наконец, морфофункциональный анализ в палеонтологии может в известной мере строиться на сравнительно-морфологических исследованиях по ходу эволюции разных филумов. Такие исследования дают материал для выводов о биологической значимости структур и особенностях их функционирования. Например, в разных филумах кистеперых рыб в процессе эволюции наблюдается замена лигаментозных связей нёбно-квадратного комплекса с мозговой коробкой на суставные и синхондрозные, увеличение числа этих связей и изменение их положения, сопровождающееся упрочнением контакта черепных блоков и консолидацией покровных костей крыши нёба и щечной области [186].

Эти изменения явно указывают на усиление акинетичности черепа в эволюции кистеперых, что соответственно привело к изменению функций и отдельных его конструкций. На базе этих морфофункциональных перестроек формировался стегальный череп древних амфибий.

Выводы, получаемые с помощью морфофункционального анализа, в палеонтологии интегрируют палеоморфологическое знание с морфологией современных форм, с физиологическим и экологическим знанием и с эволюционной теорией. Морфофункциональный анализ позволяет поместить вымершие организмы в конкретные палеоэкосистемы и более правильно реконструировать последние. Если учесть, что нынешняя стратиграфия все в большей степени превращается в экостратиграфию, то чисто практическое значение морфофункциональных исследований станет очевидным. Через палеоэкологию морфофункциональный анализ проникает в разработку проблем глобальной экологии, палеобиогеографии, палеогеографии, седиментологии и многих других. Во всех этих случаях морфофункциональный анализ служит важным компонентом причинно-следственного (каузального) исследования, которое по давней естественнонаучной традиции и по самой логике научной работы завершает любое исследование природных эволюционных систем.

Модусы морфологических преобразований. Прослеживание морфологических преобразований в истории филумов позволяет выявить ряд чисто эмпирических закономерностей или тенденций развития, которым нередко придают общебиологический и общеэволюционный смысл и описывают как правила, принципы, законы или закономерности.

Прежде всего нужно отметить, что в трактовке этих понятий биологами существует изрядная путаница, что ведет к трудностям в их упорядочении. Кроме того, в современной логико-гносеологической литературе эти понятия интерпретируют также самым разным образом. Принцип морфологических преобразований воспринимается нами с методологических позиций: как некоторое основополагающее положение в процессе познания, которое о б о б щ а е т некую познавательную операцию и приписывает способ

исследования с целью дальнейшего развития теории, основы которой он составляет. Закон строго и точно описывает результаты исследования, он формулируется для идеализированных объектов и поэтому не может иметь исключений (по определению).

В эмпирическом исследовании, имеющем дело не с идеализированными, а с реальными объектами, проявление закона регистрируется как статистическая устойчивость определенных связей между разными объектами и явлениями, охватываемыми данной теорией. Такая статистически устойчивая связь и называется закономерностью. Она выступает как результат проекции идеального отношения на реальный мир. Отклонения (то, что принято называть исключениями) не вынуждают отказываться от самой закономерности. Правилами можно называть такие повторяющиеся эмпирические совпадения, которые пока не связываются с действием какого-либо закона.

Если исходить из такого разграничения, то многие явления, которые описывают как принципы, следует перевести в число закономерностей или правил. С другой стороны, принципы морфологии не выявлены с такой полнотой, чтобы их можно было свести в логически связанный и достаточно полный список.

В качестве морфологических принципов, правил или законов выдвигали многие положения: историзм, актуализм, единство типа, целостность, корреляцию, единство формы и функции, рекапитуляцию, тройной пареллелизм, конвергенции, олигомеризацию, полимеризацию, исходное морфологическое многообразие, адаптивную радиацию, мозаичность, опережение типового состояния, фетализацию, гетеробатмии и др. Все эти обобщения не могут считаться исключительно морфологическими и обычно рассматриваются в контексте теории эволюции. Кроме того, они весьма разнородны по природе, многие из них, строго говоря, не являются принципами. В большинстве случаев это скорее утверждения об организмах и особенности их эволюции, а не предписание для исследования и развития теории. Разумеется, все перечисленные выше обобщения отчасти служат также руководством к действию, указывая на направление исследований. Так, к типично морфологическим принципам относится тройной параллелизм, когда он рассматривается не как явление, а как рабочий инструмент. Специфически морфологическим можно считать критерий положения в гомологии, два других ее критерия в равной степени свойственны таксономии.

Хотя большинство указанных явлений действительно должны охватываться теорией эволюции, они имеют отношение не столько к эволюции целых организмов и онтогенезов, сколько к определенным аспектам морфологических преобразований (тех или иных органов). В самом деле, едва ли можно говорить о конвергенции и параллелизме целых таксонов, поскольку соответствующие преобразования касаются лишь отдельных признаков некоторых меронов. Например, в классическом примере конвергенции рыб и водных млекопитающих вторично возникающее сходство у послед-

них не касается их наиболее существенных диагностических признаков. В результате конвергируют не таксоны, а в основном контуры тела входящих в таксоны организмов. То же самое касается и сходных состояний структур, независимо достигаемых в относительно близких филетических линиях ископаемых и рецентных организмов, например, среди позвоночных сходное состояние отростков в носовой капсуле ископаемых кистеперых рыб и современных амфибий или гистоструктур зубов среди кистеперых, амфибий и рептилий [2432, 2434]. Также обстоит дело и в отношении многих других эволюционных модусов, которые, безусловно, следует рассматривать в рамках эволюционной морфологии, а не только филогенетики (поскольку речь идет о структурах).

В данной главе невозможно даже кратко проанализировать модусы морфологической эволюции, хотя палеонтология дает для познания многих из них весьма существенные сведения. Мы остановимся лишь на тех модусах, значение которых часто недооценивают и которые особенно хорошо прослеживаются именно на фоссильном материале либо представляют в палеонтологических исследованиях особый смысл. Это сальтационные морфологические преобразования, гетеротопии (и связанные с ними преобразования), дедифференциация органов и транзитивный полиморфизм органов, опережение структурных состояний в филумах.

Открытие переходов в палеонтологических и сравнительно-морфологических рядах породило убеждение, что все морфологическое разнообразие организмов в конечном счете можно свести к системе градуалистских преобразований. Соответственно древний принцип «природа не делает скачков» был положен в основу не только эволюционных, но и морфологических исследований. Именно на нем покоится принцип гипотетического единого предка и единства структурных типов в палеозоологии и наиболее популярная среди ботаников и палеоботаников теломная теория. Последняя ставит задачу выведения всего многообразия форм высших растений из одной исходной формы путем приложения немногих модусов преобразования. Если у одного растения спорангии расположены на концах осей, а у другого на боковом придатке, то строится гипотетический ряд, в котором спорангий постепенно «переползает» с одного места на другое. То же касается «перемещений» плавников и зубных спиралей у древних рыб. Такое мысленное конструирование длинных рядов переходных форм весьма обычно в морфологических исследованиях, хотя универсальность подобного подхода никогда не была убедительно показана.

Между тем можно привести немало случаев, когда градуалистское преобразование органов и признаков немыслимо даже теоретически. Например, образование целых проростков с корнями («деток») из клеток краевой меристемы листьев у каланхое (бриофиллум) — морфологическая особенность, которая не могла появиться градуалистски. Появление эпифильных проростков у каланхое и других толстянковых — один из характерных приз-

наков семейства — в морфологическом плане было явно сальтационным, хотя в плане таксономическом и филогенетическом могло стать характерным для таксона достаточно постепенно: сначала в виде аберраций и лишь затем в качестве нормы. Это разграничение таксономически-филогенетического и морфологического аспектов сальтационных преобразований особенно важно.

Нарушение постепенности в историческом преобразовании органов происходило, очевидно, тем легче, чем слабее были сложившиеся корреляционные связи между органами в онтогенезе организма. Чем более независимы отдельные онтогенетические блоки, тем легче могут меняться пространственные (гетеротопия) и временные (гетерохрония) их отношения, тем легче нарушается непрерывность морфологических рядов. Соответственные ограничения налагаются как на критерий положения, так и на критерий переходных форм: положение изменяется скачком, а переходы вообще отсутствуют.

Подобные скачкообразные изменения системы, сменяющие периоды гомеостаза, могут изменить доминантные элементы (блоки) всего организма в течение нескольких поколений [1529]. Реконструировать морфологические скачки особенно трудно, так как всегда остается возможность того, что мы просто еще не открыли переходных форм между крайними вариантами. Большую помощь здесь может оказать обращение к тератологическому материалу, к мутационным преобразованиям, изучаемым генетикой, явлениям рекапитуляции и реверсии, наблюдаемым на сравнительно-анатомическом и эмбриологическом материалах. Таким путем можно хотя бы составить общее представление о том, какие способы сальтаций принципиально возможны и действительно реализуются, насколько обычны подобные явления и к каким последствиям для организмов они приводят. Однако реальные семофилогенетические преобразования, протекающие скачкообразно (по типу пороговых реакций), удается констатировать подчас только с помощью палеонтологии. В качестве примера можно привести интенсивное ветвление затылочных вен на крыше черепа у ехидны и бесхвостых амфибий, которое до сих пор встречено среди вымерших позвоночных только у палеозойской кистеперой эустеноптерон [186].

Изучая последовательные ряды ископаемых форм, нередко удается проследить достаточно постепенные перестройки органов. Это мы видим, например, при возникновении аммоноидей от бактритоидей. Известен ряд форм от совершенно прямого *Lobobactrites* до свернутого в полную спираль аммонита. Переходы столь полны, что до настоящего времени нет единства мнений о ранге и систематическом положении бактритов. Таково также растянувшееся на несколько эпох формирование семеносных листьев (филлоспермов) в специализированные семеносные органы (кладоспермы) в классе Ginkgoopsida (рис. 8). Однако само образование филлоспермов из более ранних безлистных семеносных органов едва ли происходило столь постепенно. То же можно

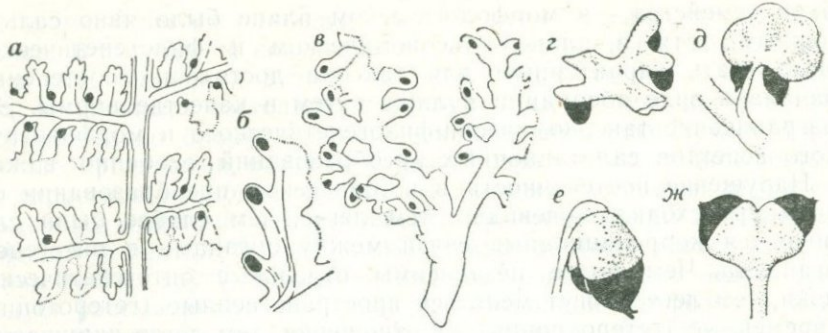


Рис. 8. Происхождение воротничка гинкговых от семеносных вай (филлоспермов) каллистофитовых. *По С. В. Мейену.*

а — филлосперм *Dicksonites pluckenetii* (Schloth.) Sterz. из среднего карбона; *б* — модифицированное семеносное перышко *D. pluckenetii* (Schloth.) Sterz. из верхнего карбона; *в* — сильноредуцированная семеносная вайя (кладосперм) *Biarmopteris pulchra* Zal. (*Peltaspermales*) из нижней перми, *г* — то же, семеносные перышки, *д* — двусеменный кладосперм *Peltaspermum thomasii* Harris (*Peltaspermales*) из триаса; *е* — парные купуловидные кладоспермы *Pilophorosperma* (*Peltaspermales*) из триаса; *ж* — парные семезачатки с воротничками современного *Ginkgo biloba* L.
Семенные рубцы (*а—е*) и семезачатки (*г—ж*) зачернены

сказать о спорофиллах папоротников или появлении короноидоподобной адсимфизной пластинки на переднем конце нижней челюсти вместо обычной шагреневой у большинства остеолепид [189]. Эта пластинка топографически соответствует симфизной пластинке у поролепид (рис. 9) и зубным спиралям у некоторых эласмобранхий (например, у геликоприона). Морфологических переходов здесь практически нет и можно предполагать сальтационное появление всех этих образований. Косвенным свидетельством здесь может служить факт присутствия шагреневого выступа (рудимента адсимфизной пластинки) у некоторых стегоцефалов, сохраняющих, таким образом, примитивное состояние. Во всех подобных случаях наблюдается внезапное появление в геологической летописи новообразований.

В ряде случаев предшествующие и последующие состояния структур распространены на значительных временных интервалах, поэтому и переход между ними, если бы он был градуалистским, должен был бы растянуться и выразиться в серии переходных форм. Этого мы как раз и не видим. В частности, пока нет доказательств постепенного образования ростра белемнитов. Известны группы внутреннераковинных, у которых весь ростр состоит из нескольких слоев, облекающих фрагмокон. Но это особые группы и переходы между ними и типичными белемнитами отсутствуют; это небольшие слепые ветви в развитии внутреннераковинных. Но серии форм с постепенно возрастающим размером ростра в группе белемнитов в узком смысле слова пока нет.

Интересный пример дают аммоноидеи. Протоконх отделяется от остальной камерной части раковины первой септой-просептой. В процессе филогенеза у аммоноидей сменяли друг друга три формы первой лопастной линии (края просепты)-просутуры:

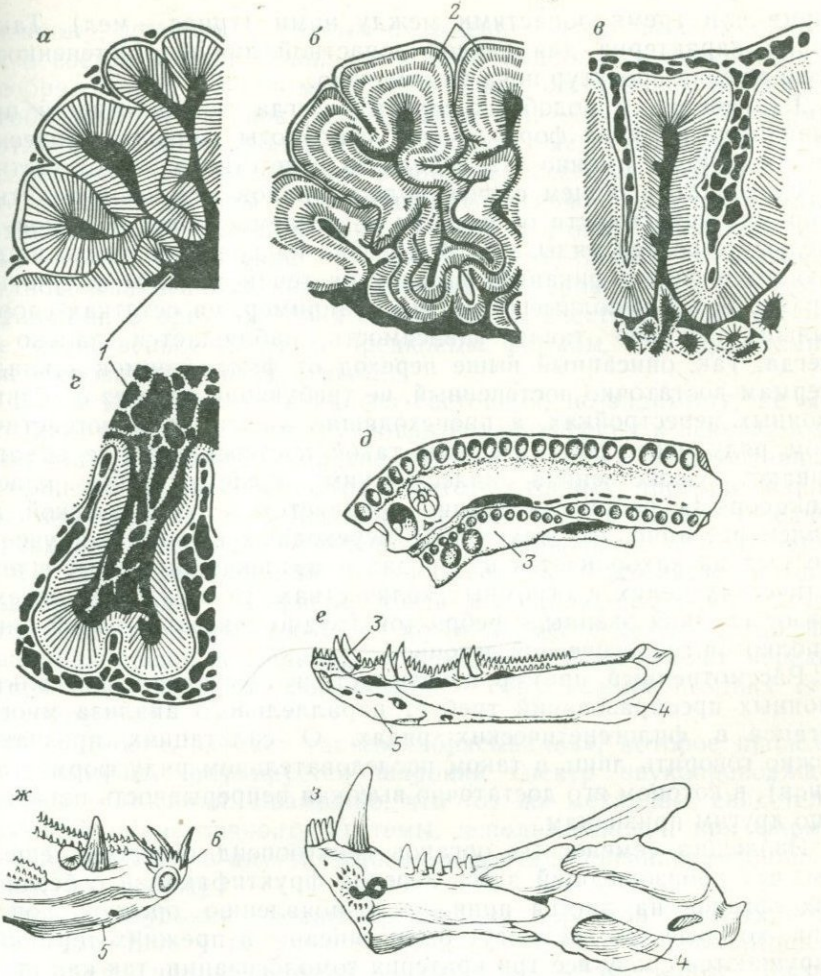


Рис. 9. Морфологические сальтации и параллелизмы среди позвоночных. *По Э. И. Воробьевой.*

а—г — поперечные шлифы через основание челюстных зубов (*1* — пульпа; *2* — складчатый дентин); *а* — девонской кистеперой рыбы *Panderichthys*, *б* — девонского стегоцефала — ихтиостеги, *в* — каменноугольной кистеперой рыбы *Pycnoctenion*, *г* — пермского ихтиозавра; *д—ж* — разные состояния развития адсимфизной пластинки (*3*) кистеперых рыб и ее аналога пресимфизной пластинки (*6*): *д* — короноидноподобная адсимфизная пластинка девонского *Obruchevichthys*, *е* — шагреневая пластинка (примитивное состояние) девонского *Platycephalichthys*, *ж* — пресимфизная «спираль» девонских поролепид; *е*, *ж* — параллелизмы у кистеперых рыб в развитии переднего мандибулярного фланга (*5*); *е*, *з* — параллелизм у кистеперой рыбы (*е*) и териодонта (*з*) в развитии заднего ангулярного фланга (*4*)

аселлатная — почти прямая линия (девон); латиселлатная — с широким седлом на вентральной стороне, соответствующим ему седлом на дорсальной стороне и одной или двумя лопастями между седлами на каждой стороне (девон — триас); ангустиселлатная — с узким вентральным седлом, дорсальным седлом и

двумя или тремя лопастями между ними (триас — мел). Такая форма характерна для первой лопастной линии. Постепенности превращения просутур пока не отмечено.

Разумеется, в подобных случаях всегда можно отнести прерывистость в рядах форм за счет неполноты палеонтологической летописи. Если именно эта неполнота ответственна за отсутствие переходов, то в общем случае полнота рядов должна находиться в прямой зависимости от частоты встречаемости тех остатков, из которых строятся ряды. Соответственно на довольно редко встречающихся фруктификациях высших растений должны получаться гораздо более неполные ряды, чем, например, на остатках спор и пыльцы. Однако такая зависимость наблюдается далеко не всегда. Так, описанный выше переход от филлоспермов к кладоспермам достаточно постепенный, не требующий гипотез о сальтационных перестройках, а происходящие в том же филогенетическом ряду перестройки пыльцы такой постепенности не обнаруживают. Свойственная палеозойским представителям класса Ginkgoopsida ребристая экзина появляется в геологической летописи внезапно, без каких-либо переходных форм. Если учесть, что пыльца захороняется в породах и извлекается из них в аналитических целях в огромных количествах, то отсутствие переходов от гладкой экзины к ребристой трудно связать с одной лишь неполнотой геологической летописи.

Рассмотренный пример показывает, что установление сальтационных преобразований требует параллельного анализа многих органов в филогенетических рядах. О сальтациях признаков можно говорить лишь в таком последовательном ряду форм (таксонов), в котором его достаточно высокая непрерывность показана и по другим признакам.

Эволюция семеносных органов гинкгоопсид интересна еще и тем, что произошедший здесь переход фруктификаций с безлистных органов на листья приводит к появлению органов нового типа, которые уже не могут быть описаны в прежних терминах. Нарушаются сразу все три критерия гомологизации, так как предшествующие органы оказываются в новом пространственном соотношении (критерий положения неприменим), меняют собственные признаки (лист с семенами уже не прежний вегетативный лист) и нельзя говорить о переходных формах (их нет). Следовательно, появившийся орган требует нового морфологического понятия.

По-видимому, гетеротопии — перемещение органов с нарушением критерия положения — могут сопровождаться сменой собственных признаков и перемещающегося органа и тех органов в соседстве с которыми он оказывается. Такие преобразования можно назвать постгетеротопными. К ним можно причислить и упоминавшиеся ранее изменения места прикрепления нёбно-квадратного комплекса к мозговой коробке в ушной области черепа у разных кистеперых рыб и тетрапод (из вентрально-нижебоковой вены головы, к дорсальному — над веной, см. рис. 2),

связанные, вероятно, с разным вхождением висцеральных элементов в состав черепа. Диапазон и длительность постгетеротопных преобразований органов могут быть очень значительными. В ряду преобразований органов размножения гинкгоопсид филлоспермы, неотличимые по морфологии их листовой компоненты от стерильных листьев, преобразовались в конечном счете за время от среднего карбона до юры в небольшой воротничок гинкговых, удержавшийся у современных форм. Утрата листовых признаков привела к восстановлению стеблеподобного облика семеносных органов. Аналогичные преобразования претерпели мужские фруктификации. В органах обоих типов как бы восстановилось состояние, свойственное далеким предковым формам. Органы размножения снова стали безлистными.

Такой возврат примитивного состояния, по-видимому, не может быть надежно реконструирован без обращения к ископаемому материалу. Возможны и другие способы возврата к примитивным состояниям, не зависящие от постгетеротопных преобразований. Видимо, один из наиболее распространенных способов — дедифференциация органов, отмеченная и у животных, и у растений [2141]. Дедифференциация имеет место в филогенезе низших позвоночных рыб и амфибий, когда мы наблюдаем в их скелете локальное вторичное появление кости на месте хряща. Дедифференциация среди ископаемых и рецентных позвоночных нередко осуществляется путем фетализации — сбрасывания поздних стадий онтогенеза.

В частности, за счет такого «сбрасывания», которое происходит мозаично, формируется широкий спектр звукопроводящей системы у амфибий. Возможно, что тот же механизм, свидетельствующий о пластичности системы, использовался и при формировании вариантов акустического аппарата у древних амфибий — стегоцефалов [964].

Очень глубокая дедифференциация органов наблюдается у хвойных. Еще у предков хвойных (в порядке Cordaitanthales) происходит дифференциация органов на вегетативные листья, брактеи, стерильные чешуи пазушного комплекса и семяножки. Эти четыре типа органов отличаются и по микроструктурным, и по макроморфологическим признакам (не только по критерию положения, но и по критерию специального качества). Уже у древнейших хвойных происходит частичная дедифференциация этих органов. Брактеи *Lebachia* становятся идентичными листьями на осях предпоследнего порядка, стерильные чешуи пазушного комплекса уподобляются листьям осей последнего порядка, более листоподобными становятся и семяножки. У более поздних лебахиевых (род *Sashinia* из верхней перми) все четыре типа органов идентичны по эпидермальным признакам и общему облику, отличаясь лишь величиной и по критерию положения (свое относительное положение на побеге они сохраняют). Даже семяножки уподобляются листьям и отличаются от них только загнутой верхушкой, под которой пряталось семя (рис. 10).

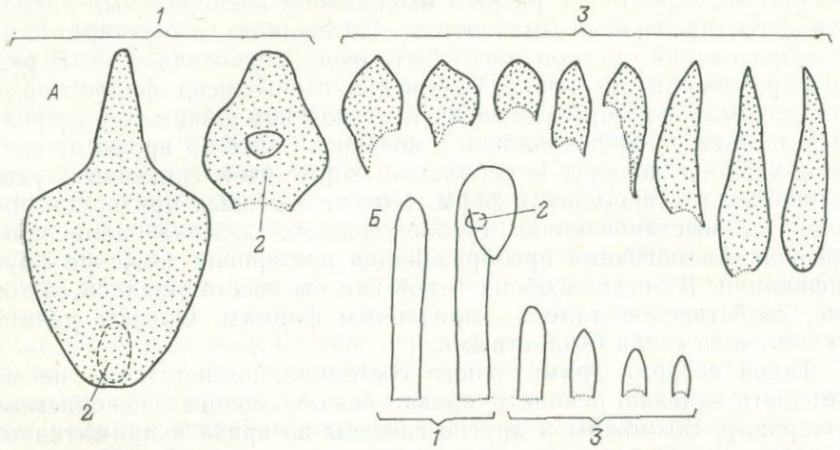


Рис. 10. Брактеи (*1*), семяножки с семенным рубцом (*2*) и стерильные чешуи пазушного комплекса (*3*) верхнепермских хвойных; У Ortiseia (*А*) перечисленные органы сильно дифференцированны, а у Sashinia (*Б*) — недифференцированны. *По И. А. Клемент-Вестерхаф*

Возможность такой глубокой дедифференциации разных органов нельзя установить по современным хвойным. Поэтому она не учитывалась при интерпретации женских фруктификаций. Соответственно обнаружение листовых признаков у тератологических экземпляров семенных чешуй современных сосновых считалось доказательством того, что семенная чешуя — орган листового происхождения. В тератологических формах видели атавизмы, частичный возврат к предковому состоянию. Знание ископаемых форм ясно показывает, что указанные тераты — не атавизмы, а аберрантные формы, испытавшие частичную дедифференциацию органов.

Строя взаимосвязанные ряды форм, морфологи обычно стремятся свести наблюдаемое разнообразие каждого органа к одному исходному состоянию. Этот морфологический идеал соответствует принципу монофилии в таксономии и филогенетике и, казалось бы, стоит с ним в тесной связи. В действительности эта связь необязательна. Дело в том, что у исходного филогенетически таксона тот или иной орган может быть достаточно полиморфным, хотя этому полиморфизму и не придается существенное таксономическое значение. Из этого исходного полиморфизма органа затем происходит выщепление различных доминирующих модальностей, каждая из которых может затем проявиться в таксонах-потомках. Существует представление, что различия в тех признаках, на которых основано выделение таксонов высокого ранга, первоначально выступали как внутрипопуляционная изменчивость — принцип генетического униформизма [2322]. Действительно, симметрия купулы была признаком очень невысокого веса

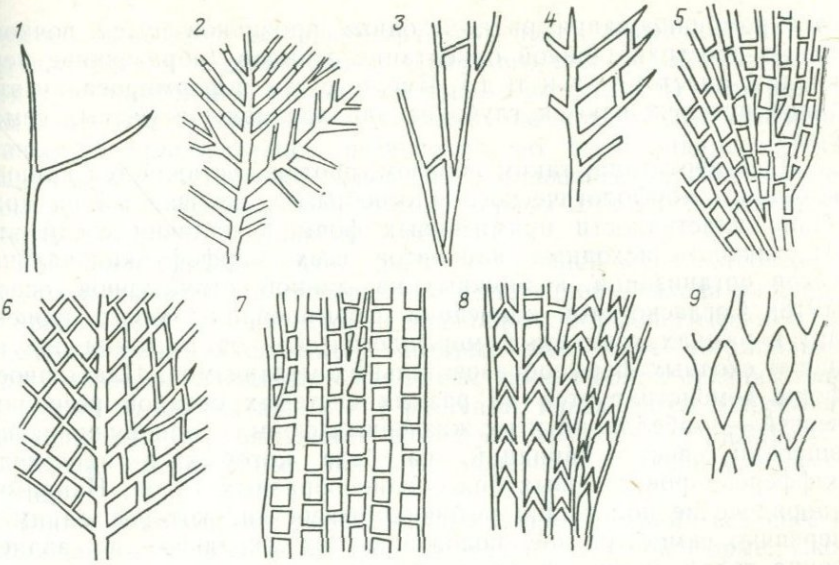


Рис. 11. Основные структурные типы колоний мшанок отряда Fenestrida. *По И. П. Морозовой.*

1—4 — колонии из единичных прутьев с разными типами ветвления; *5—9* — сетки: *5* — из бифуркирующих прутьев, соединенных перекладинами, *6* — с центральным утолщенным прутом, *7* — с упорядоченно расположенными утолщенными прутьями, *8* — с прямыми прутьями, соединенными сливающимися, направленными вверх перекладинами, *9* — с анастомозирующими прутьями

у первых голосеменных, но в конечном счете стала одним из важнейших признаков, по которым различают классы Cycadopsida и Pinopsida [1955]. Аналогичную картину можно наблюдать и в онтогенезе. Так, наблюдения над эмбриональным развитием современных хвостатых амфибий показывают, что варианты развития (в частности, покровных костей черепа) у примитивных представителей группы могут стать нормой у ее продвинутых (саламандриды) представителей [566].

У всех древних палеозойских мшанок (стенолемат) обнаруживается широкий полиморфизм, проявляющийся в форме зооециев основных скелетных особей колонии, которые могут быть представлены разными морфами, авто-, эксиле-, мезо-, мета-, акантозооециями. В ходе эволюции прослеживается усложнение колоний за счет объединения числа морф в разных комбинациях (диморфные, триморфные и тетраморфные колонии). Наибольшие преобразования в эволюции претерпевают автозооеции, тогда как другие морфы различаются в основном по числу и размерам. При этом наблюдается явное усиление полимеризации.

У палеозойских мшанок Fenestrida многообразие форм сводится к девяти структурным типам колоний (рис. 11) в момент расцвета (в карбоне), которые выводятся от четырех ордовикских типов (анастомозирующая сетка, сетка с перекладинами, перистая колония и ветвистая). Причем все девять типов формируются за

счет комбинирования ряда исходных признаков путем почкования и пространственной ориентации зооидов (образование перекладин, анастомозов и т. д.). Вместе с тем в формировании этих типов прослеживаются глубокие параллелизмы в разных семействах.

Идее прототипа, таким образом, противопоставляется принцип исходного морфологического многообразия, основанный на признании пластичности примитивных форм и наличии среди этой пластичности исходных вариантов всех морфофункциональных типов организации, возможных на данной структурной основе [1918]. Согласно этой концепции, формирование нового происходит в рамках конкретной морфологической организации при наличии сходных формообразовательных механизмов. Пластичность форм демонстрируется на разных системах органов ресничных червей — турбеллярий и их жизненных формах, обнаруживающих широкий спектр вариаций, на базе которых и происходит дифференцировка новых более единообразных типов. Например, упорядочение положения ротового отверстия, которое занимает первично самое разное положение (от переднего до заднего конца тела), множественности вариантов строения глотки, полового аппарата, выделительных органов, органов чувств и т. д. Правда, в отношении турбеллярий существует и противоположное мнение — о возможности их вторичного упрощения [1286]. И здесь мы сталкиваемся с примером обычной ограниченности неонтологического материала в отношении макроэволюционных выводов, поскольку из-за «горизонтального» видения (в «плоскости» современных видов) они во многом остаются гипотетичными без подтверждений на ископаемых формах.

При анализе формирования морфологических типов важно также учитывать явление, обобщенное под названием «принцип опережения» [189]. Суть его состоит в том, что внутри большого филума отдельные виды могут достигать по ряду структур состояний, свойственных вышестоящим преемственным филумам, значительно опережая, таким образом, типовые состояния своего таксономического уровня.

В результате таких, обычно единичных, морфологических сальтаций в филогенезе могут мозаично воспроизводиться состояния как относительно близких, так и далеких филетически групп. Например, среди остеолепидных кистеперых рыб некоторые виды имеют развитый задний ангулярный фланг, где, вероятно, помещался задний вентральный дивертикул спиракулярного мешка (см. рис. 9). Аналогичный фланг развит у териодонтов, топографически он сопоставим с вместилищем среднего уха млекопитающих [1033]. Среди кистеперых у палеозойского *Platycephalichthys* дерминтермедиальный отросток в носовой полости в силу своего прогрессивного развития смыкается с медиальной стенкой капсулы, полностью разделяя ее на верхний и нижний отделы. Подобное состояние встречено пока лишь только у одной современной бесхвостой амфибии *Hypophachus* [1809]. Другой пример:

поразительное сходство микроструктуры зубов девонской кистеперой пандерихта и древнейшего девонского стегоцефала — ихтиостеги (или карбоновой кистеперой рыбы *Pycnoctenion*) — с триасовым ихтиозавром, которое, естественно, не могло быть унаследованным, а приобреталось независимо по всей видимости, на общей морфогенетической основе, сохранившейся на гистологическом уровне в филетически преемственном стволе позвоночных (кистеперые рыбы — амфибии — рептилии).

Вся эволюция кистеперых рыб, по крайней мере остеолепидных, была своего рода «генеральной репетицией» выхода на сушу, на протяжении всей их истории появлялись морфологически «стегоцефалоподобные» формы, у которых различные тетраподные черты мозаично появлялись на общем фоне рыбной организации. Примерно то же мы видим и у растений, когда черты голосеменной организации появляются в разных группах птеридофитов, а черты, свойственные покрытосеменным,— у разных голосеменных.

Таким образом, мы необязательно должны стремиться свести наблюдаемое многообразие форм к одной исходной форме. Скорее речь должна идти о другом; следует показать, как полиморфизм органа у предковой группы организмов преобразовался в то распределение признаков того же органа, которое наблюдается у потомков. Идеал «вывести разнообразие из однообразия» может быть заменен иным идеалом — «вывести разнообразие потомков из многообразия предков», учитывая при этом как постепенность, так и скачкообразность преобразований признаков и частоту их встречаемости по ходу эволюции. Если данная смена идеалов будет взята на вооружение морфологами, то это приведет к существенным изменениям во всем стиле их мышления.

1.2. ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ КОЛОНИАЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Колониальные организмы — губки, гидроиды, кораллы, мшанки и другие — играли важную роль в составе населения дна Мирового океана в течение всего фанерозоя; преобладают они здесь над одиночными организмами и в настоящее время. Объясняется это способностью колониальных форм к росту за пределы особи, связанному с бесполым размножением. Естественно, что изучение последнего, обусловливающего возникновение колоний — своеобразных ассоциаций морфологически и физиологически связанных друг с другом особей,— наиболее актуальное направление морфофункциональных исследований колониальных организмов.

Бесполое размножение как самая первичная и древняя форма размножения, хотя и типично для организмов, находящихся на низком уровне организации, очень многообразно и выполняет ряд важных функций, таких, как регуляция размеров тела и увеличение численности вида; оно может служить также средством расселения организмов и переживания неблагоприятных условий.

Согласно О. М. Ивановой-Казас [426, 429], стимулом к началу бесполого размножения служит определенное физиологическое состояние (в разных случаях различное), возникающее под действием как внешних, так и внутренних факторов; иногда это состояние может быть охарактеризовано как общее понижение интеграции. Возникновению бесполого размножения способствуют также слабая дифференциация и полимеризация структур, которые делают возможным разделение тела на жизнеспособные части.

В биологическом отношении возникновение колониальности оказалось, несомненно, явлением прогрессивным. Колония как морфологически целое лучше, чем разобщенные формы обеспечивает питание, а следовательно, жизнеспособность и продолжительность существования вида.

Явление колониальности сложно. Его изучение ведется в различных аспектах — морфологии, формообразования, периодичности роста, индивидуального развития особей в колониях (бластогенез) и колоний как единого целого (астогенез), регенерации, полиморфизма, эволюции и т. д. В данной главе мы сосредоточим внимание на центральной проблеме — выяснения отношений между индивидуальностями отдельных особей и индивидуальностью колонии. Именно этот подход приводит к познанию биологической сущности и общей закономерности развития колониальных форм на разных уровнях их организации.

Особенно большой вклад в разработку данной проблемы внес В. Н. Беклемишев [61], установивший посредством сравнительно-морфологического анализа, что возрастание степени колониальности у губок, целентерат и других колониальных организмов идет тремя основными путями: 1) ослабления индивидуальности особей; 2) усиления индивидуальности колонии; 3) возникновения кормидиев — своеобразных осложнений колониальной системы («колоний внутри колоний»). У разных организмов этот сложный процесс протекает неодинаково и его особенности заслуживают специального изучения.

Согласно В. Н. Беклемишеву, «...в типичных случаях колония отвечает следующим признакам: 1) колония состоит из особей, т. е. индивиды низшего порядка, из которых она образована, обладают достаточно выраженной индивидуальностью; 2) все члены колонии возникают бесполым путем за счет одной особи — основательницы; 3) все члены колонии состоят в органической связи между собой; 4) в силу этого между членами колонии в той или иной мере осуществляется прижизненный обмен веществ; 5) поведение, обмен веществ и формообразования членов колонии в той или иной мере согласованы между собой, т. е. связаны системой корреляции, направленной на поддержание существования колонии как таковой» [61, с. 75].

Колониальные формы известны на всех эволюционных уровнях, начиная с докембрийских прокариот и вплоть до хордовых животных. Если для одних организмов колониальная форма существо-

вания является постоянной, то для других временной [61]. К последним относятся жгутиковые из родов *Gonium*, *Volvox*, некоторые гидроиды, плоские и кольчатые черви. К примеру, у гидры вновь возникшие почки образуют колонию совместно с материнской особью. Существует она, однако, временно, так как, достигнув полного развития, дочерние почки отделяются от материнской особи и продолжают самостоятельное развитие. Образование таких колоний у гидр обычно рассматривают как зачаточное, но не исключено, как полагает В. Н. Беклемишев, что оно является остаточным, рудиментарным по аналогии с некоторыми лептолидами из атекат.

Колониальность, столь несвойственная для билатеральных высоко интегрированных организмов, все же имеет место среди низших их представителей, обладающих способностью к бесполому размножению (временные колонии линейного типа некоторых плоских червей и аннелид). Например, бесполая особь кольчатого червя *Myrianida fasciata* имеет цепочку из 29 зооидов, которые, отрываясь, превращаются в свободноплавающие половые особи. При этом важно заметить, что компонентами таких линейных колоний являются не сегменты тела, а многосегментные особи кольчатого червя.

Следовательно, временные колонии периодически распадаются на свободноплавающие особи, которые в дальнейшем могут вновь продуцировать колониальные формы.

Таким образом, существование временных колоний как бы фиксирует становление процесса колониальности в ходе эволюции и характерно для групп организмов, находящихся на низком организационном уровне.

В ископаемом состоянии временные колонии неизвестны. Встречающиеся в юрских и меловых породах «сростки» Serpula socialis есть не что иное, как скопление особей по пищевому принципу.

Изучение явления колониальности продвинуто значительно дальше на тех группах организмов, представители которых живут в настоящее время. Кроме отмеченных уже трудов В. Н. Беклемишева следует упомянуть работы Т. Вогана и Дж. Уэллса [2427, 2476], Т. Флюгеля [1588], М. А. Воронцовой и Л. Д. Лионозер [197], Б. П. Токина [1065], О. М. Ивановой — Казас [425, 426, 429], У. Оливера [2025, 2026], Т. Хамада [1698], Д. Г. Полтевой [826], Д. В. Наумова [728], Б. В. Преображенского [841, 842] и др. В течение последних 30—35 лет в связи с расширением исследований органогенных построек интерес к колониальным жизненным формам резко возрос не только в неонтологии, но и в палеонтологии, хотя специфические особенности ее объектов сильно затрудняют изучение рассматриваемого явления. Палеонтолог лишен возможности непосредственно анализировать взаимосвязи особей и вынужден судить о них, основываясь на строении и степени упорядоченности в расположении принадлежащих им ячеек скелета, а также по аналогии с современными формами. Кроме

того, не все ныне живущие колониальные формы известны в ископаемом состоянии.

Согласно И. И. Шмальгаузену [1187] и Б. П. Токину [1066], всем живым существам свойственно стремление к целостности. Исходя из этого, изучение каждой колониальной формы начинается с выяснения уровня ее интеграции, определяемого соотношением образующих ее особей.

К низкоорганизованным колониальным многоклеточным организмам относят губки. Их особи, входящие в состав колоний, обнаруживают чрезвычайную пластичность, в связи с чем структура колоний довольно проста и лишена того многообразия взаимоотношения особей, которое имеет место в колониях организмов, стоящих на более высоком эволюционном уровне.

Согласно сравнительно-анатомическим исследованиям В. Н. Беклемишева [61], развитие колониальности у губок шло от примитивных, мало интегрированных колоний с хорошо обособленными зооидами (*Sycon ciliatus*, *Leucosolenia fragilis*), к колониям, где отдельные особи совершенно не обособлены. Таким образом, у последних при вхождении в колонию от каждого зооида сохраняется только устье с прилегающей к нему частью отводящей системы. Слабая интегрированность колоний губок состоит также в том, что растущие рядом колонии, соприкасаясь, могут сливаться в одну колонию. Возможен и обратный процесс, когда колония вследствие разрушительной силы волн или других механических воздействий распадается на несколько жизнеспособных колоний.

В отличие от более высокоорганизованных колониальных многоклеточных слабо выраженная индивидуальность зооидов в колониях губок не ведет к усилению индивидуальности колонии в целом. В связи с отсутствием специализации особей зооиды как бы растворяются в колониальном целом, прежде чем могли бы приобрести под его влиянием какую-либо специализацию. Этим же объяснимо и отсутствие определенной формы колоний губок, характерной для каждого вида.

Поскольку явление колониальности изучено на разных группах организмов, встречающихся в ископаемом состоянии весьма неравномерно, мы сосредоточим основное внимание на более изученных кишечнополостных, мшанках и граптолитах. Это позволит, с одной стороны, показать логическую направленность исследований, а с другой — выяснить общие закономерности эволюции.

Очень наглядно сказанное можно проиллюстрировать прежде всего на склерактиниях, известных с триаса по настоящее время, по которым имеются данные как сравнительно-анатомических исследований, так и изучения конкретных филогенезов.

Наиболее низким уровнем колониальности среди склерактиний характеризуются фацелоидные колонии, в которых кораллиты — ячейки отдельных особей — удалены друг от друга и совершенно изолированы. Следующая ступень интеграции представ-

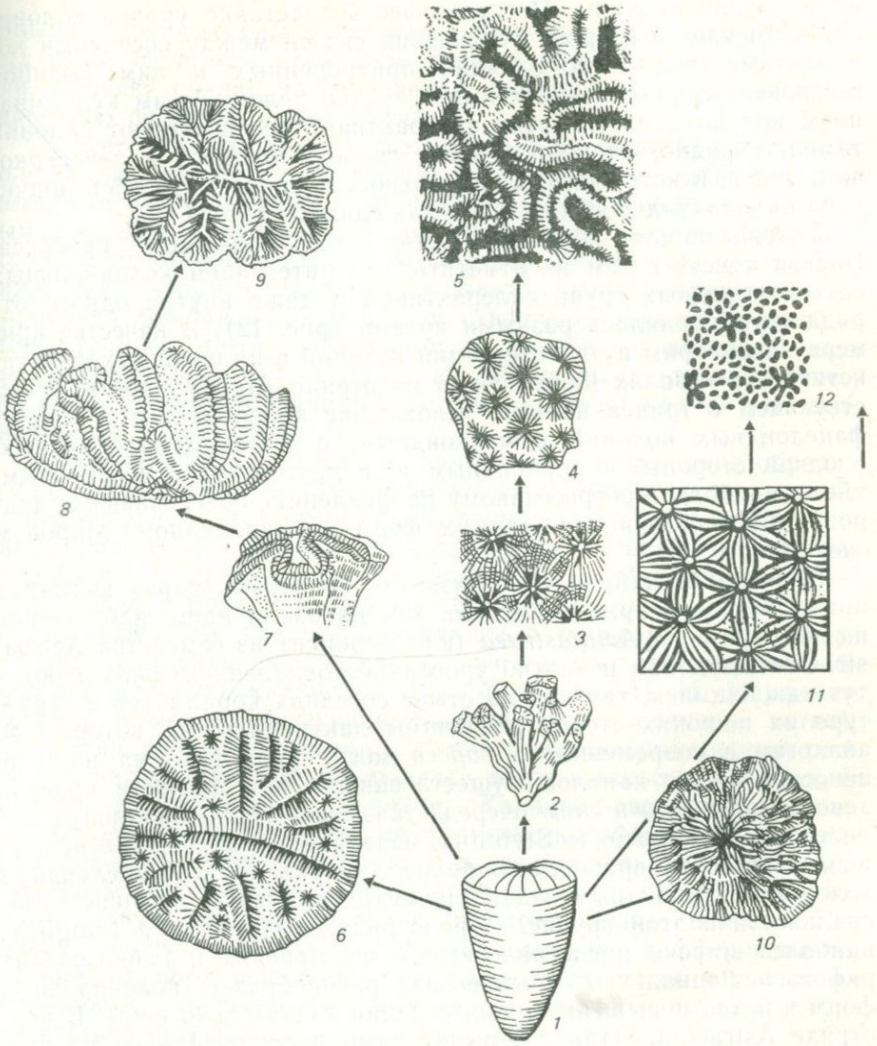


Рис. 12. Пути интеграции колоний склерактиний от одиночного организма (*1*) *Составила Е. И. Кузьмичева.*

Наиболее распространенный путь — от фацелоидной колонии (*2*) и плокоидной (*3*), цериоидной (*4*) и меандроидной (*5*); более короткие пути, ведущие к высоким уровням колониальности: с одной стороны, от одиночной формы (*1*) к гиднофороидной колонии (*6*), к флабеллоидной (*7*), от нее к флабелло-меандроидной (*8*) и меандроидной (*9*), с другой стороны — к тамнастероидным (*10*), (*11*) и ценосарковой (*12*)

лена плокоидными колониями, кораллиты в которых сближены путем соединения внеячеистой тканью — перитекой. Дальнейшее увеличение уровня интеграции прослеживается в цериоидных колониях, в которых кораллиты сближены до касания друг с другом непосредственно стенками. Вместе с тем на всех трех названных стадиях интеграции кораллиты (полипы) все-таки

индивидуализированы. Последующее возрастание уровня колониальности идет в сторону увеличения связей между соседними кораллитами, вплоть до слияния приуроченных к ним полипов гастроваскулярными полостями в единое целое. Таким кульминациям колониальности среди склерактиний соответствуют колонии тамнастероидного меандроидного, гиднофороидного и ценесаркового типов, в которых индивидуальность отдельных особей подчинена индивидуальности колонии как единого целого.

Такова общая направленность рассматриваемого процесса. Нельзя вместе с тем не отметить, что интеграция колониальных систем у разных групп склерактиний и даже внутри одного отряда осуществлялась разными путями (рис. 12). В качестве примера рассмотрим пути интеграции колоний в их основных филогенетических стволах [552]. Так, в подотряде Archeocoeniina, существующем с триаса поныне, усложнение колониальности шло от фацелоидных колоний к плокоидным, а далее от плокоидных, с одной стороны, к цериоидным и, с другой — к ценосарковым, т. е. к наиболее прогрессивному направлению, обеспечившему широкое распространение данных форм в современном Мировом океане.

Цериоидное направление развития на первых порах выглядит примитивным и архаичным. Но, как показали наши наблюдения на примере рода *Actinastraea* (юра — эоцен) из семейства Actinastraeidae, архаизм и низкий уровень колониальности оказываются тут кажущимися, так как на стыке соседних кораллитов в структуре их широких стенок различимы лакуны-каналы, которые по аналогии с современной *Acropora* могут указывать на наличие ценосаркальных каналов, существовавших при жизни в краевой зоне полипов, что в свою очередь указывает на колониальную целостность. В подотряде Stylinina, появившемся в триасе и вымершем в меловом периоде, этот процесс развивался от фацелоидных колоний к цериоидным и далее к меандроидным — вершине колониальности в этой группе. В подотрядах Astraeoina и Fungiina, наиболее широко представленных в мезозойских и кайнозойских рифовых фациальных комплексах, разнообразие колониальных форм и путей повышения их интеграции значительно шире. В подотряде Astraeoina (триас — ныне) нами прослежен один из упомянутых выше путей — от фацелоидных колоний к плокоидным, а затем, с одной стороны, к цериоидным, меандроидным и гиднофороидным, а с другой — к ценосарковым. Другой путь — от одиночных форм (род *Montlivaltia*) благодаря внутричашечному почкованию к тамнастероидному типу (род *Monocyclastraea*), при котором наличие мезентериальных связей между полипами соседних кораллитов приводило к высокому интеграционному уровню всей колонии.

Также разнообразно, сменяя одно усложнение другим, шло повышение уровня интеграции в подотряде Fungiina (триас — ныне), завершая развитие самыми высокими колониальными кульминациями: меандроидными, гиднофороидными, тамнастеро-

идными и ценосарковыми формами. Кстати, развитие меандроидных форм не всегда проходило через стадию цериоидных колоний. Нередки случаи возникновения меандроидных колоний и от одиночных флабеллоидных форм.

Следует сказать, что интеграционный уровень меандроидных колоний не сохраняется совершенно постоянным, одинаково выраженным морфологически. У форм, характеризующихся неполным слиянием кораллитов в ложбины, таких, как оксфордские, *Myriophyllia rastellina Mich.* и *M. angustata d'Orb.*, он, несомненно ниже, чем у форм, отличающихся завершенностью процесса формирования ложбин. Многое в этом отношении зависит от высоты стенок-гребней между ложбинами и степени развития на них амбулакров. Чем гребни ниже, а амбулакры развиты сильнее, тем выше уровень колониальности, так как здесь налицо уже возникновение ценосарковой ткани.

Ценосарковый тип колонии достиг большого разнообразия среди кайнозойских, в том числе ныне живущих склерактиний. Существование у этих форм общеколониальных связей между особями, свидетельствующее о наиболее высокой степени их интеграции, было экспериментально доказано Н. Н. Марфениным [624] на двух видах рода *Acropora* из Австралийского Большого барьерного рифа. Ему удалось обнаружить в ценосарке этих склерактиний канальную распределительную систему, регулярно снабжающую колонию жидкостью. В этой системе Н. Н. Марфенин выделил четыре морфофункциональные зоны: верхушки ветвей, сами ветви, стволы и основание колонии, характеризующиеся различным распределением движущихся токов жидкости и репродуктивными способностями полипов. Канально-распределительная система ценосарка включает морфологически обособленные полости в той части скелета, которая непосредственно граничит с мягким телом: аксиальный канал, циркумаксимальные полости, полости радиальных кораллитов и интеррадиальные полости. Подобная морфологическая и функциональная дифференциация колоний *Acropora*, несомненно, свидетельствует не об условной их целостности, как полагали ранее, а о реальной и высокой физиологической интеграции.

В этой связи есть основания полагать, что многие роды Fungiina и в первую очередь обладающие пористым скелетом также имели подобную соединительную систему.

Вместе с тем в других группах склерактиний наблюдается иной ход развития колониальности. Так, в сравнительно молодом подотряде Eupsammiina, появившемся в начале мелового периода и существующем ныне, первые колониальные формы, относящиеся к данию, так и остались на низком уровне интеграции, соответствующем фацелоидному и субплокоидному типам. В датском веке возникли также первые фацелоидные колонии (*Faksephyllia*) в другом подотряде Caryophylliina, что служит примером синхронного параллелизма в морфогенезе названных склерактиний. Синхронный параллелизм известен и в развитии более древ-

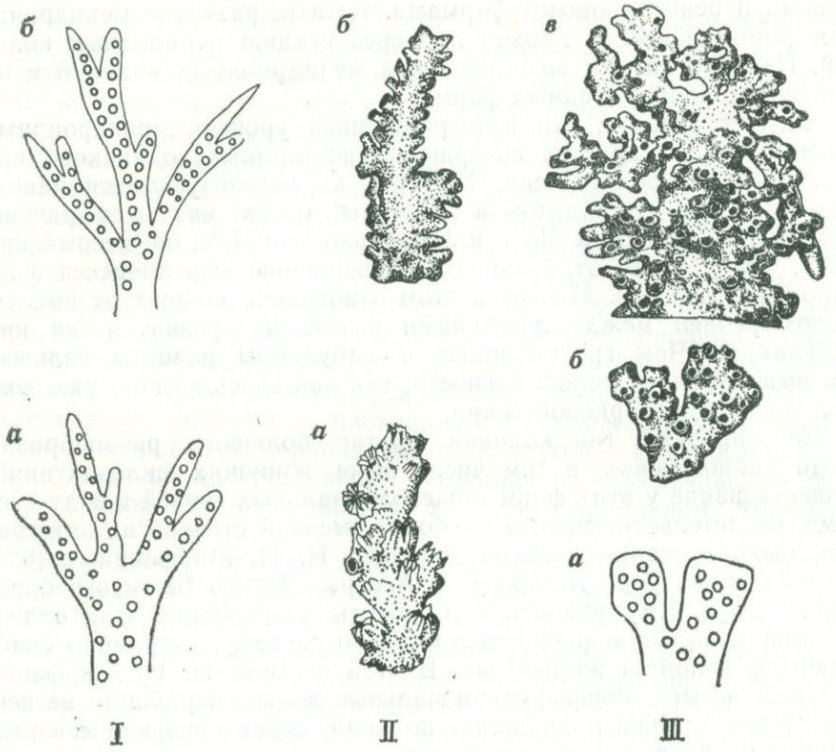


Рис. 13. Пути полимеризации и упорядочения расположения кораллитов на ветвях колоний склерактиний. *По Е. И. Кузьмичевой.*

I — в сем. Pocilloporidae: спиральное (*а*) у рода *Stylopora* (эоцен — ныне), к расположению рядами (*б*) у рода *Seriatopora* (миоцен — ныне); II — в сем. Stylinidae: *а* — беспорядочное у рода *Tiaradendron* (верхняя юра), к перистому (*б*) у рода *Enallohelia* (верхняя юра — нижний мел); III — в сем. Oculinidae: беспорядочное (*а*) у рода *Diblasus* (верхний мел) к расположению рядами (*б*) у *Diplohelia* (эоцен) и далее к большей полимеризации (*в*) у рода *Neohelia* (миоцен — ныне)

них склерактиний. Он выразился, в частности, в одновременном появлении в среднетриасовую эпоху колониальных форм сразу в четырех подотрядах: Archaeocaeniina, Stylinina, Astraeoina и Fungiina. Наряду с синхронным нередко давал о себе знать и гетерохронный параллелизм. Одним из его примеров служит возникновение первых колониальных форм среди Meandriina в поздней юре, у Fungiina, например, в семействе Acrosmiliidae (р. *Bacsanophyllia*) — в валанжинском веке, а в семействе Cunnolitidae (р. *Aspidastraea*) — в туронском веке.

Процесс развития интеграции у колониальных склерактиний шел параллельно с процессом полимеризации, причем также разными способами, хотя приводил к одинаковой биологической сущности — лучшей адаптационной способности в облове пространства шупальцами, что в свою очередь обусловливало совершенствование специализации самих особей на путях создания

целостной системы. Например, в подотряде Archaeocaeniina упорядочение в расположении кораллитов на ветвях колоний шло от спирального у эоценового рода *Stylophora* к расположению рядами у неогенового рода *Seriatopora* (рис. 13, *а*); в подотряде Stylinina — от беспорядочного у позднеюрского рода *Tiaredendron* к перистой системе у позднеюрского — раннемелового рода *Enallohelia*. В подотряде же Astraeoina процессы полимеризации и упорядочения кораллитов идут параллельно. У позднемелового рода *Diblasus* ветви колоний немногочисленные и толстые, а кораллиты расположены на них беспорядочно; у эоценового рода *Diplohelia* ветвление колонии более частое, в расположении кораллитов намечаются ряды; наконец, у рода *Neohelia* (миоцен — ныне) ветви колоний тонкие и на них отчетливо видны ряды кораллитов (см. рис. 13, *б*, *в*).

Таким образом, колониальность есть следствие генетически запрограммированного процесса бесполого размножения, идущего по определенной схеме (или схемам). В отличие от таких колоний, которые следует называть истинными, существуют еще колонии ложные, возникающие незапрограммированно, случайно. Как следствие этого почкующиеся особи ложной колонии развиваются неупорядоченно. Примером ложных колоний могут служить часто встречающиеся в нижнем берриасе Горного Крыма экземпляры разных видов одиночных кораллов из рода *Montlivaltia*. У них наблюдается развитие небольшого количества (обычно две-три) дочерних почек, спровоцированное внедрением червей-трубкожилов. Ложные колонии монтливалтий обычно трудно отличимы от встречающихся в этих же слоях истинных колоний *Monocyclastraea alpina* (Koby). В астогенезе последних дочерние почки, как правило, в количестве восьми — девяти возникали внутричашечным путем последовательно по спирали [549].

Наиболее часто образование ложных колоний происходит вследствие травматических повреждений и внедрения организмов-комменсалов с последующей регенерацией скелета. Последняя представляет собой частный случай регуляции — одного из наиболее общих свойств организма и состоит в его способности отвечать на разнообразные нарушения путем их устранения и возвращения к прежнему состоянию, либо приспособления к новым условиям.

На развитие колониальности в подклассе ругоз (ордовик — нижний триас) также влиял процесс интеграции от фацелоидных колоний к цериоидным, затем астероидным, тамнастероидным и афроидным [1578, 2019, 2026]. Меандроидные формы представлены лишь одним раннепермским родом *Wentzelella*. Таким образом, тамнастероидный и афроидный типы колоний представляют собой у основной массы ругоз самые высокие уровни интеграции.

Обычно колонии ругоз мономорфны. Однако М. Минато и К. Роветт [1962] первыми обратили внимание на диморфизм колоний ругоз, выраженный в различии строения протокораллита, в котором находилась особь — продукт полового размножения,

и других кораллитов, продуцированных в ходе бесполого размножения. Несколько позднее И. Федоровски [1578] и Л. М. Улитина [1076] стали различать в некоторых колониях ругоз явление полиморфизма. Наряду с обычными кораллитами, которые с ростом достигают зрелости и сами образуют дочерние кораллиты, у них прослеживаются более мелкие недоразвившиеся кораллиты. Последние, отпочковавшись от материнского организма, остаются незрелыми до конца своего роста. Такие кораллиты И. Федоровски [1578] назвал «потерянными структурами» (lost structure). Согласно наблюдениям Л. М. Улитиной [1076], незрелые кораллиты формировались на различных стадиях астогенеза. В массивных колониях *Evenkiella cincta Ul.* они появлялись в основном на неастенической стадии, а у ветвистой *Minussuella beljakovi Bul.*— только на эфебастической стадии.

Недавно у цериоидных колоний ругоз из рода *Lonsdaleia* обнаружена своеобразная система каналов [2258], служившая, по-видимому, для сообщения гастральных полостей полипов. Эти трубчатые каналы (диаметром от 0,25 до 0,8 мм и длиной около 11 мм) располагаются в диссепиментариуме наклонно к оси родительского кораллита в местах ответвления от него почек. Иногда каналы соседних кораллитов сливаются друг с другом с образованием щелей.

Сравнительно более низким интеграционным уровнем колоний среди кораллов характеризуется подкласс Tabulata (кембрий — пермь), в котором известны фацелоидные, цериоидные и катениформные формы. Последние с точки зрения расположения кораллитов занимают промежуточное положение по отношению к первым двум типам, хотя, принимая во внимание морфологическую диморфность кораллитов, стоят, по-видимому, выше в функциональном отношении [2026]. Повышение интеграционного уровня фацелоидных и цериоидных колоний табулят шло путем совершенствования коммуникативных связей и увеличения количества обладавших ими форм [2026; рис. 6 на с. 15]. Так, у фацелоидных колоний из отряда Syringoporida существовала активная, хотя и временно функционировавшая связь соседних кораллитов посредством трубок. В составе другого отряда Favositida известны некоммуникатные и коммуникатные колонии, причем в развитии последних прослеживается постепенный переход пор с ребер на грани кораллитов, способствовавший усилению физиологической общности располагавшихся в них полипов.

Несколько особняком среди рассмотренных групп кораллов стоят гелиолитоидеи (ордовик — девон), характеризующиеся высоким уровнем колониальности, связанным с развитием колоний полиморфного типа. Замечено [96, 99, 101, 102, 789], что морфологическое разнообразие гелиолитоидей в силуре по сравнению с ордовиком обусловлено появлением и развитием гетероморфных особей: диморфных колоний (генезисный полиморфизм), три- и тетраморфных колоний (генезисный и, вероятно, функциональный полиморфизм). Полиморфные колонии возникали независимо

в разных ветвях гелиолитоидей, причем триморфные колонии произошли от диморфных в результате превращения кораллитов в качественно новые компоненты; тетраморфные колонии развивались из триморфных в результате модификаций цистолитов и сифонолитов. Кроме того, у тетраморфных колоний наблюдается упорядоченность в расположении компонентов, приводящая к возникновению образований, аналогичных кормидиям современных книдарий.

Насколько можно судить по ныне живущим формам, высокой степенью колониальности обладают восьмилучевые кораллы, достоверные остатки которых известны с мела по настоящее время. Наличие ценосарковой системы каналов, диморфизм особей у некоторых представителей и развитая нервная система, способная к передаче раздражений от одного участка колоний к другому, ставят эту группу кораллов на ступень выше в колониальной интеграции по сравнению со склерактиниями. Подтверждением сказанного служит упорядоченность расположения диморфных полипов в некоторых колониях альционаций. В частности, в грибовидной колонии *Anthomastus* автозооиды — неспециализированные полипы, выполняющие функции питания,— располагаются в краевой части «шляпки» колонии, тогда как сифонозооиды — специализированные полипы, выполняющие в основном функцию «насосов», снабжающих колонию жидкостью,— сосредоточены в центре ее. В развитии же семейства Helioporidae (баррем — ныне), обладающего наружным скелетом с четким диморфизмом ячеек, намечается тенденция к полимеризации, состоящая в переходе в меловом периоде от мелких полусферических колоний к преимущественно рамозным и кустистым колониям, существующим и ныне. Диморфизм же полипов в колониях гелиопорид не обнаружен. Мелкие трубчатые образования в их ценостеуме отвечают не специализированным полипам, а пальцевидным выростам нижней части тела ценосарка. К сожалению, фрагментарность остатков внутреннего скелета большинства других ископаемых октокораллов (горгонид, пеннатуллид) не позволяет достаточно точно прослеживать эволюцию в степени их колониальности.

Совершенно неосвещенным в палеонтологической литературе остается вопрос о развитии колониальности у ископаемых гидроидных, хотя современные их представители хорошо изучены с этой точки зрения [61, 473, 623, 728]. Установлено, что колонии гидроидов из подотряда Tecaphora представляют собой целостную систему, хотя физиологическая основа ее интеграции нуждается в дальнейшем уточнении. Известно также, что интеграция колоний у гидроидов осуществляется благодаря перемещениям гидроплазмы — жидкости, заполняющей полость тела. В колониях этих организмов один и тот же клеточный материал часто используется для поочередного формирования разных их частей. Клетки рассасывающихся старых гидрантов используются для образования новых; за счет прекращения роста одних ветвей гидроризы при неблагоприятных условиях может поддерживаться рост дру-

гих и т. д. Известно также, что клетки могут мигрировать с одного конца колонии в другой. Сказанное относится и к пище, получаемой одним гидрантом и переходящей затем к другим. Все это убедительно свидетельствует, что колония гидроидов не есть условное целое, состоящее из комбинации однотипных «блоков», как полагали ранее, а представляет собой реально целое, где индивидуальность отдельных особей подчинена индивидуальности колонии.

Особое положение среди гидроидных занимают гидрокораллы, характеризующиеся редукцией медузоидного поколения и развитием известкового скелета. На специализацию особей в колониях указывает функциональный диморфизм зооидов. Вершиной колониальности в классе Hydrozoa, несомненно, являются сифонофоры, у которых функциональная специализация особей привела к образованию целостной системы, стоящей на грани интегрированной колонии и целого организма с самостоятельными органами. Согласно Л. А. Зенкевичу [407], подвижный образ жизни явился для этих животных основным стимулом к высокой организации тела.

После книдарий мшанки являются наиболее продвинутыми организмами в плане высокой интеграции колоний, где отдельные особи несут различные специализированные функции. В целом развитие колониальности во всех трех классах этих организмов шло в прогрессивном направлении, состоящем в последовательном усилении структурной интеграции от мономорфных колоний (зоарий) к колониям с высоко развитым полиморфизмом [712, 713].

Процесс колониальной интеграции мшанок шел разными путями. Так, у пресноводных, преимущественно современных форм из класса Phylactolaemata, лишенных полиморфизма, развитие шло по пути слияния цистидов (вместилищ для полипидов) и формирования ценесарка.

Примером предельно высокой интеграции колоний этого класса может служить род *Cristatella* — ползающая мшанка со слившимися цистидами и с хорошо развитой общеколониальной локомоторной мускулатурой.

У мшанок из класса Gymnolamata (ордовик — ныне), отличающихся от филактолемат обызвествлением стенок цистидов, особенностями строения зооидов и значительным упрощением строения полипида, колониальная интеграция шла по пути усиления полиморфизма и усложнения типов почкования, обусловливающих разные способы расположения зооидов в колонии (зоарии). Эволюция цистида протекала здесь от примитивно трубчатой к компактно-укороченной форме с параллельным усложнением структуры стенок.

В целом полиморфизм мшанок можно рассматривать как важное биологическое приспособление, возникшее еще в ордовике, а различные пути и формы его проявления — как основное звено эволюционного процесса в этой группе организмов.

Остановимся несколько подробнее на формировании гетерозооециев, а следовательно, и полиморфизма в историческом развитии на примере трех основных филогенетических стволов мшанок, рассматриваемых в ранге подотрядов одного из крупных отрядов Trepostomata, существовавшего с раннего ордовика по триас. Большая роль в изучении этого вопроса принадлежит Г. Г. Астровой [34]. У самых примитивных мшанок, относящихся к подотряду Esthonioporoidea (ордовик — девон), на фоне еще полностью мономорфных колоний с автозооидами уже появляются зачатки видоизмененных особей — акантозооециев, выполняющих, по-видимому, защитную функцию. Вторая ветвь трепостомат — подотряд Halloporoidea (ордовик — карбон) — отделилась от эстониопороидей. Развитие колониальности и полиморфизма в этой группе мшанок шло по пути возрастания ветвистых форм колоний и усиления роли гетерозооециев. Так, у самого древнего семейства этого подотряда Dittoporoidae впервые появившиеся метозооеции (видоизмененные особи, сидящие в трубках с большим числом диафрагм) еще не выходили на поверхность колоний (зоарий), они закрывались отложением известковой ткани, а присутствие акантозооециев было весьма неопределенным и неустойчивым. Зато в двух других семействах— Heterotripidae и Trematoporidae (ордовик — карбон) — мезозооеции и акантозооеции развиты наиболее полно. Третья ветвь трепостамат — подотряд Amplexoporoidea (ордовик — пермь) — в своем развитии утрачивает мезозооеции полностью, но зато впервые появляется новый тип гетерозооециев — эксилязооеции (правда, в ордовике они еще редки, но уже в девонских зоариях достигают полного развития). Наибольшего расцвета эксилязооеции достигли в каменноугольный и пермский периоды у амплексопороидей.

Высокой колониальной целостности достигли формы из отряда Cheilostomida, характеризующиеся большой пластичностью полиморфных зооидов, что, по-видимому, и обеспечило им процветание в Мировом океане. Среди них наибольшую ступень колониальности представляют крибриморфные мшанки (надсемейство Cribrilinidacea), обладающие не только коммуникационными порами, снабжающими пищей непитающиеся самостоятельно индивиды, но и высоким полиморфизмом [1865]. Последний развит настолько, что каждый автозооид с окружающими его авикуляриями, порядком камер, овицеллами и измененными оральными шипами можно рассматривать как «субколониальную единицу» В. Н. Беклемишева [61].

Колонии многих палеозойских мшанок также организованы в дискретные единицы — субколонии, возникающие от монтикул [714]. Их рост, таким образом, есть результат роста субколоний. Рост же последних саморегулируется, с одной стороны, путем физиологического контроля над темпами почкования в монтикулах, с другой — влиянием условной среды. Монтикулы представляют собой полюс морфогенетического поля, от которого к границам субколонии происходит последовательная смена морфогенетиче-

ских градиентов, влияющих на размеры, форму и плотность расположения зооидов.

На указанных примерах полиморфизм мшанок не ограничен в своем развитии. У некоторых форм он достигает онтогенетического полиморфизма с развитием на разных стадиях жизненного цикла одного зооида различных функций, вплоть до репродуктивной [1278].

Как и у книдарий, процесс интеграции колонии мшанок шел параллельно с упорядочением расположения зоэций на ветвях. Результатом этого явились вертикально-спиральные типы колоний, весьма экономные с точки зрения площади субстрата и эффективно функционирующие при захвате пищи щупальцами. Этот тип обеспечивает и механическую прочность колоний путем вторичного многослойного обрастания зоария за счет почкования экзозональных зооидов, дистальные концы которых находятся ближе к основанию зоария, чем проксимальные [2366].

Вызывает интерес также явление полиэмбрионии, прослеженное на колониях современных и некоторых пермских мшанок [1941]: слияние соприкасающихся колоний одинакового диаметра (колонии с различным диаметром этого эффекта не дают). Надо полагать, что гистологическая совместимость возможна только у полиэмбрионических колоний, развивающихся из личинок одного генотипа.

В целом, несмотря на регрессивные признаки мшанок, связанные с сидячим образом жизни (редукцию движений, нервной, выделительной и кровеносной систем), развитие данного типа шло по пути биологического прогресса. Регрессивные признаки компенсировались развитием высокой колониальной целостности, следствием чего явилось длительное существование этой группы организмов.

Хотя граптолиты относятся к давно вымершим организмам, они изучены с морфофункциональной точки зрения довольно детально. Сказанное относится прежде всего к филогенетически связанным друг с другом отрядам Dendroidea из подклассов Stereostolonata и Graptoloidea, различающимся степенью интегрированности колоний. У большинства представителей дендроидей, которые вели прикрепленный образ жизни, почкование шло упорядоченно путем образования очередных триад. Наличие у них трех типов тек, рассматривавшееся первоначально как проявление функционального полиморфизма особей колоний, в настоящее время связывают с тем, что столотеки не были заняты особым типом зооидов, а соответствовали юным зооидам. Таким образом, текальный триморфизм, в сущности, соответствовал диморфизму особей, связанному с половым различием [1845]. В отличие от дендроидей, у граптолоидей, которые вели, вероятно, планктонный или дрейфующий образ жизни, наблюдается элиминация битек и соединение столотек с автотеками, что обусловило возникновение мономорфных тек и, следовательно, гермафродитизм зооидов.

Для всех граптолоидей свойственна правильная морфологиче-

ская последовательность в строении тек. Согласно А. Урбанеку [2410], у самых примитивных граптолитов она проявляется в постепенном, закономерном увеличении тек в дистальном направлении и в незначительных изменениях их пропорций. Теки проявляют регулярный морфологический градиент (градиент величины тек) вдоль длины рабдосомы. Важной чертой в организации колоний уже примитивных граптолоидей является полярное (гетерополярное) строение. Подчеркнуть это следует и потому, что у их предков — дендроидей — теки не обнаруживают никаких изменений, зависящих от их положения вдоль длины рабдосомы. Даже у Anisograptidae — группы, занимающей промежуточное положение между Dendroidea и Graptoloidea, никаких признаков полярной организации обнаружено не было. Несомненно, что полярность в организации колонии знаменует высокий уровень ее организации и достижение ее явилось важным событием в эволюции Graptoloidea.

Биологически осмысливая рассматриваемое явление, А. Урбанек установил [2404, 2406—2408], что у наиболее простых одноосевых колоний моноптидов можно различать: 1) проксимально-прогрессивный тип, где проксимальные теки отличаются от дистальных присутствием определенных признаков или их более сильным выражением; 2) дистально-прогрессивный тип, в котором, напротив, наиболее сложное строение приобретают именно дистальные теки. Наличие двух типов полярной организации имеет большое значение для понимания способов эволюции колоний граптолитов.

Обобщенное представление о развитии граптолитов дает морфофизиологическая теория организации их колоний, разработанная А. Урбанеком [2404, 2405]. В основу ее положено предположение, что морфологический градиент возникал у граптолитов на фоне физиологического градиента. Проявление последнего связано, по-видимому, с выработкой и постепенным уменьшением количества или концентрации определенных веществ, распространявшихся вдоль рабдосомы. Гетерополярная организация колоний граптолоидей наталкивает на мысль, что эти морфологически активные субстанции возникали на одном из их полюсов и затем продвигались к другому, проявляя определенный градиент. Вероятно, указанные вещества вырабатывались сикулозооидом и распространялись от него в ткани бластозооидов. Следовательно, сикулозооид составлял центр, физиологически доминирующий над остальными особями колонии. Подтверждение этому А. Урбанек видит в регенерационных морфозах, изученных им на примере поврежденных ветвей *Linograptus* [2405]. Ветви колоний сложены двумя сериями тек, растущих в противоположные стороны. Одна из них представляет собой фрагмент первичной рабдосомы с оторванной сикулярной частью. Вторая серия, возникшая в результате регенерации, развилась при отсутствии индукционного центра (сикулозооида) и сформирована однообразными теками, напоминающими теки дистальной части первичной рабдосомы.

В течение всего жизненного интервала граптолитов, со среднего кембрия до среднего девона включительно, в развитии колониальности этих организмов прослеживаются две тенденции.

1. Явно интеграционный процесс, связанный с переходом от бентосного к планктонному образу жизни. Способность к вертикальной миграции в слоях богатой пищей фотической зоны во многом благоприятствовала приобретению граптолитами полярной организации колоний и связанных с этим двух способов их роста: а) продолжением немы или виргулы и почкования зооидов; б) перехода от двухрядности к однорядности ячеек в колонии.

2. Процесс ослабления колониальности, вплоть до ее исчезновения, прослеживающийся у среднедевонских форм и связанный, вероятно, с вымиранием группы. Среди разнообразных причин, обусловивших исчезновение граптолитов, немаловажную роль играло, по-видимому, сокращение пищевых ресурсов в планктонной биомассе, нашедшее отражение в уменьшении содержания в породах углефицированного органического материала.

Если в ходе эволюции ряда групп граптолитов имело место повышение степени интеграции колоний, сменившееся на стадии вымирания ее снижением, то у других организмов, включая табуляты, ругозы и вымершие таксоны склерактиний, аналогичные морфогенетические преобразования не обнаружены. Это заслуживает дальнейших наблюдений и осмысления.

Образование колоний известно не только у многих беспозвоночных, но и у примитивных позвоночных, относящихся к подтипу Tunicata (оболочников). Появление у них бесполого размножения — наиболее древнего способа размножения в истории животного мира, согласно О. М. Ивановой—Казас [427],— связано, несомненно, с сидячим образом жизни. П. Бриан [1378] заметил, что из всех многоклеточных животных именно у туникат наблюдается наибольшее разнообразие форм бесполого размножения: сосудистое (почки возникают на сосудах туники); паллеальное (почкование путем выпячивания наружной стенки туники); пилорическое (формирование бластозооида из двух почек, закладывающихся порознь); столониальное (почкование стелящегося основания — столона); стробиляция (поперечное отшнуровывание части материнского организма). В ископаемом состоянии остатки туникат представлены только спикулами, изучение которых ничего не дает для суждений о колониальности этих организмов. Поэтому мы ограничиваемся ссылками на работы, посвященные их рецентным формам.

* *
*

Колонии как формы существования живых организмов, способных к бесполому размножению, представляли собой явление более прогрессивное, чем одиночные формы. И это преимущество проявлялось прежде всего в быстром и экономном росте популяций и в более эффективном противостоянии неблагоприятным условиям существования.

Стабильность колониальности на разных эволюционных уровнях была различной. Менее стабильно это явление у низкоорганизованных форм, имеющих, например, временные колонии, и более стабильно — у высокоорганизованных организмов.

Изучение явления колониальности имеет большое теоретическое и практическое значение. Оно обеспечивает лучшее понимание природы и закономерностей развития колониальных организмов, среди которых многие группы имеют важное породообразующее, биостратиграфическое и биологическое значение. Очевидно, что палеонтология может внести существенный вклад в выяснение путей формирования и общей направленности эволюции колониальных жизненных форм в истории жизни на Земле.

1.3. МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СПИРАЛЬНО СВЕРНУТОЙ РАКОВИНЫ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

Спиральная форма — наиболее распространенный способ реализации морфологии природных объектов (в живой природе в особенности). Универсальность спирального строения, характеризующего широкий круг объектов и процессов от молекул до галактик, общеизвестна. Такая универсальность, несомненно, является отражением общих закономерностей развития и самоорганизации материи на разных уровнях, что свидетельствует об огромной «поливалентности» спирального строения. Эта универсальность может трактоваться как неспецифичность спиральной морфологии, способной обеспечить широкий спектр функций и потому функционально необусловленной.

Применительно к биологическим объектам функциональная неспецифичность спирального строения как будто бы должна вызывать сомнения в возможности адаптивного объяснения такой морфологии. И действительно, правильность спирального строения раковины головоногих моллюсков, свойственная весьма различным таксонам, приводилась в качестве доказательства не только неадаптивности морфологии раковины, но и неадаптивного характера самого эволюционного процесса [308].

Головоногие моллюски в целом используют в строении раковины практически все возможные геометрические варианты плоской логарифмической спирали независимо от предполагающихся различий в образе жизни и от внутренней морфологии раковины. Можно привести многие примеры тождественности наружной морфологии раковин, принадлежащих заведомо различным таксонам головоногих моллюсков [1173].

Более того, тождественные геометрические варианты раковины встречаются, хотя и с разной частотой, среди головоногих и фораминифер. Отсюда следуют два заключения.

1. Тождественность спирального строения не имеет приспособительного значения.

2. Тождественность спирального строения является отражением того, что именно таким способом (простейшим в энергетическом и геометрическом симметрийном смысле) обеспечивались разные адаптивные потребности. Спиральная морфология действительно наиболее древний и экономичный способ морфогенеза.

Таким образом, вопрос состоит не в том, адаптивна или нет сама спиральная морфология как таковая (она может обслуживать разные функции), но адаптивны или нет те различия в геометрии спирали, которые могут быть зафиксированы среди форм, у которых спиральная раковина выполняет принципиально одинаковую функцию. Следует найти соответствие частоты тех или других вариаций степени, интенсивности, успешности выполнения этой функции и таким образом адаптивно объяснить эти вариации.

Как показал анализ выполненный на массовом материале, включавшем около 80 % всех известных родов цефалопод с плоскоспиральной раковиной, такая попытка имеет смысл и дает определенные биологически значимые результаты.

Раковина у цефалопод исходно представляла собой коническую прямую или согнутую трубку, в широкой части которой (в жилой камере) располагается мягкое тело, а задняя часть (фрагмокон) выполняет функцию гидростатистического аппарата. Приобретение планоспиральной свернутости само по себе имеет отчетливый адаптивный смысл. Это дает возможность расположить центры тяжести и плавучести на одной вертикали, или даже в одной точке (у *Nautilus* несовпадение этих центров составляет около 2 мм). Это дает возможность животному постоянно находиться в состоянии безразличного равновесия, что обеспечивает минимум усилий для приобретения любого необходимого положения в воде. Прямая или согнутая раковина без дополнительных механизмов регулирования плавучести обусловливает лишь гипостомное положение в воде.

Цефалоподы со свернутой раковиной, впервые появившиеся в раннем ордовике (отряд Tarphycerida), в течение долгого времени не были многочисленными и лишь с девона (с появлением отряда Nautilida и аммоноидей) получили преобладающее распространение. Этот тип раковины возник независимо по меньшей мере в трех самостоятельных крупных филогенетических ветвях.

Уже первые исследователи геометрии спирально свернутых раковин [2398] указывали, что в подавляющем большинстве случаев она может быть описана логарифмической спиралью. Основными характеристиками геометрической формы раковины являются параметры спирали и форма поперечного сечения. Количественное описание формы может быть ограничено этими характеристиками. Их числовые параметры выражаются формулой логарифмической спирали или, что постоянно применяется при традиционных описаниях, в виде так называемых стандартных измерений (рис. 14, *1*).

В то же время рассмотренный способ представления данных затрудняет сравнение различных форм, ибо исследователь оперирует только числами.

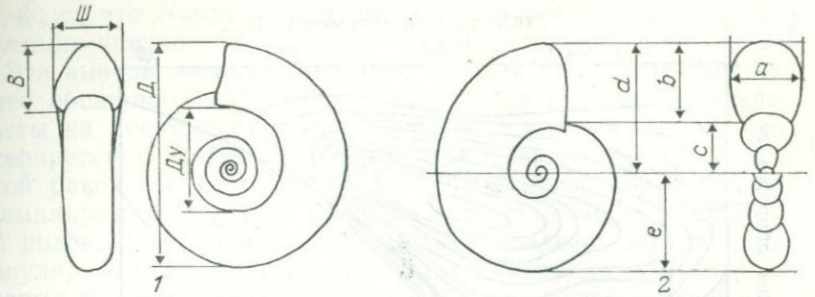


Рис. 14. Схемы измерений свернутых раковин цефалопод.

1 — схема стандартных «измерений»: *В* — высота оборота, *Ш* — ширина оборота, *Д* — диаметр раковины, $Д_у$ — диаметр умбилика; *2* — схема измерений, по Д. Раупу: $S = b/a$ — форма поперечного сечения; $D = c/d$ — форма образующей кривой (степень объемлемости); $W = (d)^2/e$ — скорость расширения оборотов

Д. Рауп предложил оптимальную систему измерений и сравнения количественных описаний геометрии спиральных раковин [2123, 2124]. Три параметра, рассчитанные по пяти простым измерениям (см. рис. 14, *2*), которые легко можно сделать по изображениям раковин (и даже более точно, чем по реальным образцам), дают достаточно полное представление о геометрической форме всех классов спиральных раковин. И. А. Ванчуров показал полную математическую адекватность всех указанных выше численных методов характеристики формы плоскоспиральной раковины [139]. Методика Д. Раупа позволяет моделировать форму с помощью аналоговой ЭВМ и наглядно сравнивать результаты измерений, нанесенные на скаттердиаграммы.

Уже первая попытка такого сравнения, проведенная на анализе распределения форм раковин 405 родов аммоноидей [2124], показала специфичность «аммонитовой» области среди всех возможных форм свернутых раковин и поставила ряд интересных проблем. Основные выводы Д. Раупа сводятся к следующему.

1. Раковины аммонитов по скорости расширения оборотов *D* и степени объемлемости оборотов *W* занимают довольно обширную область (*W* 1,2—3,5; *D* 0—0,65), которая, однако, почти не выходит за линию, отмечающую формы с несоприкасающимися оборотами: $W = 1/D$ (рис. 15).

2. Общее распределение измеренных раковин внутри выделенной области одномодально: вокруг одного пика группируется максимальное количество родов аммоноидей.

3. Отдельные таксоны (это показано для Goniatitida и Litoceratina) распределены внутри общеаммонитовой области различно, группируясь вокруг разных морфологических пиков.

4. Эти различия связаны, вероятно, с различиями в образе жизни и местообитании.

5. Современный *Nautilus* выпадает по форме раковины из «аммонитовой» области. Другие Nautiloidea не изучались «и остается только гадать, случайно ли это различие, или же оно отражает

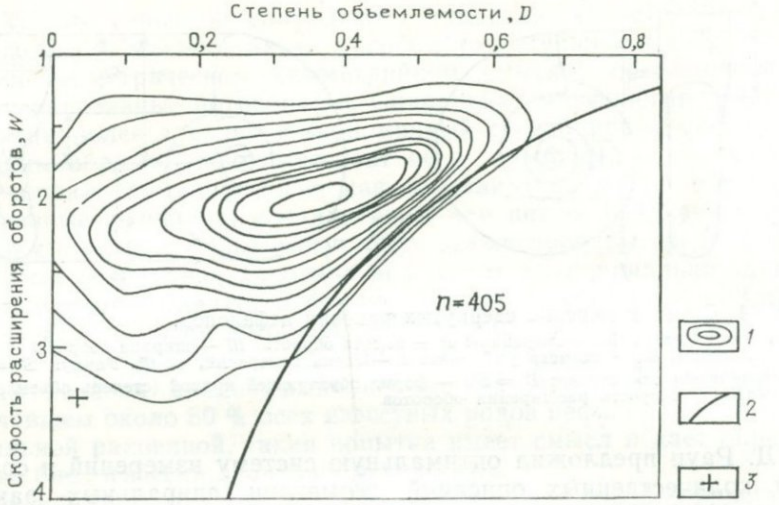


Рис. 15. Схема распределения по форме раковин аммоноидей. *По Д. Раупу.*

1 — изолинии плотности точек, полученных в результате измерения голотипов типовых видов или экземпляров другого вида данного рода; *2* — линия, ограничивающая поле раковин с несоприкасающимися (развернутыми) оборотами (справа); *3* — положение раковины современного *Nautilus pompilius*. Здесь и далее до рис. 25 *n* — число измеренных раковин

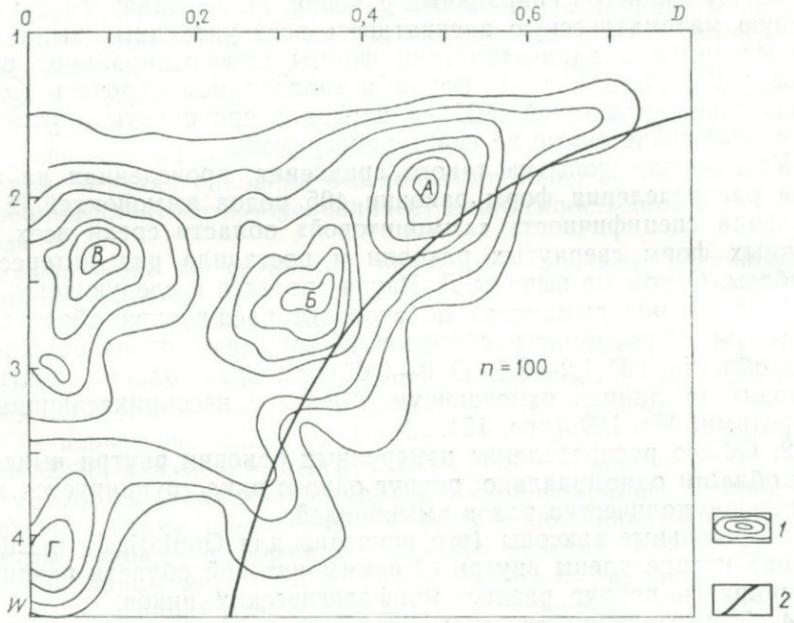


Рис. 16. Схема распределения по форме плоскоспиральных раковин Nautiloidea (Tarphycerida и Nautilida).

Отчетливо видны четыре морфологические области отвечающие выделенным морфогруппам раковин — *А, Б, В, Г*; *1* — изолинии плотности точек; *2* — линия, ограничивающая поле раковин с несоприкасающимися (развернутыми) оборотами справа

тот факт, что *Nautilus*, а может быть, и все наутилоидеи в ходе эволюции приспособились к другому адаптивному пику» [2124].

Эти выводы явились лишь постановкой ряда вопросов. Анализ более обширного материала позволяет дать более определенные ответы на некоторые из них и провести возможную адаптивную интерпретацию особенностей основных геометрических типов свернутой раковины. Было измерено и проанализировано более 2070 экземпляров спиральных раковин, принадлежащих к 1200 видам 787 родов, 9 отрядов цефалопод. Установлены четыре наиболее «популярных» морфологических типа свернутых раковин, вокруг которых группировалось наибольшее число родов в разных таксонах цефалопод. В разные геологические эпохи среди определенных групп преобладали представители разных морфотипов.

Ключом к выделению основных типов послужило распределение наутилоидей (отряды Tarphycerida и Nautilida, рис. 16). В отличие от схемы «общеаммонитового» распределения Д. Раупа распределение наутилоидей (100 родов) оказалось более равномерным. На фоне этой равномерности выделились четыре морфологических пика, четыре области сгущения точек, соответствующих определенным параметрам формы раковины: морфологическая область *А* (модальные значения: $D \sim 0{,}5$; $W < 2$) — малообъемлющие медленно расширяющиеся раковины: морфологическая область *Б* (D 0,2—0,3; $W \sim 2{,}2$) — среднеобъемлющие раковины с умеренно расширяющимися оборотами; морфологическая область *В* ($D \sim 0{,}1$; $W \sim 2$) — сильнообъемлющие раковины с медленно расширяющимися оборотами; морфологическая область *Г* ($D < 0{,}1$; $W > 3{,}3$) — сильнообъемлющие раковины с быстро расширяющимися оборотами.

Весьма показательно изменение распределения формы раковины наутилоидей во времени (рис. 17). Раннепалеозойские Tarphycerida практически не заходили в область сильнообъемлющих (инволютных) раковин, наибольшее число родов было сосредоточено в области *А*.

Каменноугольные Nautilida обладали большим количеством представителей с объемлющими оборотами: область морфологического пика отчетливо сдвинута в сторону более инволютных и быстрее расширяющихся раковин. Пик располагается в морфологической области Б вблизи «общеаммонитового» (и «общецефалоподового») пика. Среди триасовых наутилид были представители с разнообразной раковиной, причем появились морфологические типы, характерные для областей *В* и *Г*. Эти два типа строения свернутых цефалопод — единственные среди меловых и кайнозойских наутилид.

По данным П. Уарда [2454, фиг. 3], те же морфологические области занимали и юрские наутилиды. Современный *Nautilus* по форме раковины располагается в области *Г*. Полученные данные с полной определенностью показывают, что эволюция формы раковины среди наутилоидей проходила по пути приобретения более инволютной и быстро расширяющейся раковины. После позднe-

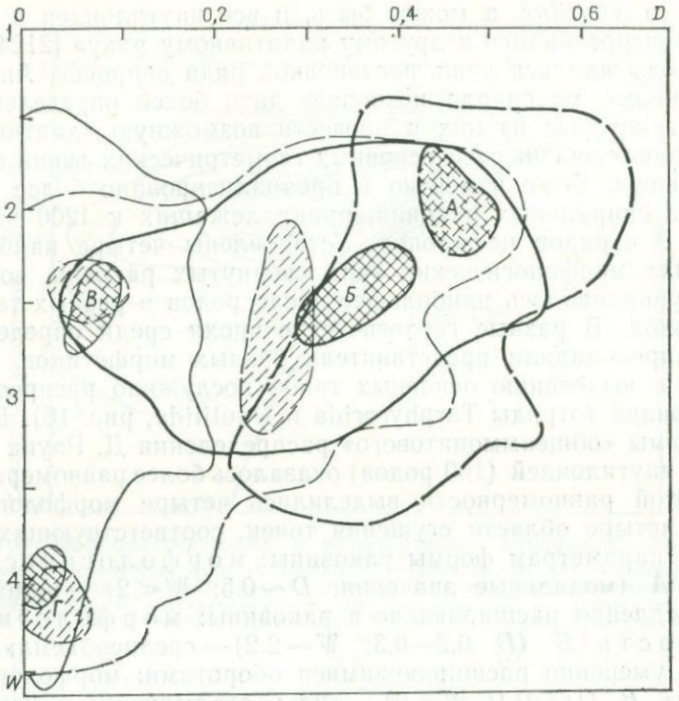


Рис. 17. Схема распределения по форме раковин Nautiloidea во времени.

1—4 — морфологические области: *1* — ордовикских и силурийских Tarphycerida, *2* — каменноугольных Nautilida, *3* — триасовых Nautilida, *4* — меловых и кайнозойских Nautilida; *5—8* — морфологические пики форм: *5* — ордовикских и силурийских, *6* — каменноугольных, *7* — триасовых, *8* — меловых и кайнозойских; *А, Б, В, Г* — морфологические группы свернутых раковин

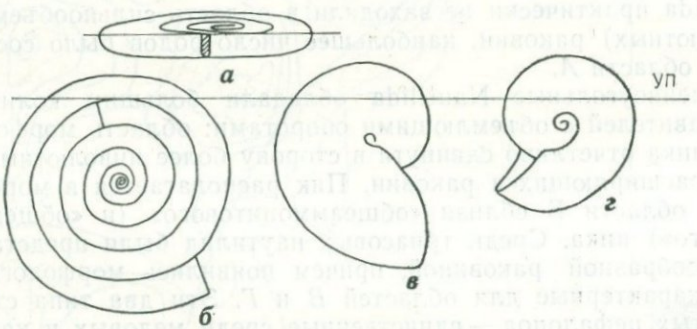


Рис. 18. Плавучесть и устойчивость спиральных раковин с различной скоростью расширения оборотов и степенью их объемлемости. *По Р. А. Рейменту.*

а, б — медленно расширяющиеся эволютные раковины (*Dactylioceras*): *а* — очень высокая плавучесть, полная неустойчивость положения, *б* — положение в воде такой же раковины, если размер жилой камеры более 1,5 оборотов, низкая плавучесть и относительная устойчивость; *в* — быстро расширяющаяся инволютная раковина (*Nautilus*): максимальная устойчивость, плавучесть малая, но больше, чем в случае *б*; *г* — умеренно расширяющаяся, средне-инволютная раковина (*Ceratites*), максимальная плавучесть, умеренная устойчивость; УП — уровень погружения раковины в воду при пустых камерах фрагмокона и заполненной водой жилой камере

триасового кризиса в развитии отряда Nautilida среднеинволютные и эволютные формы среди них вообще не возникали. Форма раковины современного *Nautilus* — не случайное уклонение, а результат длительного эволюционного процесса.

Основываясь на общих соображениях и экспериментальных данных Р. А. Реймента [2147], полученных на моделях раковин, обладающих разной скоростью расширения оборотов (рис. 18), можно сделать заключения о функциональном значении отмеченных тенденций. Увеличение скорости расширения оборотов уменьшает потенциальную плавучесть раковины, т. е. для достижения нейтральной плавучести быстрорасширяющимся формам (Nautilus в приведенном примере) требовалось приложить меньше усилий, чем медленнорасширяющимся. Увеличение степени инволютности оборотов (уменьшение расстояния образующей спирали от центра свертывания) способствовало сближению центра тяжести и центра плавучести, что облегчало достижение безразличного равновесия, упрощало управление плавучестью и ориентированным положением в воде. Этими качествами обладают представители морфологических областей *В* и *Г*, различаясь скоростью расширения оборотов.

Формы области *Г*, к которым принадлежит современный Nautilus, исходя из теоретических соображений, должны быть придонными обитателями (низкая плавучесть), обладающими хорошей маневренностью и способностью принимать любое положение в воде (легкость достижения безразличного равновесия), не способными, судя по форме поперечного сечения раковины, к длительному активному плаванию, но с вероятной возможностью к кратковременным быстрым перемещениям (гладкая обтекаемая раковина) с малой инерционностью. Эта теоретическая модель хорошо согласуется с данными о бентопелагическом образе жизни *Nautilus*, полученными в последние годы. Вероятно, представители морфологической области *Г* принадлежали к той же адаптивной зоне.

Исходя из общих соображений, наиболее выигрышной, казалось бы, должна быть форма раковины из морфологической области *В*. Эти представители сочетают высокую потенциальную плавучесть медленно расширяющихся форм и преимущество в достижении безразличного равновесия сильнообъемлющих форм. Они были распространены среди палеозойских аммоноидей, но редки среди наутилоидей (триасовые Gonionautilus, Gryponautilus, Callaionautilus). Однако такая форма раковины неизбежно влекла за собой очень сильное изменение формы мягкого тела животного, в частности мантийной полости. Из более или менее цилиндрического (как у форм из области *А*) или конического (как у форм из областей *Б* и *Г*) мягкое тело должно было приобрести сплющенную до листовидной и латерально изогнутую до серповидной в сечении форму. Ясно, что уменьшение объема и усложнение формы мантийной полости приводило к резкому ослаблению органа активного движения — воронки, к ограничению

подвижности. Пожалуй, единственный возможный образ жизни для представителей морфологической группы *Б* — планктонный, а большой запас плавучести и простота достижения безразличного равновесия заставляют предполагать их эпипланктонное существование.

В значительной степени сходными адаптивными характеристиками должны обладать медленнорасширяющиеся эволютные формы, которые типифицируются морфологическим пиком в области *А*. Как показано в экспериментах Р. А. Реймента [2147] на примере Dactylioceras, такие формы при длине жилой камеры до 1 оборота имеют настолько высокую плавучесть и настолько малую устойчивость, что при отсутствии механизмов, утяжеляющих раковину, занимают почти горизонтальное положение на поверхности воды. Для достижения равновесного вертикального положения в воде для них необходимо было иметь жилую камеру, занятую мягким телом с плотностью, близкой к плотности воды, не менее чем в 1,5 оборота. Такие формы реально существовали.

Теоретически необязательно иметь жилую камеру указанной длины. Камера может быть короче, но тогда необходимо, чтобы последние камеры фрагмокона были бы заполнены жидкостью, так чтобы суммарно объем утяжеленной части раковины составлял не менее полутора оборотов. При этом оказывается, что вся система «мягкое тело+заполненные камеры фрагмокона+«пустые» камеры» имеет плавучесть, меньшую чем *Nautilus* — представитель морфологической области *Г* (см. рис. 18). Таким образом, основными гидростатическими характеристиками раковины представителей области *А* являются малая устойчивость, высокая потенциальная плавучесть (но при относительно устойчивом положении реальна низкая плавучесть), наличие длинного субцилиндрического до червеобразного мягкого тела, форма которого диктуется геометрией раковины.

Последний признак в адаптивной интерпретации указывает на то, что у таких животных мантийная полость не могла обеспечить сильного пропульсивного импульса, что исключает возможности быстрого плавания [1996] и заставляет считать их принадлежащими планктону. Высокая потенциальная плавучесть позволяет предполагать, что они могли совершать значительные вертикальные миграции. Вероятно, близким адаптивным аналогом этих форм является современная *Spirula* со сходным геометрическим типом раковины. Хотя раковина спикулы внутренняя, это с функциональной точки зрения не имеет значения.

Представители со спиральной раковиной из области *Б* («общеаммонитовый» морфологический пик) обладают во всех отношениях средними гидростатическими и гидродинамическими характеристиками, которые в принципе обеспечивают максимальные экологическую пластичность и адаптивную широту. Поэтому неслучайно именно здесь располагается «общеаммонитовый» (и «общецефалоподовый») морфологический пик. Эта морфологическая область была наиболее популярной. В разные геологические

эпохи такой морфологией обладали представители различных систематических групп. В некоторых же группах вообще не было форм этого типа.

Можно предположить следующую адаптивную интерпретацию особенностей строения раковин из морфологической области *Б*. Сравнительно короткая жилая камера и умеренно перекрывающиеся обороты свидетельствуют о функционально развитой мантийной полости и, следовательно, о способности животного к передвижению с помощью воронки, существенно более активному, чем позволяло строение раковин областей *А* и *В*. Таким образом, для них необязателен планктонный образ жизни. Тафономические данные о преимущественно раздельном захоронении наутилоидей с раковиной типа *Г* и аммонитов с раковиной типа *Б* (как в палеозое, так и в особенности в мезозое) указывают на их обитание в существенно различных адаптивных зонах. Это не позволяет относить аммонитов к бентопелагической жизненной форме. Исключая представителей с раковиной морфологического типа *Б* из планктонной и бентопелагической жизненных форм и учитывая их способность к более активному способу передвижения, мы должны прийти к заключению о их принадлежности к нектонной или нектобентосной адаптивной зоне.

В самом определении нектона как адаптивной жизненной формы существуют различные аспекты. Вопрос об отнесении тех или иных конкретных представителей к нектону зависит от того, каким из критериев придавать основное значение. В качестве определяющих критериев можно предположить пелагическое существование и способность к активному плаванию как возможность активно преодолевать расстояния на какой-то порядок больше, чем длина собственного тела, как абсолютная скорость передвижения, как независимость собственного движения от течений, как активный поиск пищи, а также способность размножаться в толще воды. Совершенно очевидно, что все эти критерии в значительной степени относительны и взаимодополняемы.

Морфологические параметры, выраженные в коэффициентах обтекаемости, определяемых экспериментально [1421], и числа Рейнольдса не позволяют точно определять нектонные формы даже среди ныне живущих нераковинных форм, хотя они и позволяют выявить потенциальную «степень» нектонизации. «Нектонные» морфологические параметры могут оставаться и нереализованными в действительном образе жизни животного. Наглядным примером этого могут служить данные Ю. А. Алеева [11]. По гидродинамическим показателям (характер поперечного сечения, обтекаемость, числа Рейнольдса) отмечается значительное перекрытие полей, характеризующих нектонные и планктонные формы. По своим параметрам цефалоподы со свернутой наружной раковиной, несомненно, попадут, судя по экспериментам с моделями, в это обширное поле перекрытия.

Приведенные выше соображения о степени развития аппарата активного движения и форме мягкого тела, обусловленные морфо-

логией представителей типов *А* и *В*, позволяют отделить планктонные формы, даже если по гидродинамическим параметрам они попадают в поле перекрытия, но разделение нектонной и нектобентосной жизненных форм представляется весьма сложным. Достоверно этого можно достигнуть лишь прямым наблюдением за образом жизни, что невозможно.

Существуют представления о том, что нектонные цефалоподы появились вообще геологически поздно, на протяжении позднего кайнозоя, что к собственно нектерам можно относить лишь кальмаров открытого океана [742]. Вполне вероятно, что среди древних цефалопод со свернутой наружной раковиной не было аналогов этой нектонной группы. Это, однако, не означает, что из нектона нужно исключать современных неритических кальмаров и те формы ископаемых, наружная свернутая раковина которых обладает параметрами, максимально удовлетворяющими по соотношениям с другими типами свернутых раковин гидродинамическим требованиям нектонной жизненной формы. При этом, конечно, сохраняется относительность выводов (что, впрочем, характерно для большинства морфофункциональных и экологических заключений, сделанных на палеонтологическом материале). Она обусловлена как неполнотой палеонтологической летописи (сама же полнота относительна, и в связи с применением новых методов исследований может существенно изменяться), так и невозможностью прямого наблюдения.

В качестве особенностей раковины морфологического типа *Б*, свидетельствующих о большей нектонизации, можно рассматривать следующие. Форма поперечного профиля раковины: дисковидные со сжатым дорсовентрально сечением раковины рассматриваются потенциально более нектонизированными; наличие скульптурных особенностей, способствующих устойчивому положению раковины при активном движении, также считается приспособлением к нектонному образу жизни. В качестве таковых можно рассматривать присутствие нескольких килей на наружной стороне оборота, уплощенность или вдавленность края и вообще наличие продольных скульптурных элементов. Сильно уплощенные дисковидные формы с острым килем на наружной стороне, по-видимому, обладали скорее хорошей маневренностью, чем высокой скоростью движения, на что указывал Б. П. Марковский [622], хотя сечение раковины и допускает последнее.

Остаются слабо исследованными в функциональном и адаптивном отношении особенности поперечной скульптуры, столь разнообразно развитой у раковин морфологического типа Б. Рассматривать их просто как украшения, не контролируемые адаптивно, по-видимому, нельзя. Само присутствие поперечной скульптуры жестко скоррелировано со степенью инволютности раковины. Твердо установлено, что при инволютности $D<0{,}2$ поперечно скульптированные формы возникали как редкое исключение. Среди крайне эволютных форм (морфологическая область *А*) более 80 % представителей несут поперечную скульптуру. Исключение среди них

составляют литоцератиды, однако многие из них имеют сильно развитые воротники, игравшие явно стабилизирующую функцию, что однозначно решает вопрос о планктонном образе жизни этих представителей. Учитывая малую устойчивость раковин морфологического типа *А*, более вероятно, что основная функция поперечной скульптуры — повышение устойчивого положения в толще воды. Некоторое значение, по-видимому, небольшое, поперечная скульптура могла иметь и для повышения прочности раковины, особенно если принять положение о значительных вертикальных миграциях, свойственных этим формам.

Для представителей морфологического типа *Б* поперечная скульптура точно так же должна была иметь функцию сохранения устойчивого положения животного, но не в статическом, как в предыдущем случае, а в динамическом (из-за несомненно большей активности) режиме. Поперечные ребра могли выполнять роль своеобразных стабилизаторов при движении.

Нельзя также не отметить одной особенности в развитии поперечных ребер, отличающих свернутые раковины аммоноидей и наутилоидей. У наутилоидей поперечные ребра при переходе через наружную сторону оборота изгибаются выпуклостью назад, к начальной камере, т. е. следуют в своих очертаниях линиям нарастания и вырезу гипономического синуса на устьевом крае. У аммоноидей ребра переходят через наружную сторону оборота либо прямо поперечно, либо с отчетливым, иногда значительным изгибом выпуклостью к жилой камере. Ни по сохраняющимся очертаниям устьевого края, ни по линиям нарастания у аммоноидей не отмечается вентрального выреза устья, соответствующего гипономическому синусу.

Кажется несомненным, что эти различия в морфологии отражают весьма существенные различия в строении воронки — аппарата активного движения. У современного наутилуса воронка представляет собой мускулистое образование в виде листка, свернутого конусом, с несросшимися краями. Такое строение позволяет менять направление и силу реактивной струи. Подвижность воронки дает возможность животному изменять направление движения, вплоть до плавания головой вперед. Возможно, что наличие гипономического синуса на устьевом крае раковины отражает подвижность воронки. Вместе с тем двулепестковое строение, несомненно, ограничивает устойчивое «тяговое» усилие этого реактивного движителя. Современный наутилус способен развить скорость в 25 см/с лишь на протяжении 2—3 с.

Устойчивое и равномерное движение активно плавающих современных внутреннераковинных цефалопод обеспечивается воронкой, представляющей собой сплошную коническую трубку, не способную изгибаться назад и сообщить животному «попятное» движение. Правда, у некоторых кальмаров имеются внутри воронки специальные приспособления, позволяющие осуществлять резкое торможение за счет изменения направления выбрасываемой из воронки струи.

Поскольку в настоящее время мнение о близости аммоноидей и внутреннераковинных по строению мягкого тела общепризнанно, есть основания полагать, что строение воронки у них было сходным. Вероятно, воронка у аммоноидей обеспечивала преимущественно поступательное движение, а маневрирование осуществлялось, как и у внутреннераковинных, с помощью щупалец-рук. Высказанные соображения вполне объясняют отсутствие гипономического синуса на раковинах аммоноидей и особенности их поперечной скульптуры.

Таким образом, можно сделать вывод, что выделенные четыре основные морфологические группы свернутых раковин, которые типифицируются определенными модальными значениями параметров геометрической формы, по Д. Раупу (для группы *А*: $D \sim 0{,}5$, $W < 2$; для группы *Б*: $D \sim 0{,}2$—$0{,}3$; $W \sim 2{,}2$; для группы *В*: $D \sim 0{,}1$, $W \sim 2$; для группы *Г*: $D < 0{,}1$, $W > 3{,}3$), обладают существенно различными гидростатическими и гидродинамическими качествами, отражающими обитание их хозяев в адаптивных зонах моря и свидетельствующими о их принадлежности к разным жизненным формам.

Представители морфологических групп *А* и *В* могут рассматриваться как планктонные; группы *Б* — как нектонные (неритические) и нектобентосные; группы *Г* — как бентопелагические жизненные формы. Эти оценки являются относительными, между морфологическими группами (как, впрочем, и между адаптивными типами, которые они отражают) имеются переходы. Однако прослеживание этих переходов и изменений в геометрической форме раковины на протяжении исторического развития групп позволяет вынести определенные суждения об адаптивных сдвигах в их эволюции и о взаимных конкурентных отношениях. Выше были кратко рассмотрены эти изменения у наутилоидей. Далее они будут показаны для основных групп палеозойских и мезозойских аммонитов.

Отряд Agoniatetida. Распределение по скорости расширения оборотов и степени объемлемости раковины 66 родов этого отряда резко неравномерное (рис. 19). Выделяются две отчетливые морфологические области: эволютных, медленно расширяющихся, и инволютных раковин. Среди последних, в отличие от наутилоидей (см. рис. 16), области медленнорасширяющихся (группа *В*) и быстрорасширяющихся раковин (группа *Г*) не разделены: имеется только один пик, занимающий промежуточное положение ($D \sim$ $\sim 0{,}02$—$0{,}1$; $W \sim 2{,}5$—3); эти формы можно классифицировать как инволютные умереннорасширяющиеся. К ним принадлежало большинство родов надсемейства Medlicottiacea. В адаптивной интерпретации их можно классифицировать как нектонные или нектобентосные формы и переходные к бентопелагическим. Отдельные крупные таксоны среди агониатитов характеризуются специфичной формой раковины. Наиболее разнообразен подотряд Cephroceratina, для него невозможно указать наиболее «типичную» форму раковины. Для подотряда Anarcestina характерны боль-

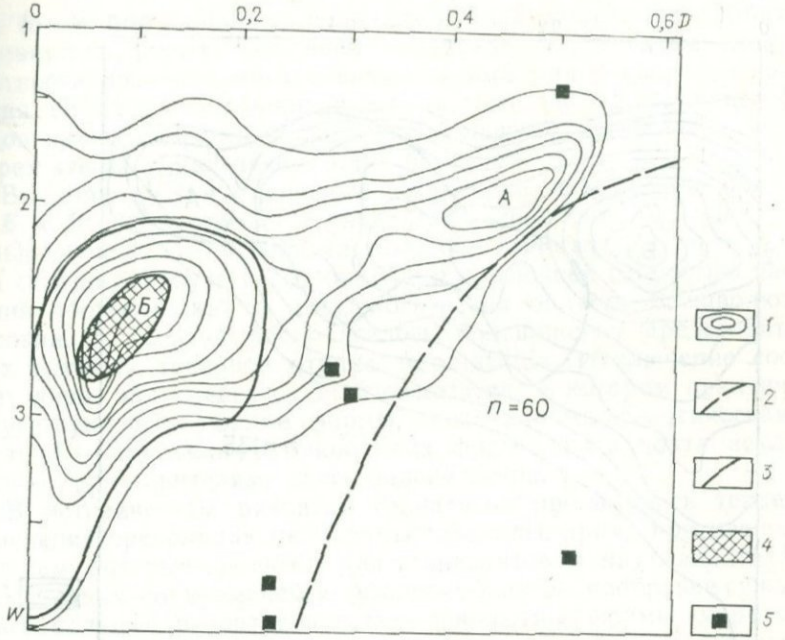


Рис. 19. Схема распределения по форме раковин Agoniatitida.

1 — изолинии плотности точек; *2* — линия, ограничивающая поле раковин с несоприкасающимися (развернутыми) оборотами (справа); *3* — граница морфологической области надсемейства Medlicottiaceae; *4* — морфологический пик Medlicottiaceae; *5* — положение родов надсемейства Mimogoniatitacea, исходного для отряда Agoniatitida.
Для агониатитов в целом характерны два морфологических пика (морфогруппы *А* и *Б*), для медликоттий — один (морфогруппа *Б*)

шие вариации степени объемлемости оборотов ($D \sim 0{,}5$—$0{,}01$), но в целом малая скорость расширения оборотов ($W < 2$). Представители подотряда принадлежали в основном планктону.

Среди Prolecanitina выделяются две морфологически и адаптивно раздельные группы. Роды надсемейств Medlicottiacea и Sagecerataceа занимали отмеченную выше промежуточную морфологическую область, тогда как представители Prolecanitacea располагались в нетипичной для всего отряда области ($D \sim 0{,}2$—$0{,}3$; $W \sim 2{,}5$; морфологическая область *Б*).

Как отмечалось выше, представители этой морфологической области обладают наибольшими экологическими потенциями и поэтому не случайно, что у происходящих от них морфологически специализированных Medlicottiacea и Sagecerataceа прослеживается и адаптивная специализация в сторону бентопелагических форм. В составе Prolecanitacea имеются два рода с эволютной раковиной, что в адаптивном плане указывает на их планктонизацию. Прослеживание изменений формы раковины агониатитов во времени показывает, что предковое для отряда надсемейство Mimocerataceа характеризуется чрезвычайно большим разбросом скорости расширения оборотов. Все их представители располага-

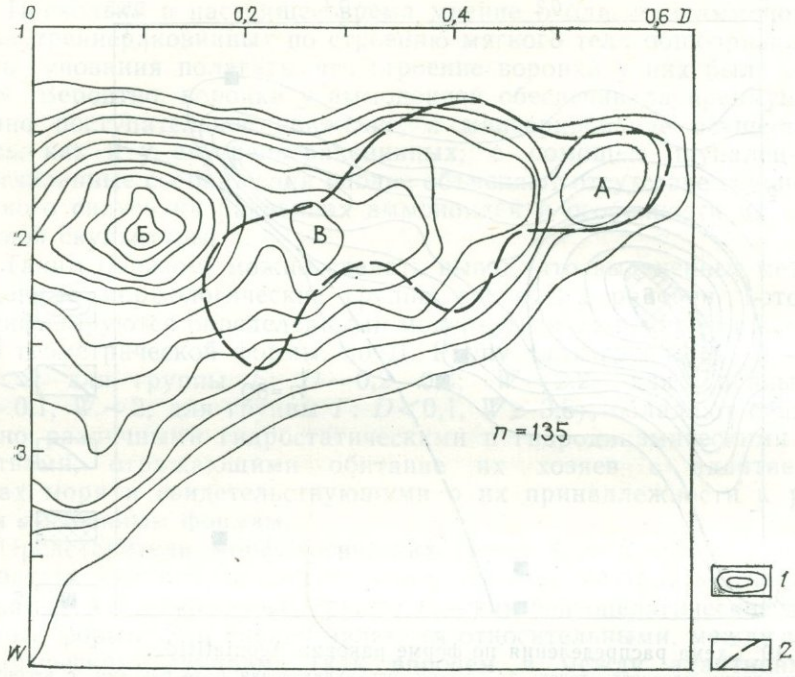


Рис. 20. Схема распределения по форме раковин Goniatitida.

1 — изолинии плотности точек; *2* — морфологическая область надсемейства Gastrioceratataceae. Выделяются три морфологических пика (морфогруппы *А*, *Б*, *В*). Представители надсемейства Gastrioceratataceae входили в морфогруппы *А* и *Б*

ются вблизи линии, отделяющей свернутые формы от форм с несоприкасающимися оборотами. Ранне- и среднедевонские агониатиты быстро освоили практически все характерные для цефалопод типы свернутой раковины. Морфологическая область позднедевонских представителей отряда заметно сужается; каменноугольные агониатиты занимали еще более ограниченную область с преобладанием почти инволютных (D менее 0,15) умеренно расширяющихся ($W = 2{,}2—2{,}7$) форм. Область морфологических типов раковины позднейших — пермских и триасовых представителей — располагается целиком в области инволютных раковин со скоростью расширения, близкой к таковой *Nautilus*. Таким образом, в историческом развитии агониатитов преобладало то же направление в сторону доминирования инволютных быстрорасширяющихся форм, которое было свойственно и наутилоидеям, проделавшим этот путь на несколько миллионов лет раньше.

Отряд Goniatitida. Распределение преобладающей формы раковины у представителей этого отряда (рис. 20) имеет целый ряд существенных отличий. Отмечается сдвиг преобладающих значений скорости расширения оборотов в сторону меньших значений, т. е. к преобладанию медленно расширяющихся рако-

вин (более потенциально плавучих и адаптивно более планктонизированных форм). Основной «водораздел» на схеме изолиний плотности проходит по значениям весьма малой скорости расширения ($W<2$) в сравнении с агонититами ($W\sim2{,}5$). Менее 15 % родов имеют скорость расширения большую, чем $W\sim2{,}5$, и лишь у трех эти значения превосходят $W=3$.

Выделяются три морфологических пика, отвечающие областям *А*, *Б* и *В*. В отличие от агониатитов и наутилоидей существенно большее число родов занимает морфологическую область *Б*, хотя она сильно сдвинута в сторону форм с меньшей скоростью расширения оборотов, как и морфологическая область В инволютных раковин, в которой располагалось большинство представителей всех крупных таксонов отряда Agoniatitida. Исключение составляет лишь надсемейство Gastrioceratacea, в котором практически отсутствуют инволютные формы, тогда как морфологическая область *А* — максимально эволютных форм занята почти исключительно представителями этого надсемейства.

В историческом развитии гониатитов проявлялись тенденции изменения преобладающей формы раковины, прямо противоположные тем, которые отмечены для агониатитов и наутилоидей. Если у последних со временем морфологическое разнообразие сужалось и все большее развитие получали инволютные формы (морфологические группы *В* и *Г*), то у гониатитов разнообразие геометрических типов форм возрастало и появлялись более эволютные и медленнорасширяющиеся раковины. Поскольку различия в форме раковины отражают различия в экологии и местообитаниях, то, вероятно, экологическое разнообразие гониатитов в процессе эволюции возрастало. Однако это отражало скорее не занятие крупных адаптивных зон, а приспособление к сравнительно ограниченным экологическим нишам в пределах планктонной адаптивной зоны.

Таким образом, представители наутилоидей, агониатитов и гониатитов обладали в целом раковинами одной и той же геометрической формы. Чрезвычайное морфологическое сходство между отдельными представителями этих крупных групп известно уже давно. Интересно сравнить распределение формы раковин у представителей, существовавших одновременно. На схеме (рис. 21) отчетливо видно несовпадение областей наиболее распространенной формы раковины, свойственной названным таксонам. Следовательно, представители наутилид, агониатитов и гониатитов в каменноугольное время обладали существенно различной морфологией раковины и обитали часто в разных адаптивных зонах [52]. Гониатиты составляли подавляющее большинство в планктоне; наутилоидеи были преимущественно нектобентосными; агониатиты, обладавшие более инволютными раковинами, принадлежали частично к нектону и частично, вероятно, переходили к бентопелагическому образу жизни.

На той же схеме показаны области, которые заняли наутилиды в конце палеозоя и в триасовом периоде. Можно полагать, что морфологический сдвиг наутилид в область инволютных и быстро-

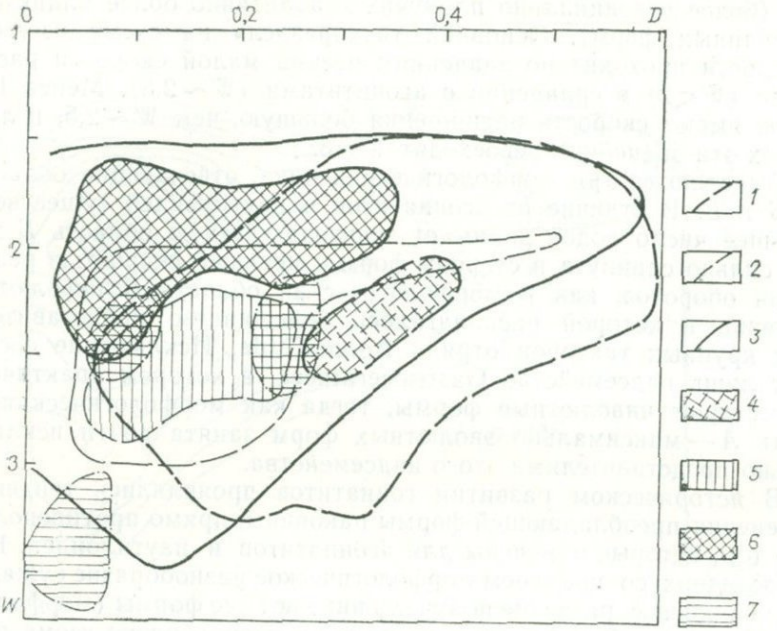


Рис. 21. Схема распределения по форме раковин одновременно существовавших каменноугольных представителей отрядов Nautilida, Agoniatitida и Goniatitida.

1—3 — морфологические области: *1* — Nautilida, *2* — Goniatitida, *3* — Agoniatitida; *4—7* — морфологические пики: *4* — Nautilida, *5* — Goniatitida *6* — Agoniatitida, *7* — триасовых Nautilida

расширяющихся раковин обусловлен вымиранием занимавших эту область аммоноидей и адаптацией к новым условиям в освобождавшейся зоне. Возможно также, что здесь они оказались более конкурентоспособными и вытеснили аммоноидей. В триасовом периоде область, отвечающая морфологическому пику наутилид, была занята «новыми» аммонитами — цератитами. Таким образом, наутилиды в триасе оказались под тройным конкурентным давлением: цератиты вытесняли их из нектобентосной и нектонной адаптивной зоны; в планктоне преобладали гониатиты и цератиты; бентопелагическая зона была занята агониатитами. Не этим ли объясняются необычные морфологические «эксперименты» триасовых наутилид (возникновение у них сложно складчатой перегородки — Clydonautilidae, Siberionautilidae, антицератитовой перегородочной линии — *Yakutionautilus* [28]) и, наконец, почти полное вымирание в конце триаса (известный позднетриасовый кризис, когда длительное время существовал лишь один род наутилид)? Наутилиды выжили, окончательно перейдя к бентопелагическому существованию, в адаптивную зону, которую они занимают по настоящее время, выдержав здесь конкуренцию со стороны юрских и триасовых аммоноидей. Некоторые попытки адаптивной радиации

предпринимались наутилидами в меловое время, когда они были существенно разнообразнее.

В развитии мезозойских аммоноидей не наблюдается таких резких морфологических сдвигов, как у палеозойских представителей данного класса. Схема распределения формы раковины в отряде Ceratitida значительно отличается от рассмотренных выше. Хотя общее разнообразие морфологических типов цератитов то же самое, однако наибольшее число родов сосредоточено в морфологической области *Б* ($D \sim 0{,}3—0{,}4$; $W \sim 2{,}25$). Подобного единого морфологического пика не имел ни один из рассмотренных выше отрядов.

Как уже указывалось, такая морфология наружной раковины характеризуется некоторым «средним», оптимальным соотношением гидростатических и гидродинамических качеств и наибольшей адаптивной широтой. По-видимому, именно за счет этого в сочетании с некоторыми, пока неясными преимуществами в строении мягкого тела и способе управления плавучестью, которые выражались в известном усложнении лопастной линии, позволили этому отряду вытеснить ранее существовавших примитивных аммоноидей, что, возможно, привело к их вымиранию. Однако и сами цератиты уступили пришедшим им на смену новым группам юрских и меловых аммоноидей. В морфологическом и, по-видимому, экологическом смысле последние буквально пришли «на их место».

Общая схема распределения родов юрских и меловых аммоноидей по морфологическим параметрам практически совпадает с цератитовой схемой (рис. 22) с тем же единым морфологическим пиком, приходящимся на область «оптимального» строения. Однако в отличие от цератитов среди них проявилась отчетливая морфологическая дифференциация трех групп отрядного ранга. Если подавляющее большинство представителей отряда Ammonitida оставалось в области морфологического пика, то Phyllocerida занимали совершенно отличную область, совпадающую с той, которая была характерна для гониатитов в девоне и для агониатитов — в перми. Морфологически они были совершенно обособлены от одновременно существовавших Lytocerida.

Морфологическая область и пик Lytocerida сдвинут в область эволютных раковин почти вплотную к линии, отделяющей формы с несоприкасающимися оборотами. В адаптивной интерпретации такое распределение раковины означает следующее: большинство литоцерид тяготело к планктонной адаптивной зоне, филлоцератид — к нектонной и бентопелагической, аммонитиды принадлежали преимущественно нектобентосу.

Среди наиболее многочисленного в юре и в мелу отряда аммонитид, несомненно, существовали морфологически и экологически разнообразные формы. Тем не менее даже при самом общем рассмотрении заметно весьма существенное изменение преобладающей формы раковины от ранней юры к позднему мелу. В ранней юре при значительном разнообразии преобладали более медленно

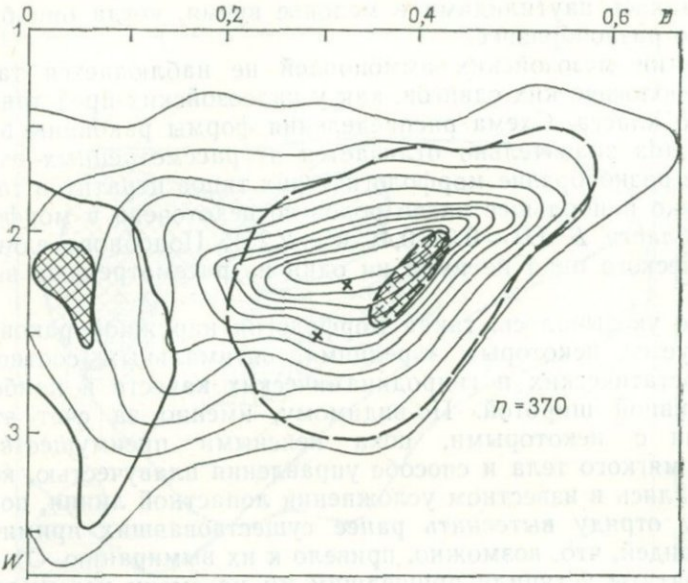


Рис. 22. Схема распределения по форме раковин мезозойских аммононидей.

1 — изолинии плотности точек; *2, 3* — морфологические области отрядов: *2* — Phyllocerida, *3* — Lytocerida; *4, 5* — морфологические пики: *4* — Lytocerida, *5* — Phyllocerida: *6* — представители Phyllocerida, не попавшие в морфологическую область этого отряда

расширяющиеся и эволютные формы ($D \sim 0{,}4$—$0{,}5$; $W \sim 2$), к мелу прослеживается сдвиг общего морфологического пика в сторону среднеинволютных умеренно расширяющихся раковин ($D \sim 0{,}3$; $W \sim 2{,}5$). Такая тенденция в изменении преобладающей формы раковины характерна для эволюции всех рассмотренных крупных таксонов, за исключением гониатитов.

Рассмотренные схемы, на которых каждый род представлен одной, в значительной мере случайной точкой (ибо нет никакой гарантии и в том, что типовой вид рода обладает «типичной» для рода морфологией), несомненно, дают представление о степени распространенности определенного морфологического типа в составе крупного таксона. Такой подход позволяет интерпретировать основные морфологические группы свернутых раковин как наиболее вероятные адаптивные типы, показать, что возникновение и развитие таксонов высшего ранга связано с проникновением в новую адаптивную зону, что сами эти таксоны могут рассматриваться не только как систематические, но и как экологические группировки. В ряде случаев на этом основании удается проследить основные черты экологической эволюции групп, их взаимные конкурентные отношения. Тем не менее все это позволило пока выяснить только самую общую картину.

Предлагаемый морфофункциональный и как его следствие экологические подходы могут, по-видимому, оказаться полезными и

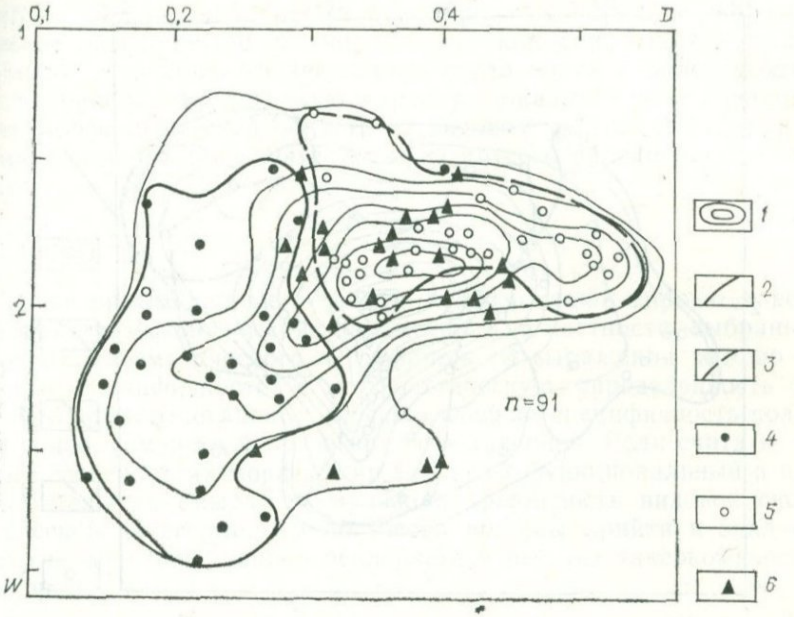


Рис. 23. Схема распределения по форме раковин родов семейства Simbirskitidae (Perisphinctaceae, Ammonitida).

1 — изолинии плотности точек; *2*, *3* — морфологические поля родов: *2* — *Craspedodiscus*, *3* — *Speetoniceras*; *4* — род *Craspedodiscus* (7 видов, 29 экз.); *5* — род *Speetoniceras* (12 видов, 22 экз.); *6* — род *Simbirskites* (5 видов, 30 экз.)

на более низком систематическом уровне, вплоть до видового. С их помощью можно подойти к определению видов как биологической реальности в функциональном и экологическом аспектах (вид как обитатель единичной экологической ниши, сколько видов — столько экологических ниш).

Возможность и правомерность таких исследований может быть проиллюстрирована результатами изучения по той же методике некоторых произвольно выбранных таксонов в пределах отряда Ammonitida. Единственным мотивом для выбора материала была возможность проведения измерений на достаточно большом количестве родов в составе семейства, подродов и видов в составе рода, а также экземпляров одного вида.

Поле морфологического разнообразия семейства Simbirskitidae (рис. 23) достаточно велико, положение морфологического пика обусловлено главным образом представителями двух из трех родов семейства, тогда как представители рода *Craspedodiscus* весьма сильно отличаются морфологически от двух других родов. Следующие схемы (рис. 24) иллюстрируют специфичность морфологии шести подродов рода *Aulacostephanus*. На приводимой схеме (см. рис. 24) показано распределение морфологических особенностей для трех из них. Несмотря на некоторое перекрытие, морфологические области для каждого из этих подродов сущест-

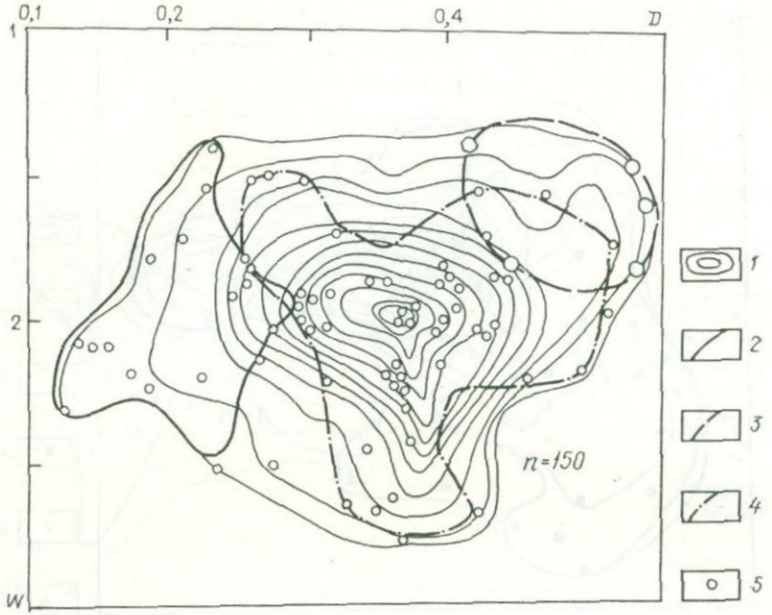


Рис. 24. Схема распределения по форме раковин подродов рода *Aulacostephanus*.

1 — изолинии плотности около 150 точек, принадлежащих 34 видам 6 подродов; морфологические поля подродов: *2* — *Aulacostephanus*, *3* — *Xenostephanus*, *4* — *Aulacostephanoceras*; *5* — точки результатов измерений

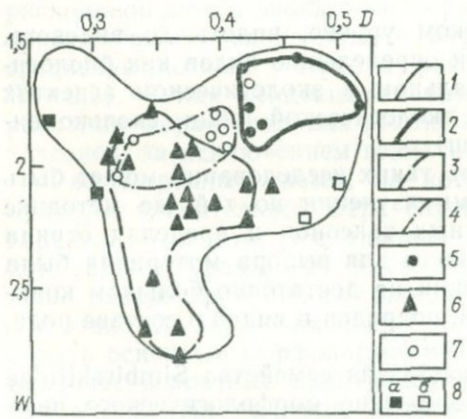


Рис. 25. Схема распределения по форме раковин видов подрода *Aulacostephanus* (*Aulacostephanoceras*):

1 — морфологическое поле названного подрода; *2—4* — морфологические поля: *2* — *A.* (*A.*) *autissiodorensis*, *3* — *A.* (*A.*) *eudoxus*, *4* — *A.* (*A.*) *volgensis*; *5—8* — точки результатов измерений раковин видов: *5* — *A.* (*A.*) *autissiodorensis*, *6* — *A.* (*A.*) *eudoxus*. *7* — *A.* (*A.*) *volgensis*, *8* — *A.* (*A.*) *undorae* (*a*) и *A.* (*A.*) *rigilis* (*b*)

венно различаются. Согласно Б. Циглеру [2517], они развивались по независимым линиям от подродов рода *Rasenia*: *Aulacostephanoides* — *Aulacostephanus* и *Aulacostephanites* — *Aulacostephanoceras*. В первой линии (см. рис. 24) заметно ясное изменение в морфологии, выражающееся в приобретении более инволютной раковины. Во второй линии (рис. 25) при переходе от *Aulacostep-*

hanites к *Aulacostephanoceras* несколько увеличивается морфологическое разнообразие, но морфологический пик остается на том же месте, несколько увеличивается число видов с более эволютной раковиной. Аналогичную картину, доказывающую специфичность морфологической области на видовом уровне, иллюстрирует схема для видов рода *Deshaesites* из другого надсемейства аммонитид.

* *
*

Приведенные данные в целом подтверждают хорошо известный факт: морфологические параметры и, в частности, выбранный метод их математического и графического выражения хорошо отражают специфичность и морфологическую определенность видов. Столь же отчетлива и морфологическая специфичность подродов, родов, семейств и более крупных таксонов. Если считать, что в этих особенностях морфологии заключен функциональный и приспособительный смысл, то, признавая реальность видовой систематической категории, мы логически должны прийти к заключению о не меньшей степени реальности и высших таксономических категорий.

1.4. РЕКОНСТРУКЦИИ ВЫМЕРШИХ ОРГАНИЗМОВ

Упоминание реконструкций вымерших организмов (палеонтологических реконструкций) невольно вызывает в памяти опубликованные в статьях и книгах, в том числе популярных, многочисленные палеоландшафты с их населением и рисунки отдельных реконструированных животных и растений. Однако это лишь малая доля той реконструктивной работы, которая выполняется палеонтологами. Ведь к реконструкциям относятся и многочисленные соображения о строении отдельных органов, далеко не всегда передаваемые изображениями. Этого вида реконструкции можно называть частными в отличие от тотальных реконструкций, изображающих целый индивид. В пределе тотальная реконструкция должна показывать не одну какую-то стадию онтогенетического цикла (обычно приводится дефинитивная стадия), а весь этот цикл. Методы частных и тотальных реконструкций кроме некоторых специальных случаев совпадают и будут рассмотрены совместно.

ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Прежде всего необходимо остановиться на общем смысле палеонтологических реконструкций. Если оставить в стороне их педагогическое и популяризационное значение (в популярной литературе и в преподавании палеонтологической морфологии и систематики очень часто используют изображения реконструированных форм), то основной смысл реконструкций состоит в суммировании мор-

фологического знания, в приведении палеонтологического материала к виду, допускающему интерпретацию ископаемых форм в понятиях, используемых для современных форм, а в конечном счете — в сведении разнообразия современных и ископаемых форм в одну систему, в единую филогенетическую последовательность. Таков морфотаксономический смысл реконструкций. Не менее важен и их эколого-физиологический смысл — реконструкции содействуют решению вопросов палеофизиологии и осуществлению морфофункционального и экосистемного анализов.

Попытки реконструировать некогда жившие формы по находимым фрагментам сопровождали палеонтологические исследования почти с самого начала. Это были как специальные исследования, так и не вполне осознанные действия. Ж. Кювье прославился многими своими реконструкциями, даже если это были реконструкции-описания, не сопровождаемые изображениями. В палеоботанике аналогичные исследования начались позже и путем сравнения с современными формами реконструировались лишь отдельные части растений. Тотальные реконструкции ископаемых растений стали обычными лишь во второй половине XIX в. (О. Геер, К. Гранд-Эри и др.).

Интересно, что в публикациях прошлого века реконструкции не всегда отделялись от иллюстративной документации материала, так что по изображениям не всегда можно понять, что присуще найденным экземплярам, а что дорисовано. Это вмешательство реконструкций в документальные иллюстрации характерно для многих работ прошлого века; в виде анахронизма с этим приходится сталкиваться и в современных работах (например, при неумеренной ретуши фотографий).

В литературе не так много работ, специально посвященных принципам реконструкции растений или животных, и, по-видимому, нет работ, в которых был бы составлен исчерпывающий перечень принципов, с помощью которых реконструируются ископаемые организмы вообще.

Два главных принципа были ясно сформулированы еще Ж. Кювье: использование актуалистической модели и выявление корреляции органов в организме. Без знания современных организмов палеонтологические реконструкции невозможны. Даже сталкиваясь с нацело вымершими таксонами и такими органами, которые отсутствуют у современных организмов, мы все равно вынуждены опираться на актуалистические сопоставления, подыскивая современные гомологи хотя бы каких-то элементов ископаемых форм. Когда палеонтологические реконструкции опираются на актуалистические модели, то тем самым производится гомологизация органов. Поскольку использование гомологий осмысленно лишь в рамках определенного таксона (его ранг может не иметь значения), то это значит, что выбору актуалистической модели должно предшествовать хотя бы предварительное определение ископаемого объекта, т. е. решение, к какому таксону (пусть очень высокого ранга) данный объект относится.

Строго говоря, выбираемая модель не обязательно должна быть актуалистической. Она может быть взята из числа ранее реконструированных или известных в более полной сохранности ископаемых форм. Поэтому лучше говорить не об актуалистической, а о типологической модели. Ведь нам важно типологическое (морфотаксономическое) единство изучаемой и сравниваемой форм.

Говоря о корреляции органов, Ж. Кювье имел в виду прежде всего их функциональную зависимость, морфофункциональный анализ (см. 1.1). Однако далеко не во всех случаях мы можем придать корреляции (повторяющемуся сочетанию частей) определенный функциональный смысл. Да и сама функциональная связь может заключаться не в том, что части функционируют совместно, а в том, что они имеют общую морфогенетическую детерминацию (например, могут быть связаны с плейотропным действием генов). Для реконструкции важно одно — чтобы по присутствию одной части можно было судить или о недостающей части, или о гомологии наблюдаемой непонятной части.

Первые два принципа палеонтологических реконструкций используют совместно: мы подыскиваем типологическую модель в расчете на то, что ее части скоррелированы так же, как и у реконструируемой формы. Вообще для палеонтологических реконструкций характерно совместное приложение различных принципов, которые выступают как аспекты единого процесса. В наиболее сложных реконструкциях совместно используются все принципы.

Выбор типологической модели опирается на принятое таксономическое решение, которое можно считать предпосылкой всей работы по реконструкции. Кроме таксономических требуются и морфологические (точнее, мерономические) предпосылки, когда мы ищем типологическую модель не только по таксономической, но и по морфологической принадлежности ископаемого. Например, мы можем не знать, к какому таксону относятся дисперсные зубы, раковины или листья, но уже то, что мы отнесли найденные формы к меронам «зуб», «раковина» и «лист», означает принятие определенных мерономических решений в качестве предпосылки.

Наконец, предпосылками по отношению друг к другу выступают частные и тотальные реконструкции. Прежде чем воссоединять разбросанные в захоронении части скелета, мы должны мысленно реконструировать (реставрировать) их, если они повреждены. Иногда типологической моделью для реставрации служат другие части того же организма. Так, одни позвонки мы реставрируем по облику других позвонков того же скелета. Здесь частная реконструкция опирается на допущение, что данный скелет принадлежит одному индивиду, т. е. на тотальную реконструкцию, завершить которую можно лишь после частных реконструкций. В этом примере ясно выступает другая общая особенность палеонтологических реконструкций — их принципы используются не только совместно, но и в обратной связи, они служат корректи-

вами и предпосылками друг для друга, взаимно освещают друг друга, так что все исследование идет итеративно, т. е. путем последовательных приближений.

Приведенный пример со скелетом и позвонками иллюстрирует следующий принцип реконструкций тафономический. Палеонтологические реконструкции в большей или меньшей степени опираются на тафономические исследования (см. 3.3), при выполнении которых в свою очередь приходится обращаться к результатам, полученным при палеонтологических реконструкциях.

Тафономический критерий подразумевает совместное нахождение частей в одном захоронении. Однако для реконструкций можно использовать и более общую локализацию тех частей, прижизненная связь которых предполагается. Единичное совместное захоронение может ничего не значить, важна его повторность в разрезе и на площади. Совпадение ареалов и стратиграфического распространения частей можно использовать для реконструкций. Это общий принцип пространственно-временной локализации частей, частным и предельным случаем которого можно считать тафономический принцип.

Используемые в реконструкциях типологические модели позволяют судить о том, как соединялись при жизни части, встречаемые в захоронениях порознь, дисперсно. В качестве такой модели могут выступать другие ископаемые экземпляры, у которых интересующие нас части не разъединились при захоронении. В этих случаях обычно говорят об органической связи частей (например, рострах белемнитов, соединенных с фрагмоконом, или так называемых «fused clusters» конодонтов, или семенах, соединенных с ветками растений). Наблюдение органической связи частей, обычно находимых дисперсно, можно считать разновидностью обращения к типологической модели, а можно считать использование этой связи самостоятельным принципом, поскольку речь идет о получении, а не просто выборе типологической модели.

В палеоботанике для реконструкций широко используют сходство некоторых признаков у находимых дисперсно частей. Эти признаки выступают в роли маркера. Таковы, например, эпидермальные признаки, которые могут быть общими у листьев и репродуктивных частей. Само использование маркеров подразумевает наличие сильной корреляции между частями и их маркерами, а также устойчивость и специфичность маркера для данного таксона. Таким образом, обращение к маркерам можно считать частным случаем принципа корреляции и конкретизацией таксономических и мерономических предпосылок реконструкции. Специфика использования маркеров, оправдывающая выделение его в самостоятельный принцип, заключается в том, что мы опираемся здесь не на определенную типологическую модель с присущей ей корреляцией частей, а на общее представление о том, что у организмов некоторые тонкие структуры, используемые как маркеры, могут характеризовать разные части.

Можно привести еще и иные принципы, применяемые в палеонтологических реконструкциях и конкретизирующие общенаучные принципы: использование метода исключений; итеративность исследования с последовательными приближениями и др. Более того, каждый из сформулированных принципов можно представить частным случаем определенного более общего познавательного принципа. Так, использование типологической модели есть частный случай типологических экстраполяций [653, 654], принцип корреляции конкретизирует принцип инвариантности и т. д.

Таким образом, можно предложить следующий перечень специальных принципов, используемых в палеонтологических реконструкциях:

1) принцип типологической, в том числе актуалистической модели;

2) принцип корреляции частей организма (в том числе функциональной);

3) принцип установления органической связи частей, в результате чего мы получаем новую типологическую модель;

4) принцип общей пространственно-временной локализации частей (в том числе тафономический критерий);

5) принцип маркера, общего для дисперсных частей.

Каждый из перечисленных принципов имеет свои ограничения. Типологическая модель и задаваемые ею корреляции частей могут оказаться несостоятельными из-за того, что в пределах таксона корреляция частей не всегда выполняется. Органическая связь частей может быть кажущейся или быть связанной с прижизненным соединением разных организмов (например, некоторые предполагаемые конодонтоносители, по-видимому, были животными, питавшимися обладателями конодонтов).

Общая пространственно-временная локализация свойственна и компонентам повторяющейся экосистемы (например, повторяющаяся ассоциация гриба и высшего растения). Наконец, маркер может оказаться гетерогенным. Чтобы избежать ошибок, необходимы, во-первых, осознанное и обоснованное применение каждого из принципов и, во-вторых, взаимный контроль гипотез, выдвигаемых с помощью разных принципов.

РЕКОНСТРУКЦИИ РАСТЕНИЙ

Вопросы реконструкции водорослей в литературе не освещены. При реконструкции известковых водорослей, изучаемых с помощью шлифов и пришлифовок, главная задача состоит в восстановлении общего вида слоевища по отдельным срезам. Методика последовательных серийных срезов с одного слоевища применяется у этих водорослей очень редко и только для крупных объектов. О несохраняющихся частях, таких, как спорангии и гаметангии, чаще всего приходится судить лишь косвенно, обращаясь к актуалистической модели. При исследовании динофлагеллят приходится изучать отдельно цисты и подвижные стадии (если

они вообще известны). Сопоставить те и другие обычно не удается. У кокколитофорид чаще всего приходится иметь дело с разрозненными кокколитами, соединение которых в коккосферы известно лишь в редких случаях.

Способам реконструкции высших растений посвящены как специальные разделы в статьях и монографиях [520, 1341, 1707, 1836 и др.], так и специальные статьи [516 и др.]. Для растений в большей степени, чем для животных, свойственно прижизненное отделение и повторное развитие частей (листьев, генеративных органов). Лишь немногие ископаемые остатки растений, попавшие в захоронения, могут быть сопоставлены по сохранению прижизненного сочетания частей с такими остатками животных, как колонии мшанок и кораллов, раковины фораминифер, моллюсков и брахиопод, скелеты радиолярий и тетрапод, панцири трилобитов и морских ежей. Основная масса палеоботанического материала — это разрозненные листья, куски стеблей, оболочки миоспор, остатки фруктификаций. Понятно поэтому, что для палеоботаники реконструкция прижизненного сочетания разрозненных в захоронении частей — гораздо более сложная и несравненно чаще встающая проблема, чем для палеозоологии.

В целом для реконструкции растений используют все рассмотренные принципы реконструкций, но по сравнению с животными значение некоторых из них больше или меньше. Различие в значении отдельных принципов связано прежде всего с тем, что у растений степень корреляции между разными типами органов часто слабее или неопределеннее. Поэтому внешне очень сходные части могут принадлежать растениям, далеко отстоящим друг от друга в системе, и, следовательно, могут сочетаться с принципиально разными частями. Например, папоротниковидные вайи со строением перышек, свойственным форм-роду *Pecopteris*, известны у папоротников порядков Zigopteridales, Botryopteridales, Marattiales, Osmundales и Polypodiales (s. l.), а также у голосеменных порядков Callistophytales и Peltaspermales. Соответственно, найдя листву такого типа и не имея данных о том, с какими органами размножения сочетались вайи обнаруженного вида *Pecopteris*, мы не сможем реконструировать недостающие органы растения. Эта особенность растений усложняет не только процедуру их реконструкций, но и таксономическо-номенклатурные процедуры (см. 4.1).

Слабость корреляции частей и опасность крупных ошибок при реконструкции растений с помощью актуалистической модели и корреляции были осознаны в палеоботанике не сразу. Более того, это осознание — определенный этап в профессиональном становлении каждого палеоботаника. То же можно сказать и о самом стремлении и умении реконструировать общий облик растений. То и другое появилось в палеоботанике не на заре ее развития, как не сразу появляется и в деятельности палеоботаника, если только его этому не учили специально. Можно назвать целые палеоботанические школы, где издавна практикуется широкое обращение ко

всем доступным способам реконструкции изучаемых растений, и школы, где эти реконструкции выполняются редко и лишь тогда, когда имеющийся материал буквально «напрашивается» на эту работу.

Вследствие этого данные о реконструированных растениях и прижизненном сочетании отдельных частей чрезвычайно неравномерно распределены по флорам прошлого во времени и в пространстве, а также по разным систематическим группам. Например, в отношении папоротников существует устойчивая и давняя традиция устанавливать прижизненное сочетание вегетативных и репродуктивных вай. В отношении голосеменных такая традиция существует при изучении, например, юрских флор Европы и лишь в последние десятилетия стала достаточно сильной при изучении триасовых европейских флор. Очень мало реконструированных растений для позднего палеозоя и мезозоя Катазии. Работы по реконструкции позднепалезойских растений Ангариды развернулись лишь в последние годы. Попытки реконструировать прижизненные сочетания органов у покрытосеменных буквально единичны. Неслучайно до сих пор установлены лишь единичные надродовые таксоны вымерших покрытосеменных, хотя сейчас уже ясно, что древнейшие покрытосеменные принадлежали вымершим семействам, порядкам и, может быть, даже классам.

Реконструкции высших растений — важная часть таксономической работы палеоботаника, поскольку, не установив прижизненной связи разных органов, невозможно ввести ископаемые растения в одну систему таксонов с современными растениями. Палеоботаники часто нарушали это общее правило, результатом чего были многочисленные таксономические ошибки, причем некоторые из них повлекли за собой дальнейшие весьма важные ошибочные заключения. Именно так произошло с остатками древнейших покрытосеменных. В домеловых отложениях описывались якобы принадлежащие покрытосеменным листья и пыльца. В меловых отложениях указывались находки листьев современных родов и семейств. Эти заключения не подкреплялись данными о прижизненном сочетании органов. В результате вся проблема происхождения и ранней эволюции покрытосеменных была представлена неправильно, что затормозило и ее решение с помощью палеоботанических данных.

То, что реконструкция растений важна и для решения конкретных стратиграфических задач, не в полной мере осознается до сих пор. Чаще всего при сопоставлении флористических комплексов сравнивается их списочный состав без учета того, что под одинаковыми названиями могут выступать сходные части существенно разных растений. Учет этого обстоятельства особенно важен при сопоставлении разнопровинциальных комплексов растений, когда присутствие общего форм-рода может вообще ничего не значить для стратиграфии. Например, присутствие сходных облиственных побегов хвойных (типа *Pseudovoltzia* и *Ulmannia*) в верхней перми (цехштейне) Западной Европы и в казанском

ярусе Русской платформы не свидетельствует об одновозрастности вмещающих отложений, поскольку ассоциирующие фруктификации тут и там совершенно разные (более примитивные в казанских отложениях).

В подобных случаях стратиграфические сравнения должны выполняться по растениям, для которых получены хотя бы частичные реконструкции. Правда, здесь мы сталкиваемся с номенклатурной проблемой. В палеоботанике не существует узаконенной процедуры названия реконструированных растений. В. А. Красилов [516] предлагал опираться на название одного из таксонов, входящих в реконструированное сочетание таксонов, и сопровождать это название словом «restitutio» (сокращенно «rest.»). Например, *Nilssonia* Brongniart, 1825 rest. Harris, 1941— реставрированное растение, соответствующее родам *Nilssonia* (листья), *Beania* (женские фруктификации) и *Androstrobus* (микростробилы). Этот прием пока не получил распространения в литературе. Он неприменим в тех случаях, когда в реконструкцию входит лишь часть каждого из включаемых в нее таксонов. Например, с вайями типа *Callipteris* ассоциируют женские фруктификации типа *Peltaspermum* [662] и *Autunia* [1830]. Сочетание с пельтоидами Peltaspermum известно также у *Tatarina* и *Lepidopteris*. Вполне возможно, что в перми США с *Autunia* сочетались также листья *Gigantopteris*. Поэтому лучше обозначать реконструируемое растение всем комплексом таксонов, вошедших в реконструкцию, например, *Callipteris conferta* (Sternb.).— *Autunia sp.*— *Pterispermostrobus gimmianus* W. Remy — *Cordaicarpus ovoides* Weiss — *Vesicaspora sp.* Для краткости можно брать лишь часть таксонов, если это не чревато путаницей. Скажем, для многих целей приведенное реконструированное растение может быть обозначено без риска путаницы как *Callipteris conferta-Autunia — Pterispermostrobus*. Тот же способ применим к родам. Например, в перми и триасе встречаются растения, которые можно обозначить как *Glossophyllum — Stiphorus*, *Glossophyllum — Leuthardtia* и *Kirjamkenia — Stiphorus* [662]. Эти комплексные названия обозначают таксономические единицы, которые можно назвать ансамбль-видами и ансамбль-родами.

Идеалом для палеоботаники была бы такая ситуация, когда все таксономические, филогенетические, стратиграфические, фитогеографические и иные исследования опирались бы на ансамбль-роды и ансамбль-виды. Поэтому получение реконструкций для всех ископаемых растений — непреходящая задача палеоботаники, имеющая большое практическое значение.

Как известно, принципы реконструкции растений и животных совпадают, но значение каждого из принципов различно. Чаще всего палеоботаник обращается к совместному захоронению частей и ищет на разных частях общие маркеры (рис. 26), имея в виду какие-то актуалистические или ископаемые модели (рис. 27), которые могут подсказывать определенные корреляции. Иными словами, представления о моделях и корреляциях служат скорее общим теоретическим фоном для заключения, чем ведущим

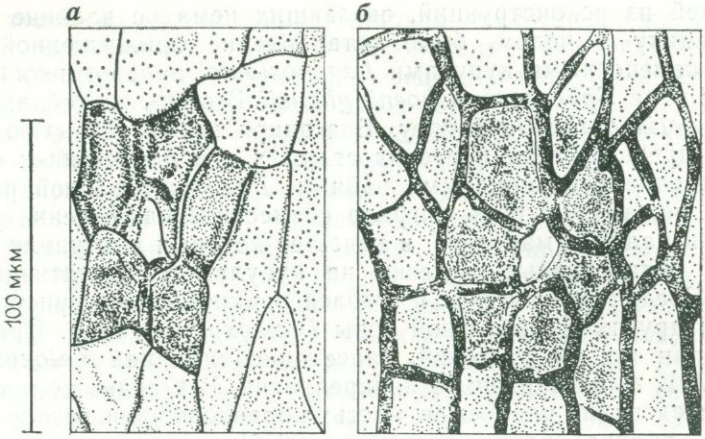


Рис. 26. Однотипные устьица на семеносной капсуле *Leptostrobus laxiflora Heer* (*а*) и листе *Czekanowskia rigida Heer* (*б*), принадлежащих одним и тем же растениям, верхняя юра Буреинского бассейна. *По В. А. Вахрамееву, М. П. Долуденко*

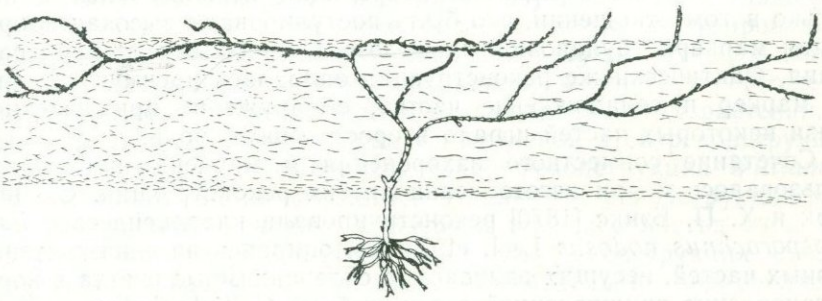


Рис. 27. Реконструкция среднекаменноугольной *Selaginella fraipontii* (Lecl.) Schlank. et Leism., показанной на фоне ствола лепидодендрона. *По К. М. Шлаккеру, Г. Э. Лейстману.*
Моделью реконструкции служили современные виды *Selaginella*

способом работы. Практически процедура реконструкции в палеоботанике варьирует в зависимости от имеющегося материала, который может различаться полнотой сохранности остатков, полнотой представительства разных частей, количеством разных растений, попавших в захоронения. Многое зависит также от технической оснащенности исследования, от ограничений на время его выполнения, от полноты коллекций и просто от квалификации палеоботаника.

Разбирать детально специфику работы для всевозможных сочетаний перечисленных условий здесь невозможно. Поэтому ограничимся некоторыми показательными примерами, взяв как удачные и впоследствии подтвердившиеся, так и оказавшиеся ошибочными реконструкции.

Одной из реконструкций, оказавших немалое влияние на палеоботанику в целом, было установление прижизненной связи между семеносными купулами *Lagenostoma,* папоротниковидными вайями типа *Sphenopteris hoeninghausii* Brongn. и стеблями типа *Lyginopteris oldhamia* Binney. Благодаря этому открытию утвердилось представление о птеридоспермах как о растениях с семенами и папоротниковидными вайями. Для выполненной реконструкции решающую роль сыграло совместное нахождение разных частей и наличие маркеров, в качестве которых выступили характерные булавовидные железки на купулах и вегетативных органах. Соединение листьев и стеблей подкреплялось присутствием у тех и других своеобразной коры *Dictyoxylon* — типа. Придаточные корни тех же растений, ранее описанные как *Kaloxylon hookeri* Will., были найдены в прикреплении. В результате проведенных исследований удалось дать весьма правдоподобное изображение общего облика всего растения [2255]. Последующие исследования только дополняли реконструкцию, но не изменили ее в существенных чертах.

Показательно, что эта, ставшая классической, реконструкция выполнялась фактически без обращения к какой-либо актуалистической модели, а принцип корреляции использовался в ней только в том отношении, что была постулирована высокая корреляция маркера (булавовидных железок) с разными частями растения. Фактически же реконструкция опиралась преимущественно на маркер и сонахождение частей, обнаружение прижизненной связи некоторых частей играло второстепенную роль.

Сочетание совместного захоронения и маркера широко использовалось и при изготовлении других реконструкций. С. Леклерк и Х. П. Бэнкс [1870] реконструировали кладоксилеевое *Pseudosporochnus nodosus* Lecl. et Banks, опираясь на сонахождение разных частей, несущих одинаковые склеренхимные гнезда в коре. Установление прижизненной связи стеблей *Callistophyton*, листьев и семян *Callospermarion* и синангиев *Idanothekion* (или *Callandrium*) основано на одинаковых секреторных органах и сонахождении всех этих частей [2180]. В качестве маркеров не обязательно выступают микроструктурные признаки. В. А. Красилов [520], например, присутствие одинаковых катафиллов (чешуевидных листьев) у побегов *Pseudotorellia angustifolia Dolud.* и проблематических фруктификаций *Umaltolepis rarinervis Krassil.* считал доказательством их прижизненной связи.

Т. М. Гаррис в ряде работ, посвященных реконструкциям, приводил специальное обоснование используемых приемов. Так, он сформулировал следующее важное методическое положение: если мы встречаем в захоронении репродуктивные органы каких-либо растений, то вместе с ними должны быть захоронены и вегетативные части тех же растений [1707]. Исключения из этого правила очень редки (например, когда остатки испытали сильный перенос и сортировку по размерам и устойчивости частей). В таких случаях приходится сталкиваться со скоплениями семян, ши-

шек, плодов без сопутствующих листьев или с такими их фрагментами, которые не поддаются идентификации. Следовательно, для Т. М. Гарриса сонахождение было ведущим критерием установления прижизненной связи дисперсных частей. Иногда, если это допускали общие морфологические предпосылки, он заключал о связи частей только по этому признаку. При анализе захоронения Т. М. Гаррис отмечал те компоненты, для которых прижизненное сочетание частей было установлено ранее; оставшиеся компоненты иногда удавалось воссоединять, уже опираясь на метод исключения. Кроме того, Т. М. Гаррис широко использовал в качестве маркеров эпидермально-кутикулярные признаки, сходные смоляные тельца в листьях, стеблях и фруктификациях, однотипную пыльцу в микроспорангиях и в микропиле семян. Он впервые обратил внимание на то, что сонахождение остатков листьев, семян и пыльцы в копролитах также может указывать на прижизненное сочетание. Этот прием позже позволил подкрепить соображения о прижизненной связи синангиев *Pterispermostrobus gimmianus* (с пыльцой *Vesicaspora*) и листьев *Callipteris conferta* [662], а также синангиев *Permotheca* (с пыльцой *Protohaploxypinus*) и листьев *Tatarina* [659].

Остановимся теперь на некоторых поучительных неудавшихся реконструкциях. В литературе более столетия фигурировала и стала канонической реконструкция *Psilophyton princeps* Daws., которая, как оказалось [1760], объединила части трех совершенно разных растений. Ничего, кроме сонахождения этих растений, не было принято во внимание при изготовлении этой реконструкции.

Широко вошла в литературу также реконструкция *Williamsonia sewardiana* Sahni из мезозоя Индии. На реконструкции изображено растение, сходное с *Cycas* и имеющее листья типа Ptilophyllum cutchense Morris. Сейчас эта реконструкция отвергнута [1359]. Оказалось, что выбранная модель не подкрепляется данными о размерах стеблей. Листья *P. cutchense* не встречены в одном захоронении с *W. sewardiana* и имеют различные эпидермально-кутикулярные признаки. Достоверных данных оказалось недостаточно для новой реконструкции взамен отвергнутой.

В приведенных и других случаях ошибочных реконструкций палеоботаниками не были приняты во внимание тот или иной принципы. При реконструкции *Psilophyton* учитывалось только сонахождение остатков. Во втором примере решающую роль сыграла неверная выборка модели. Серьезные ошибки делаются и в тех случаях, когда палеоботаники вовсе не пытаются делать реконструкций, не используют имеющиеся сведения о прижизненном сочетании частей, а судят об их систематической принадлежности порознь, по отдельным наблюдаемым признакам. Именно так случилось с древнейшими покрытосеменными в разобранном примере.

К настоящему времени накопился весьма интересный и разнообразный материал по реконструкциям различных вымерших беспозвоночных организмов: общего облика животных, отдельных их органов и систем, а также образа жизни.

Реконструкции беспозвоночных организмов основываются, естественно, на принципах, сформулированных в начале данной главы. Однако всякий раз дают о себе знать и специфические особенности изучаемых объектов и среди них прежде всего характер и степень сохранности остатков.

Наиболее распространенный прием реконструкций беспозвоночных — сравнение вымерших организмов с ныне живущими представителями той же самой или близкородственной (принцип гомологии), реже неродственной (принцип аналогии) группы. Для тех организмов, современные представители которых не установлены, на первое место выходит один из более сложных приемов морфофункционального анализа, так называемый парадигматический подход [864]. В этом случае для определенной структуры или органа подбираются наиболее вероятные функции и для проверки каждой из них строятся гипотетические модели — парадигмы.

Исключительно ценными являются как прямые (нахождение фоссилий в прижизненной ориентировке), так и косвенные палеоэкологические данные — характер расположения и ориентировки симбионтов, поселявшихся прижизненно на поверхности тела или внутри покровов организма-хозяина, т. п. В последнем случае нередко удается расшифровать не только положение организма при жизни, но и функции его органов и систем, в первую очередь механизма поступления внутрь животного воды и пищевых частиц. Независимо от выбора способа реконструкция достоверна только в том случае, когда исследуется окаменелость хорошей сохранности. Очевидно, что при реконструкциях организмов с внутренним скелетом немаловажную, а иногда и первостепенную роль играют отпечатки мягкого тела.

Остановимся на некоторых примерах реконструкций различных, но конечно же далеко не всех беспозвоночных организмов, иллюстрирующих высказанные общие положения.

Весьма наглядно значение актуалистического подхода к реконструкциям беспозвоночных может быть показано на примере моноплакофор. Их одностворчатые, обычно мелкие колпачковидные или блюдцеобразные раковинки с почти центральной или эксцентричной вершиной и округлым или овальным устьем известны из нижне- и среднепалеозойских отложений многих геологических регионов. На внутренней поверхности многих раковин различимы от пяти до восьми пар преимущественно овальных лункообразных углублений, расположенных по кругу или подковообразно между центром раковины и ее краями, которые рассматривались как мускульные отпечатки. На основании формы раковин и характера

отпечатков моноплакофор относили первоначально к брюхоногим моллюскам, причем выделяли в качестве семейства, затем отряда и подкласса.

После обнаружения в 1952 г. в Тихом океане глубоководных моллюсков *Neopilina galatheae* появилась возможность осмысливания ископаемого материала под новым углом зрения и создания реконструкции тела и образа жизни некоторых древних родов, объединяемых теперь вместе с *Neopilina* в один класс Monoplacophora. На рис. 28 приведена реконструкция тела моноплакофоры *Scenella* из среднего кембрия Канады [2193], основывающаяся на изучении внутреннего ядра этой блюдцевидной раковины с шестью парами мелких, расположенных билатерально симметрично мускульных отпечатков. С учетом данных о строении мягкого тела *Neopilina* предполагают, что древние моноплакофоры имели широкую плоскую ногу, с помощью которой ползали по поверхности субстрата.

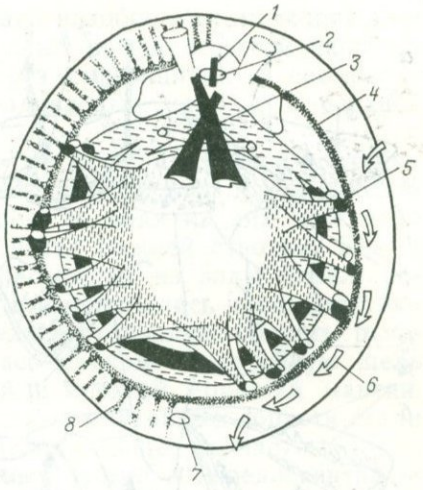


Рис. 28. Реконструкция среднекембрийского моллюска *Scenella sp.* (класс, Monoplacophora), Канада, Британская Колумбия. Ув. 4. (вид с нижней стороны тела). *По Ф. Расетти из Б. Раннегара и Ж. Пожет.*

1 — радула; *2* — ротовое отверстие; *3* — мускулы переднего отдела тела (первая пара гипотетична); *4* — мантийная линия; *5* — мускулы ноги; *6* — вероятное направление движения водного потока через мантийную полость; *7* — анальное отверстие; *8* — мантийные мускулы

Обратимся теперь к другому примеру реконструкций, когда из-за отсутствия среди современных беспозвоночных не только родственных, но даже отдаленно сходных форм сравнительно-актуалистический подход не мог быть использован. Показательными в этом отношении являются, в частности, рудисты, обладающие неповторимыми в других группах двустворчатых моллюсков формой раковин и внутренними структурами. Известно, что вследствие морфологического своеобразия некоторых их представителей первоначально относили к брахиоподам, кораллам, головоногим моллюскам и даже к усоногим ракам.

Особенно сложной для расшифровки функций внутренних скелетных элементов и реконструкции мягких тканей оказалась одна из наиболее распространенных групп рудистов — гиппуриты. Очень интересна их синтетическая реконструкция [2292], воспроизводящая функции элементов скелета, строение мягкого тела, механизм питания и газообмена (рис. 29).

В основу реконструкции положен детальный морфофункциональный анализ раковин *Hippurites radiosus*, *H. toucasi* и *H. socialis*.

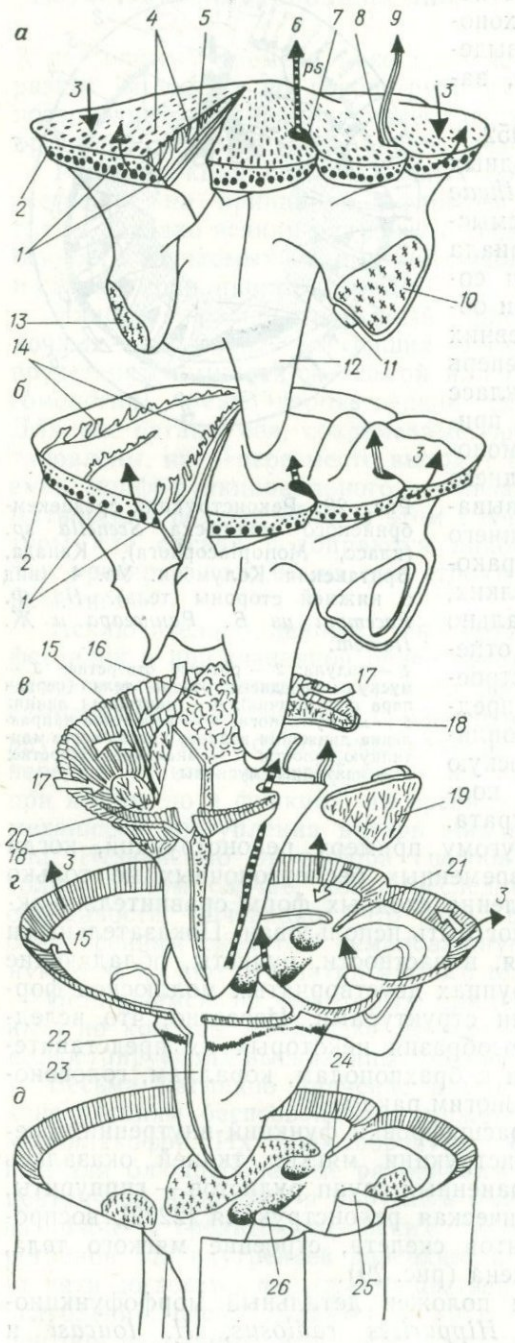


Рис. 29. Реконструкция позднемелового гиппурита (класс Bivalvia, отряд Hippuritida), Франция. *По П. В. Скелтону с упрощениями.*

а — верхняя створка; *б* — верхняя или левая доля мантии; *в* — тело моллюска; *г* — нижняя или правая доля мантии; *д* — верхняя часть нижней створки;
1 — краевые устья радиальных каналов; *2* — краевые устья пор; *3* — направление водных потоков; *4* — вводные поры; *5* — радиальные каналы; *6* — поток псевдофекалий (*ps*); *7* — оскулюм *E*; *8* — оскулюм *S*; *9* — поток фекалий (*f*); *10* — задняя миофорная апофиза; *11* — задний зуб; *12* — передний зуб; *13* — передняя миофорная апофиза; *14* — мантийная выстилка внутри пор и радиальных каналов; *15* — жабры; *16* — висцеральная масса; *17* — направление движения частиц, перемещаемых ресничным эпителием мантии и жабр; *18* — передний аддуктор; *19* — задний аддуктор; *20* — ротовое отверстие; *21* — лигамент; *22* — мантийная линия; *23* — мантийная полость; *24* — лигаментный гребень *25* — пилляр *S*; *26* — пилляр *E*

Было установлено, что аддукторы у названных видов очень короткие. Например, у *H. socialis* при диаметре раковины 20 мм и при сомкнутых створках зазор для переднего мускула-замыкателя составлял всего 1 мм, а заднего — около 0,6 мм. Максимально возможное растяжение мускула могло обеспечить увеличение зияния вдоль краев створок всего лишь на 0,5—0,8 мм. Поэтому было высказано предположение, что гиппуриты не открывали и не закрывали створки раковины. Отверстие между краями створок было постоянным и составляло доли миллиметра. В этом случае лигамент мог полностью атрофироваться, так как его функцию

стали выполнять аддукторы, действуя подобно тонким, но широким прокладкам липкого вещества. Водный поток, несущий пищевые частицы, поступал в организм через ирригационную систему — наружные поры и внутренние радиальные каналы в верхней створке.

Ток воды создавался движением ресничек мантийной выстилки на стенках пор и каналов. Так как система каналов неизменна и непрерывна по периферии створок, то вода из них поступала на всю поверхность мантийной лопасти нижней створки. Благодаря действию ресничного эпителия мантии из воды отфильтровывались пищевые частицы, которые направлялись вдоль желобка у внутреннего края лимба в передневентральную область раковины, а очищенная вода отводилась наружу через узкую щель между открытыми краями нижней и верхней лопастей мантии. Таким образом, у гиппуритов наружные мантийные лопасти стали выполнять роль аппарата улавливания пищевых частиц.

Однонаправленный поток пищевых частиц в передневентральной области нижней створки попадал на жабры и после очередной сортировки направлялся к ротовому отверстию, расположенному между двумя долями переднего аддуктора. Возможно, в процессе отбора пищевых частиц участвовали и ротовые лопасти. Нежелательные частицы оставались в мантийной полости и как псевдофекалии выводились по псевдосифону наружу через вентральный оскулюм. Анальное отверстие, через которое из организма выводились фекалии, находилось вблизи дорзального оскулюма. Газообмен осуществлялся жабрами; возможно, в этом процессе принимали участие и мантийные лопасти.

Реконструкции мягкого тела и функций отдельных систем и органов выполнены также и для других рудистов: *Diceras* [2293], *Radiolites* [2294] и др. На основании изучения микроструктуры стенки верхней створки рудистов *Osculigera* в сопоставлении с современными двустворками *Corculum* были получены доказательства симбиоза оскулигер с зелеными водорослями [2428].

Все сказанное о реконструкциях рудистов представляет интерес и для палеофизиологических исследований (см. 1.6).

Наглядный пример парадигматического подхода к реконструкции механизма питания пермских брахиопод *Prorichthofenia* приведен М. Радвиком [2189]. Весьма своеобразная раковина этих брахиопод состоит из двух неодинаковых по форме и размерам створок — конической нижней и очень маленькой плоской верхней. Согласно М. Радвику, верхняя створка была подвижной и могла открываться и закрываться. При этом возникал эффект насоса, благодаря которому к лофофорам поступал ток свежей воды с органическим детритом и удалялась вода, прошедшая через пищеварительный тракт организма. В процессе разработки реконструкции М. Радвик использовал моделирование движений верхней створки, помещенной в водную среду с суспензионными каплями масла, причем направление и циркуляция водного потока фиксировались путем киносъемки.

Надежным приемом является восстановление строения беспозвоночных организмов или их отдельных частей по фоссилизированным остаткам мягкого тела. Благодаря быстрому постмортальному замещению мягких тканей теми или иными фоссилизирующими минеральными соединениями иногда образуются биоморфозы по тонким внутренним структурам (например, кишечному тракту). Подобные реконструкции известны в ряде работ [687, 1413, 1458 и др.].

Оригинальный способ реконструкции наружного облика тела и прижизненного положения прямых ортоцератид на дне моря, основывающийся на изучении совместного нахождения раковин цефалопод и отпечатков их щупалец на поверхности грубозернистой породы из верхнего ордовика США, использован Р. Г. Флауэром [1587].

Ранее уже было сказано, что при создании реконструкций и их использовании в ходе дальнейшего изучения каждой группы ископаемых важное значение имеют морфологические особенности и характер сохранности исследуемых объектов.

Например, членистоногие заключенные в прочный хитиновый панцирь, который у морских форм еще часто обызвествляется, сохраняются весьма полно и для понимания строения животного обычно не требуется реконструкций. Лишь в отдельных случаях, как, например, с остатками из знаменитых кембрийских сланцев Беджес в течение более чем 50 лет обсуждалось фактически не строение ископаемых, а их реконструкции, сделанные тем или иным исследователем в зависимости от его представлений о систематических связях ископаемых форм. В последнее время, наоборот, предприняты новые детальные исследования, которые показали необоснованность большинства этих реконструкций.

Особое положение среди членистоногих занимают насекомые. Они редко сохраняются полностью. Обычно это только изолированные крылья или даже части крыльев. Поэтому суждения о систематическом положении насекомых неизбежно оказываются реконструкциями. Ископаемые остатки, как правило, принадлежат взрослым формам. Лишь для немногих водных насекомых известны и личинки. Личиночные стадии насекомых могут вести совершенно иной по сравнению со взрослыми особями образ жизни и иметь отличный от них внешний вид. Суждение о систематическом положении древних насекомых, таким образом, включает и определенные представления о их жизненном цикле и о строении личинок. В некоторых случаях жизненный цикл и строение разных стадий развития древних насекомых может быть реконструирован с большой полнотой. Так, для раннемеловых комаров рода *Chironomaptera* известны находки яиц, личинок, куколок и взрослых насекомых. При этом, правда, возникает проблема установления принадлежности разных стадий к единому циклу развития, к одному виду. К счастью, в местонахождении редко встречается более одного вида того же рода, представленного массовыми находками его остатков.

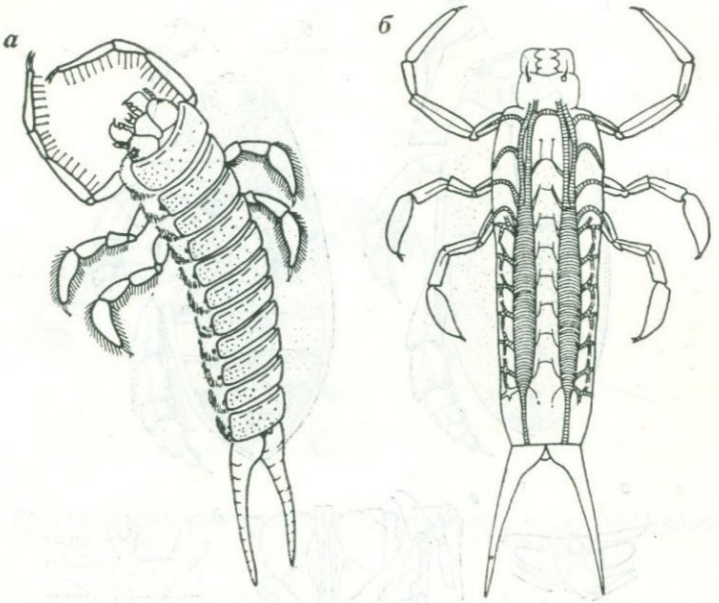


Рис. 30. Реконструкция личинки раннемелового жука *Coptoclava longipoda* Ping. *По А. Г. Пономаренко.*
а — внешний вид; *б* — трахейная система

Изредка сохранность ископаемых остатков позволяет дать детальные реконструкции древних насекомых. Особенно подробные реконструкции могут быть созданы для некоторых водных форм, находки ископаемых остатков которых весьма многочисленны.

В качестве примера можно привести реконструкцию водного жука *Coptoclava longipoda* Ping. [830], для которого известны к настоящему времени тысячи находок личинок и сотни взрослых жуков. Реконструирование этого насекомого тем более интересно, что и взрослый жук и особенно личинка совершенно непохожи на других водных жуков. Личинка была обитателем вод больших мезозойских озер, на дне которых существовали заморные условия и отсутствовала прикрепленная водная растительность. В этих условиях личинка жука вела исключительно нектонный образ жизни, передние ноги превратились в хватательные, вооруженные шипами, средние и задние — в гребные с уплощенной и расширенной пластинкой (рис. 30). Внешний вид личинки настолько необычен, что сначала были сомнения в принадлежности ее остатков не только к жукам, но и насекомым вообще. Основные трахейные стволы личинки превращены в гидростатический аппарат с мощным спиральным утолщением. Изменяя объем заключенного в трахеи воздуха, личинка могла менять плотность и перемещаться в воде в вертикальном направлении.

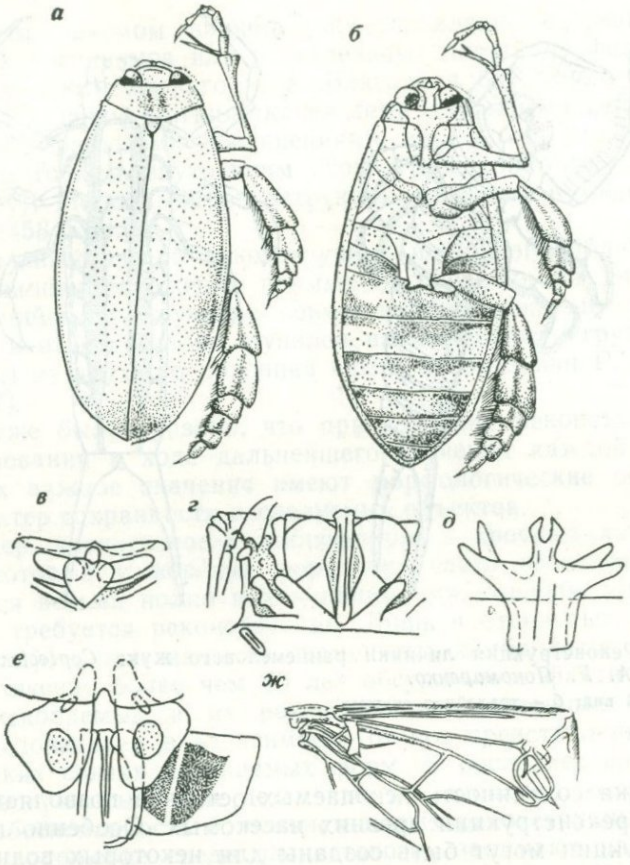


Рис. 31. Реконструкция взрослого жука *Coptoclava longipoda* Ping. *По А. Г. Пономаренко.*

а — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — среднеспинка; *г* — заднеспинка; *д* — эндоскелет заднегруди; *е* — конец брюшка и генитальные придатки самки; *ж* — крыло.

Склеротизация трахей не уступает степени склеротизации наружных покровов, что позволило дать достаточно содержательную реконструкцию строения трахейной системы древнего насекомого. Хотя коптоклава принадлежит к дитискоидным жукам, в ее строении оказалось много черт, делающих ее похожей не на других дитискоидов, а на вертячек: разделенные на две пары — верхнюю и нижнюю — глаза, длинные хватательные передние и гребные уплощенные и расширенные средние и задние ноги (рис. 31).

Вероятно, как и вертячки, этот жук обитал на поверхностной пленке воды, собирая падающих на нее насекомых или охотясь на выходящих из куколок комаров. Для подобного образа жизни жук имел большие размеры и поэтому покровы его были тонкие. Он оказался благодатным объектом для изучения и реконструк-

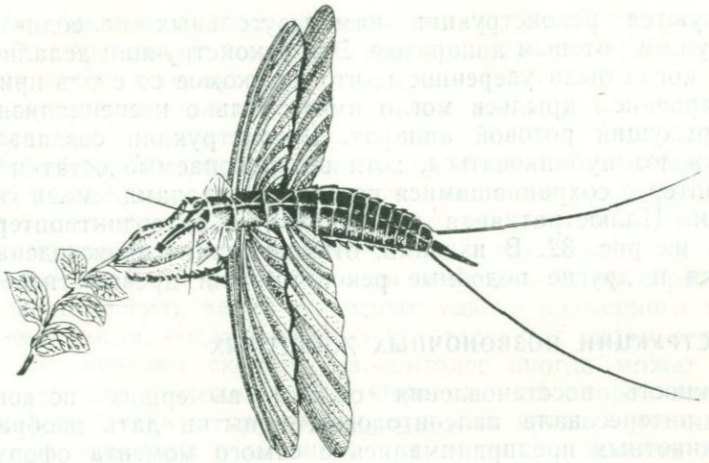


Рис. 32. Реконструкция каменноугольной палеодиктиоптеры *Goldenbergia sp.* *По А. Г. Пономаренко.*

ции внутреннего скелета и тех частей наружного, которые обычно у жука скрыты — крылья, нижняя сторона надкрылий и их запирательный аппарат, верхняя сторона груди и брюшка, генитальные придатки (см. рис. 31). В результате удалось восстановить строение жука почти полностью, с детальностью, известной лишь для немногих современных форм. Анализ строения позволил реконструировать и некоторые физиологические и поведенческие характеристики коптоклав — характер питания, плавания, вплоть до частоты гребных движений.

Реконструкция коптоклавы преимущественно направлена на выяснение как можно большего числа черт этого своеобразного вида, понимания его систематического положения и экологической роли.

Более распространенный тип реконструкций — иллюстративные, на них обычно изображаются представители полностью вымерших или, наоборот, древние представители существующих форм. В последнем случае главной целью реконструкции является стремление показать сохранение насекомыми сходного строения за десятки и сотни миллионов лет. Эти реконструкции часто бывают составными: крылья от одного вида, тело, ноги, антенны часто от иных или синтетические, реконструируемые по признакам многих родственных форм, вымерших или современных. Эти реконструкции лучше смотрятся, если насекомому придается «оживленная» поза. Для этого лучше использовать фотографии близких современных форм, что позволяет несколько уменьшить схематизм реконструкции.

Иллюстративные реконструкции широко распространены, хотя часто бывают ошибочными. Так, вплоть до настоящего времени

публикуются реконструкции каменноугольных палеодиктиоптер с грызущим ротовым аппаратом. Эти реконструкции делались в то время, когда была уверенность, что насекомое со столь примитивным строением крыльев могло иметь только неспециализированный грызущий ротовой аппарат. Реконструкции создавались и продолжают публиковаться, хотя все ископаемые остатки палеодиктиоптер с сохранившимися ротовыми органами имели сосущие хоботки. Иллюстративная реконструкция палеодиктиоптеры показана на рис. 32. В издании, откуда она воспроизведена [450], имеются и другие подобные реконструкции древних насекомых.

РЕКОНСТРУКЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Возможность восстановления облика вымерших позвоночных всегда интересовала палеонтологов, попытки дать изображения этих животных предпринимались с самого момента оформления палеонтологии как самостоятельной науки. Эти попытки имели не только чисто научное значение — сейчас мы не можем даже представить себе книгу об эволюции животного мира или музей естественной истории без художественных изображений животных, населявших нашу Землю в прошлом. И тем не менее, несмотря на огромное количество опубликованных реконструкций представителей большинства групп вымерших позвоночных, в современной палеонтологической литературе отсутствуют обобщающие работы, специально посвященные данной проблеме.

Рассматривая проблему реконструкций, прежде всего нужно помнить, что она имеет два самостоятельных аспекта. Первый аспект — реконструкция строения целого организма по тем ископаемым остаткам, которые попадают в руки палеонтологов; эта проблема — чисто научная. Другая сторона вопроса — реконструкция внешнего облика вымерших позвоночных животных и возможность их художественного изображения. Эта задача уже комплексная, требующая совместной работы специалиста-палеонтолога и художника-анималиста. Возможны, конечно, счастливые исключения, когда оба эти качества совмещаются в одном лице. Широко известны, например, реконструкции крупных советских палеонтологов А. П. Быстрова и К. К. Флерова, однако в большинстве случаев реконструкции становятся результатом творческого содружества ученых и художников. При этом, естественно, фантазия художника не должна выходить за рамки научной обоснованности.

Работа по восстановлению облика позвоночных животных чаще всего начинается с изучения палеонтологом строения скелета, поскольку в подавляющем большинстве случаев в руки ученых попадают именно костные остатки. Как указывал А. П. Быстров [125], правильно смонтированный скелет является достаточным каркасом для того, чтобы избежать особенно грубых ошибок при реконструкции общих очертаний тела. На основании строения скелета можно правильно представить себе пропорции основных частей тела животного, пределы их возможных движений. К со-

жалению, находки полных скелетов редки, чаще всего палеонтолог имеет дело с их фрагментами или даже с отдельными костями. Поэтому перед реставраторами обычно встает задача не реконструкции облика животного по скелету, а реконструкция самого скелета в целом по его частям.

Путей таких реконструкций может быть несколько. Прежде всего известны многочисленные случаи находок различных фрагментов скелетов разных экземпляров одного и того же вида, что дает возможность «собрать» полный или почти полный его скелет. Однако при этом для реконструкции естественных пропорций тела важно использовать кости животных одного размерного класса. Но даже и тогда, когда материал по отдельным видам ограничивается фрагментами скелета, палеонтолог иногда может реконструировать недостающие части. Определенной опорой здесь могут стать аналогии с другими известными представителями той же группы животных и обоснованные основоположником палеонтологии позвоночных Ж. Кювье принципы корреляций и соподчинения («subordination») органов, согласно которым строение одних органов связано с определенными особенностями строения остальных.

В то же время, говоря о корреляциях в строении различных органов животных, мы не должны забывать, что они часто отражают не столько причинные связи, сколько эмпирически установленные соотношения (например, рогатые млекопитающие непременно должны быть копытными). Но мир животных чрезвычайно разнообразен, и реальные особенности строения отдельных его представителей могут иногда выходить за рамки привычных нам соотношений. Вопрос в том, насколько хорошо мы представляем все разнообразие строения животных различных таксонов, отдельных представителей которых мы реконструируем, и есть ли в пределах интересующих нас групп животных формы, уклоняющиеся по каким-либо признакам от характерного для этих групп общего типа строения. Например, своеобразный представитель непарнокопытных халикотерий имел на пальцах не копыта, а когти, хотя по всем остальным чертам своего строения он, несомненно, должен быть отнесен к копытным. По этой особенности строения конечностей халикотерий не имеет аналогов среди других копытных, и если бы скелет его конечностей не был найден, вряд ли мы могли бы даже вообразить такое строение его пальцев, явно противоречащее всем нашим привычным представлениям.

Другой иллюстрацией сказанного может служить история реконструкции Г. Ф. Осборном и А. А. Борисяком скелетов гигантских безрогих носорогов — белуджитерия и близкого к нему индрикатерия [109]. Зная первоначально один только череп белуджитерия, Г. Ф. Осборн при попытке реконструкции всего животного придал его телу вполне «носорожий» (похожий на современных носорогов) облик (рис. 33, *а*). Однако последующие находки показали, что тело белуджитерия было совсем не таким, как у других известных ранее носорогов. После того как Г. Ф. Осборн

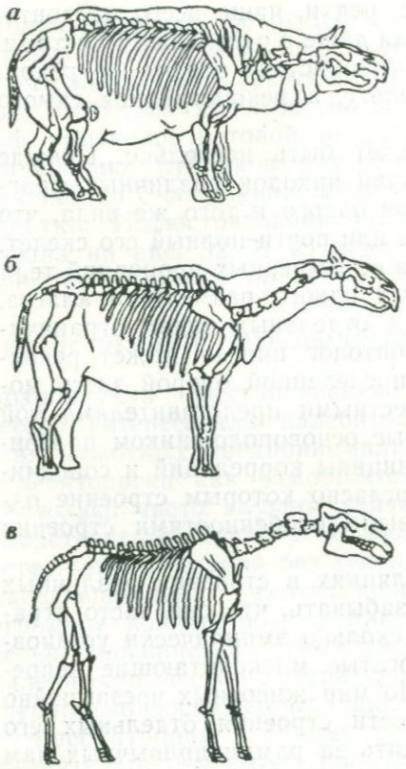


Рис. 33. Реконструкции скелета белуджитерия и индрикатерия:

а — первая реконструкция белуджитерия (*по Г. Осборну* из работы *А. А. Борисяка*); *б* — вторая реконструкция белуджитерия (*по Г. Осборну* из работы *А. А. Борисяка*); *в* — реконструкция индрикатерия (*по А. А. Борисяку*)

ознакомился со сделанным А. А. Борисяком описанием скелета конечностей очень близкого к этому виду индрикатерия, его реконструкция получила иной вид (см. рис. 33, *б*). Сам же А. А. Борисяк шел обратным путем. Не имея черепа, он в своей реконструкции индрикатерия придал слишком «носорожий» характер голове. И только когда он ознакомился со сделанным Г. Ф. Осборном описанием черепа белуджитерия, реконструкция скелетов этих носорогов стала вполне обоснованной (см. рис. 33, *в*).

Таким образом, возможность использования при реконструкциях аналогий и эмпирически выведенных корреляций определяется прежде всего полнотой нашего знания о строении животных, принадлежащих к отдельным группам. В тех случаях, когда среди материала по реконструируемым видам отсутствуют отдельные части их скелета, аналогии с уже известными науке животными не всегда могут служить гарантией правильности предлагаемых реконструкций, поскольку именно строение не представленных в находках частей может уклоняться от общего типа. В такой ситуации чаще всего целесообразно вообще отказаться от попыток реконструкции всего животного целиком и реконструировать только те части тела, по которым имеется скелетный материал, особенно если мы имеем дело с представителями групп, не имеющих близкого родства с ныне существующими животными [953].

Изучение строения скелета вымерших животных — начальный этап подготовки к реконструкции их внешнего облика, имеющий очень важное значение. Эта работа позволяет не только представить пропорции и самые общие контуры тела реконструируемых животных. Изучение костей дает палеонтологу информацию о строении имевшихся в скелете хрящевых образований, об их мускулатуре и о других мягких тканях, необходимую для более полного представления о внешнем виде ископаемых животных.

Основой реконструкции таких образований, как хрящевые элементы черепа и висцерального скелета, сосудистая и нервная системы, являются отпечатки хряща на поверхности костей, борозды на их поверхности, по которым проходят кровеносные сосуды и нервы, отверстия для сосудов и нервов в черепных костях [127, 1030 и др.], а о некоторых чертах строения головного мозга можно иногда получить представление по сохраняющимся естественным отливам мозговых капсул черепа [786, 787, 2116, 2117]. Реконструкция подобных структур представляет собой совершенно особую задачу, не всегда имеющую непосредственную связь с проблемой восстановления внешнего вида животных.

Основная задача подобных реконструкций — восстановление внутреннего строения животных, а это в первую очередь важно для решения проблемы филогенетических связей между различными группами [1030, 1176]. Так, именно на основе реконструкции хрящевых структур нейрокраниума, висцерального скелета и плечевого пояса палеозойских Ostracodermi шведский палеонтолог Э. Стенше установил их принадлежность к ветви древнейших бесчелюстных [106], а его соотечественник Г. Сёве-Сёдерберг [2203] на основе подобных реконструкций получил морфологические доказательства происхождения современных амфибий группы Anura от лабиринтодонтов.

Следует сказать, что успешная реконструкция хрящевого скелета, сосудистой и нервной систем может дать и определенную информацию о некоторых чертах внешнего облика вымерших животных. Например, на основе реконструкции сосудов и нервов головы зверозубых рептилий Л. П. Татаринов [1030] высказал предположение о наличии у некоторых из них мягких губ и осязательных придатков типа вибрисс. Иногда подобные указания могут быть более косвенными. Изучение отливов мозговых капсул ископаемых выдр позволило Л. Радинскому [2116] предположить, что у видов группы *Lutra*, живших около 10 миллионов лет назад, была хорошо развита тактильная чувствительность передней части головы, что должно было выразиться в сильном развитии вибрисс; напротив, у выдр группы *Aonyx*, существовавших в это же время, была, по-видимому, развита тактильная чувствительность передних конечностей. Такие соображения могут быть использованы при попытках изображения этих животных.

Очень большое значение для успешного восстановления внешнего облика вымерших животных имеет реконструкция мышечной системы, поскольку многие характерные черты их внешнего вида могут определяться рельефом мускулатуры. О степени развитости отдельных мышц можно судить прежде всего по наличию и размерам впадин, островков, бугров и гребней на костях, к которым эти мускулы крепятся. Так, характер сагиттального гребня и височных впадин на черепе млекопитающих связаны со степенью развития жевательной мускулатуры, строение невральных дуг и остистых отростков позвонков позволяют судить о мускулатуре спины и шеи, мозолистые бугры на костях конечностей

свидетельствуют о развитости их сгибателей и разгибателей и т. д. Все это позволяет палеонтологу получить представление о рельефе мускулатуры животных, необходимое для реконструкции их внешнего вида в целом.

С другой стороны, при реконструкции мускулатуры, как и при восстановлении недостающих частей скелета, определенную роль могут играть аналогии с современными представителями тех групп, к которым относятся реконструируемые животные. При этом чем ближе родство ископаемых и современных животных, тем более точной может быть основанная на аналогиях реконструкция. Именно знание строения мускулатуры современных лошадей позволило В. И. Жегалло [365] осуществить детальную реконструкцию мускулатуры головы близкого к ним гиппариона. Для представителей же полностью вымерших групп животных возможны, как правило, лишь обобщенные реконструкции мускулатуры и только в отдельных случаях удается относительно детально восстановить строение отдельных систем мышц, например челюстной мускулатуры [2066, 2205].

Наиболее детальная реконструкция мягких тканей возможна в тех случаях, когда соотношение между рельефом скелета и толщиной его мягких покровов может быть подробно изучено на рецентном материале. Лучшим примером здесь могут служить работы антрополога М. М. Герасимова [239] по восстановлению индивидуальных черт лица человека и его ближайших предков по черепу. Метод М. М. Герасимова основан на корреляциях между толщиной мягких тканей и развитием определенных элементов черепа человека, анатомия которого известна до мельчайших подробностей.

На опыт работы М. М. Герасимова может иногда опираться и палеонтолог — в тех, например, случаях, когда реконструируемые вымершие виды имеют в современной фауне близкородственные формы, которые могут быть изучены с максимальной степенью детальности. Так, на изучении мягких тканей современных слонов базируются реконструкции головы мамонта и ряда других вымерших слонов, выполненные В. Е. Гаруттом [1626]. Основой этих реконструкций послужило определение толщины слоя мягких тканей на различных участках головы слонов, проведенное как путем препарирования трупного материала, так и методом фотографического совмещения изображений черепов слонов, павших в зоопарках, с их прижизненными фотографиями. Полученные таким путем показатели толщины слоя мягких тканей головы наносились затем на профильные изображения черепов ископаемых слонов, что давало возможность воспроизвести очертания их головы (рис. 34).

Наружные покровы редко сохраняются в ископаемом состоянии. Идеальный для палеонтолога случай — находки в вечной мерзлоте целых туш зверей (например, мамонтов или шерстистых носорогов), что дает возможность не реконструировать, а документально описывать их покровы. Однако такие случаи редки,

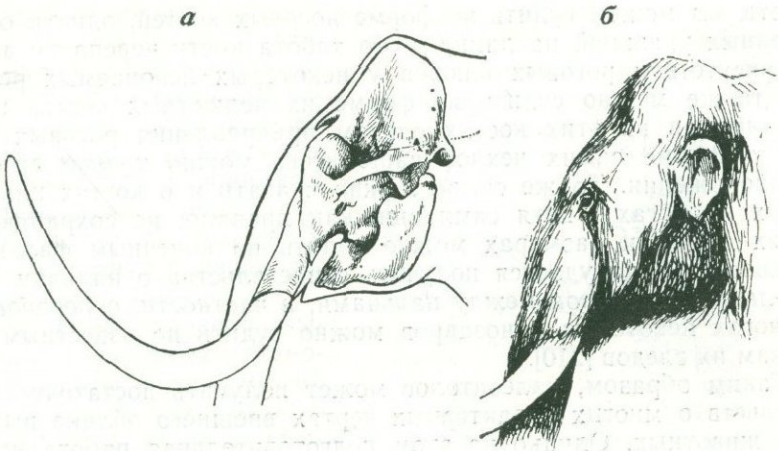


Рис. 34. Реконструкция головы мамонта. *По В. Е. Гарутту.*
а — череп и контуры головы; *б* — внешний вид головы

обычно при находках ископаемых остатков млекопитающих от их шерсти не остается никаких следов.

При реконструкции волосяного покрова можно опираться и на некоторые косвенные соображения. Так, у грызунов с роющим образом жизни (о чем можно судить по строению их конечностей и зубов) шерсть должна была быть плотной и гладкой; звери, обитавшие в условиях холодного климата, должны были бы иметь густую и длинную шерсть и т. д. С покровами позвоночных остальных классов дело иногда обстоит иначе. Костная чешуя рыб может сохраняться достаточно хорошо. Известны случаи находок отпечатков покрытой чешуей кожи некоторых рептилий и оперения птиц — достаточно вспомнить отпечатки археоптерикса с прекрасно сохранившимися следами перьев, крыльев и хвоста. Иногда такие отпечатки дают довольно неожиданную картину. Так, А. Г. Шаровым [1154] в Каратау был найден отпечаток птерозавра, названного им *Sordes pilosus*, со следами покровов, напоминающих волосы млекопитающих. Но чаще всего палеонтолог может только выдвигать более или менее обоснованные предположения о характере наружных покровов вымерших животных.

Наконец, следует сказать несколько слов о рогах, клювах, хоботах, когтях, копытах и подобных образованиях. Рога оленей часто хорошо сохраняются, по найденным остаткам о них можно получить достаточно полное представление. Напротив, роговые чехлы полорогих не сохраняются, но некоторое представление об их размерах и форме дают сохраняющиеся их костные основания. О наличии или отсутствии рогов на морде вымерших носорогов можно судить по бугристым образованиям на поверхности костей черепа; известны и отдельные находки сохранившихся целых рогов плейстоценовых шерстистых носорогов. О наличии у зверей

хобота мы можем судить по форме носовых костей, однако определенных указаний на длину этого хобота кости черепа не дают. О присутствии роговых клювов у некоторых ископаемых рептилий также можно судить по форме их челюстных костей и по остающимся на этих костях следам прикрепления роговых чехлов; о форме самих чехлов чаще всего можно только строить предположения. То же самое можно сказать и о когтях или копытах на ногах — хотя сами они, как правило, не сохраняются, об их форме и размерах можно судить по конечным фалангам пальцев. Иногда удается получить свидетельства о наличии плавательных перепонок между пальцами; в частности, о перепонках на ногах некоторых динозавров можно судить по известным находкам их следов [210].

Таким образом, палеонтолог может получить достаточно свидетельств о многих характерных чертах внешнего облика вымерших животных. Однако на этом подготовительная работа к созданию собственно реконструкции не заканчивается. Прежде чем приступать к попыткам дать научно обоснованное художественное изображение, необходимо провести по возможности полный (насколько это позволяет имеющийся материал) функциональный анализ строения животного, чтобы понять образ его жизни, тип движений, попытаться представить себе наиболее характерные позы в различных жизненных ситуациях.

Основой функционального анализа строения ископаемых животных стали в первую очередь работы выдающихся палеонтологов прошлого века В. О. Ковалевского и Л. Долло. Как писал А. А. Борисяк [108], метод В. О. Ковалевского состоял в изучении ископаемого скелета в связи с образом жизни животного, которому он принадлежал, т. е. в выявлении экологического значения строения изучаемого скелета (таким путем получались данные для реконструкции животного). Развивая идеи В. О. Ковалевского, Л. Долло создал этологическое направление в палеонтологии, ставшее основой изучения морфологических приспособлений вымерших животных к определенному образу жизни. Следуя этому методу, сам Л. Долло впервые доказал двуногое хождение игуанодонов и обосновал правильный монтаж их скелетов.

Прекрасным примером использования этологического метода может служить проведенный А. А. Борисяком функциональный анализ строения халикотерия *Phyllotillon betpakdalensis* (принятое ныне название этого вида — *Borissiakia betpakdalens*) из третичных отложений Голодной степи в Казахстане [107, 1356]. Исследуя строение зубов халикотерия, А. А. Борисяк пришел к выводу, что основу питания этого животного составляли листья деревьев; строение его передних конечностей и лопаток свидетельствует, что, добираясь до листьев, халикотерий мог карабкаться передними ногами по стволам деревьев, используя для опоры имевшиеся на пальцах ногти. Такой способ питания делает понятной необычную для легкого в целом скелета относительную тяжеловесность задних конечностей, служивших опорой телу при

его вертикальном положении. Следовательно, наиболее вероятной позой кормящегося халикотерия следует считать поставленное вертикально, опирающееся передними конечностями о ствол дерева тело с высоко поднятой вверх и слегка закинутой назад головой (рис. 35).

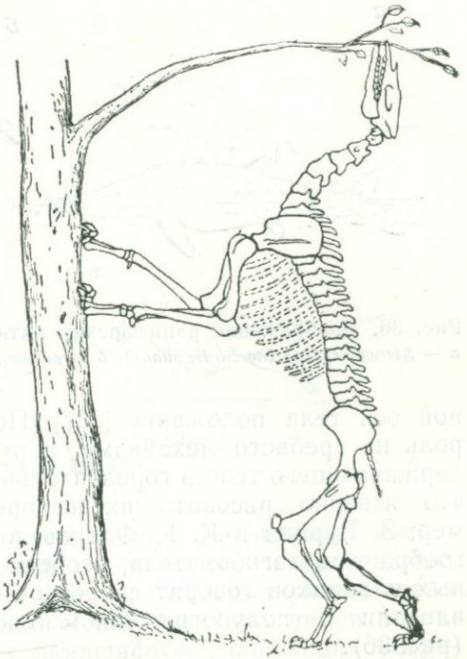


Рис. 35. Поза кормящегося халикотерия. *По А. А. Борисяку*

Изучение строения вымерших животных позволяет судить о том, какой образ жизни вели интересующие нас виды животных — наземный, водный или амфибиотический. Ископаемые остатки наземных животных могут дать достаточно оснований для суждения о механике их локомоции на определенных субстратах, что также должно учитываться при их изображении. Прямые указания на характер постановки конечностей при локомоции, определяющей возможные аллюры их движений, дают строение костей самих конечностей и их поясов, особенности строения суставов [215, 1801 и др.]. Можно получить и косвенные указания на характер использования различных субстратов вымершими животными. Так, сильное развитие полушарий мозжечка у неогеновой куницы *Perunium*, о котором можно судить по естественному отливу мозговой капсулы черепа, позволило Ю. А. Орлову [786] предположить, что это животное, несмотря на гигантские размеры, обладало ловкостью и проворством и, видимо, хорошо лазало по деревьям.

Строение парных и непарных плавников может говорить о способах плавания водных животных. Исследование конечностей и хвостового плавника ихтиозавров показало, например, ошибочность представлений о том, что эти морские рептилии были хорошими ныряльщиками и могли, подобно дельфинам, выпрыгивать из воды при плавании [787]. Хвостовой плавник у ихтиозавров в отличие от китообразных был расположен в вертикальной плоскости и играл, как у рыб, роль аппарата, толкающего тело вперед; он не был способен в той мере, как у китов, изгибать заднюю часть тела вверх и вниз. Сочленение плечевых костей с поясом передних конечностей у ихтиозавров было таково, что ласты должны были постоянно сохранять перпендикулярное к продоль-

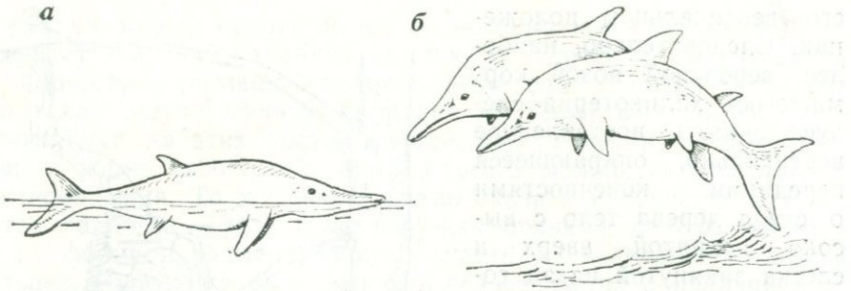


Рис. 36. Изображение раннеюрских ихтиозавров:
а — Stenopterygius (по З. Буриану); б — ихтиозавры из бассейна р. Сены (*по Е. Эмихену*)

ной оси тела положение [787]. Поэтому передние ласты играли роль не гребного механизма, а рулей глубины и аппарата, поддерживающего тело в горизонтальном положении. Отсюда следует, что неверно рисовать ихтиозавров, как это сделали, например, З. Буриан и К. К. Флеров, выскакивающими из воды, с дугообразным изгибом тела; особенности строения непарного и парных плавников говорят скорее о том, что нормально ихтиозавры плавали в полупогруженном состоянии у поверхности моря (рис. 36).

Иллюстрацией того, до какой степени наши представления о внешнем виде и образе жизни вымерших животных могут видоизменяться в зависимости от предположений об их локомоторном аппарате и физиологии, могут служить различные точки зрения по поводу реконструкций некоторых динозавров. До недавнего времени палеонтологи считали большинство динозавров медлительными существами, наиболее крупные из которых вели преимущественно полуводный образ жизни (трудно представить, чтобы животные с огромной массой могли вести наземный образ жизни). Соответствующим образом — полупогруженными в воду обитателями мелководий — их обычно и рисовали. Однако недавно американский палеонтолог Р. Беккер [1296] предположил, что, будучи теплокровными животными, динозавры (включая и самых крупных) вели, подобно некоторым современным копытным, подвижный образ жизни на равнинных участках суши. На рисунках Р. Беккера динозавры приняли совершенно иной облик (рис. 37), несмотря на то что сами черты их строения остались по сути дела традиционными, за исключением более прямой постановки передних конечностей. Реконструкции Р. Беккера не получили широкого одобрения палеонтологов, но мы приводим этот пример для того, чтобы показать, как наше понимание палеонтологии вымерших животных может повлиять на попытки восстановить их внешний облик в условиях среды, которую они населяли.

Хорошие примеры того, как по некоторым чертам строения даже отдельных частей тела животных можно воссоздать наиболее вероятные их позы в определенных жизненных ситуациях,

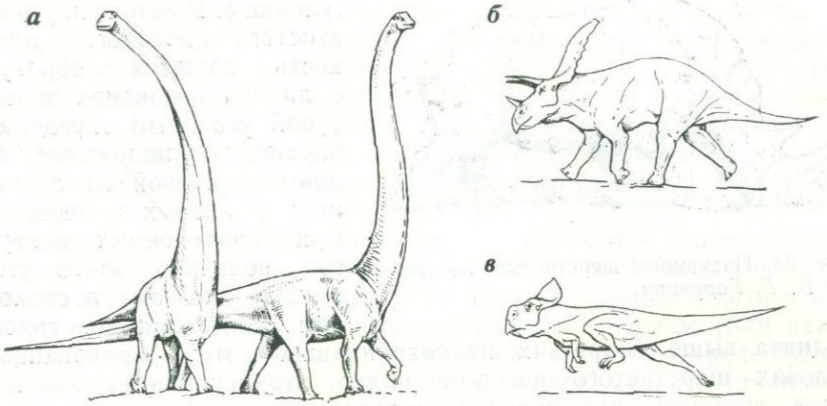


Рис. 37. Реконструкции динозавров. *По К. Беккеру.*
а — Barosaurus; б — Torosaurus; в — Protoceratops

дают нам различные группы современных и ископаемых копытных. Все копытные питаются главным образом вегетативными частями растений и совершают большие переходы в поисках новых мест кормежек. Пищевая специализация отдельных видов в конкретных условиях определенных ландшафтов сопряжена с определенными чертами их строения. Для обитающих на равнинах животных-грассифагов необходимо, чтобы опущенная голова свободно доставала до земли. Если травостой в местах обычной пастьбы высокий, то важно, чтобы удлиненной была сама голова, так как животное, опустив голову в траву, не должно лишаться возможности осматриваться. Поэтому если ископаемые копытные имеют длинную (с большим расстоянием от конца морды до глаза) голову, свободно достающую при опускании до земли, то мы можем с большой долей вероятности предположить, что имеем дело со специализированным грассифагом и соответствующим образом изображать его при реконструкции. Иной морфологический тип представляют собой скальные копытные — горал, снежная коза или такин. Все эти звери имеют короткую шею и голову и мощный плечевой пояс — скальный ландшафт дает возможность кормиться, не опуская низко голову, а сильные передние конечности облегчают передвижение по скалам.

Как подобные соображения могут быть учтены при изображении вымерших животных, видно на примере реконструкции шерстистого носорога, выполненной В. Е. Гаруттом [216]. Сравнивая строение шерстистого носорога со строением некоторых современных носорогов, В. Е. Гарутт отметил следующие особенности. Во-первых, шерстистый носорог имел относительно короткие конечности при длинном туловище; сходное строение имеет травоядный белый африканский носорог, в то время как черный африканский носорог, питающийся главным образом ветками кустарников, имеет относительно высокие конечности при более коротком

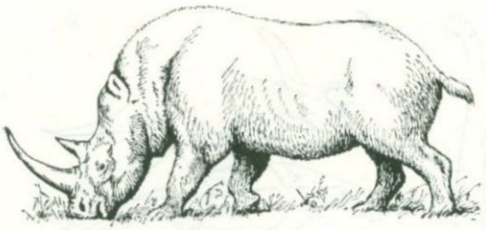


Рис. 38. Пасущийся шерстистый носорог. *По В. Е. Гарутту*

туловище. Во-вторых, у шерстистого носорога плоскость затылка образует с линией основания черепа тупой угол, что определяет опущенное положение головы в спокойном состоянии; у лесных и лесостепных современных носорогов величина этого угла меньше, поэтому в спокойном состоянии их голова поднята выше. В-третьих, на сохранившихся мумифицированных головах шерстистого носорога видно, что верхняя губа у них была широкой, что вообще характерно для копытных, питающихся травянистой растительностью. Наконец, дошедшие до нас рога шерстистого носорога сильно стерты с передней стороны (возможно, в результате использования рогов для разрыхления снега в зимнее время).

Все это позволило предположить, что шерстистый носорог, подобно белому африканскому носорогу, был типично травоядным животным. Исследование сохранившихся пищевых остатков, взятых из ротовой полости сохранившейся мумифицированной головы, подтвердило обоснованность такого предположения. Поэтому изображать шерстистого носорога следует именно пасущимся на открытых равнинах (рис. 38), а не объедающим ветки на кустарниках.

В ряде случаев указания на образ жизни вымерших животных может давать и сам характер захоронения их скелетов. Так, известны находки скоплений скелетов триасовых капитозавроидных лабиринтодонтов, погибших при пересыхании мелководных водоемов и захороненных на месте их гибели [790]. Такие находки свидетельствуют, по мнению авторов, о том, что эти древние амфибии были чисто водными животными, неспособными покидать воду даже в критических ситуациях. Эти животные не могли, по-видимому, даже переползать из одного водоема в другой; при пересыхании водоемов они искали спасения в наиболее глубоких их участках, где, вероятно, и погибали от перегрева, недостатка кислорода и высыхания.

Однако описание строения вымерших животных, проведение функционального анализа их строения и восстановление характера их образа жизни еще не представляют собой собственно реконструкцию их внешнего облика — они дают только необходимую основу для такой реконструкции [107]. Само изображение внешнего вида создает художник или скульптор, перед которым встают новые проблемы и трудности.

Основная трудность реконструкции внешнего облика вымерших видов связана с тем, что даже в тех случаях, когда палеонтологи дают возможно полное описание строения животного, ху-

дожник должен изобразить существо, которое он никогда не видел и в принципе увидеть не может. В этом смысле работа художника-реставратора напоминает творчество писателя-фантаста — впрочем, с одной весьма существенной разницей: фантастика, даже если она называется «научной», остается фантастикой, а художник должен выполнить изображение, не противоречащее действительно научным представлениям об обитателях Земли далекого прошлого.

Проще всего поступить следующим образом. На основе знания строения скелета можно правильно представить основные пропорции тела животного: если материал дает возможность хоть в какой-то мере представить рельеф мускулатуры в целом (или даже на отдельных частях тела), то художник может с определенной степенью обоснованности «обрастить» скелет мягкими тканями, а затем изобразить получившееся животное, «обтянув» костно-мускульную основу наружными покровами и дополнив картину изображением некоторых деталей строения в соответствии с таксономической принадлежностью реконструируемого животного (зверя «одеть» шерстью, птицу — перьями и т. д.). В результате получается довольно условное изображение, обычно лишенное выразительных черт, свойственных практически всем животным в действительности.

Надо признать, что большинство палеонтологических реконструкций вымерших животных представляют собой схематические изображения костно-мускульной основы, обтянутой кожей и снабженной также весьма условными когтями, копытами, рогами, хоботами и т. д. Именно так, например, выглядят реконструкции некоторых представителей северодвинской фауны, выполненные А. П. Быстровым [125], изображения головы мастодонтов (рис. 39), приведенные в работе А. А. Борисяка [107], и многие другие, не исключая даже считающиеся классическими многочисленные реконструкции З. Буриана. Не меняют обычно сути дела и попытки художников изобразить животных в динамической позе и даже дать изображение «неравных кровавых схваток между хищными и травоядными рептилиями» [125]. При всех стараниях придать реконструкциям максимальную динамичность художнику не всегда удается преодолеть схематизм и условность изображения вымерших животных.

Пытаясь избежать такого схематизма, художники часто уподобляют внешний вид реконструируемых форм облику какого-либо родственного и хорошо известного им современного животного (если это возможно). Именно так часто поступают при изображении вымерших млекопитающих — например, на многочисленных реставрациях вымерших зверей, выполненных зоологом и художником К. К. Флеровым. Флеров был прекрасным художником-анималистом, имевшим богатейший опыт рисования животных с натуры. Вымершие звери на его рисунках всегда изображены в динамичных позах, в жизненно достоверных ситуациях. Однако как это ни парадоксально, именно прекрасное знание современных



Рис. 39. Изображение головы вымерших животных:
а — мастодонта *Platybelodon* — пример условного изображения (*по А. А. Борисяку*); *б* — дицинодонта — изображение по принципу «обтягивания черепа кожным покровом» (*по А. П. Быстрову*)

млекопитающих стало, с нашей точки зрения, причиной того, что многие из изображенных им вымерших зверей имеют облик родственных им (или просто в чем-то похожих на них) современных животных. Так, рисуя миоценового хищника *Amphicyon*, К. Ф. Флеров изобразил его очень похожим на крупную массивную собаку (рис. 40, *а*). Действительно, череп *Amphicyon* имеет сходство с черепом современных псовых, но его конечности были гораздо более массивными и скорее походили на медвежьи, и он по всей вероятности был, подобно медведям, стопоходящим [1634]; однако последняя особенность строения *Amphicyon* не получила соответствующего отражения на реконструкции К. К. Флерова. Другой пример: голова протэмболотерия на рисунке К. К. Флерова очень напоминает голову черного африканского носорога (см. рис. 40, *б*), и только строение выростов на голове указывает на принадлежность нарисованного зверя к титанотериям. Но голова протэмболотерия отличалась от носорожьей не только характером выростов, имевших костную основу: вся она была короче и шире, чем у современных носорогов, ее затылочная часть — более мощной и высокой, а глаза должны были находиться ближе к концу морды.

Нам кажется, что выполненные К. К. Флеровым рисунки ископаемых зверей, несмотря на все их несомненные художественные достоинства, не всегда можно считать научно обоснованными реконструкциями в полном смысле этого слова, поскольку работа по восстановлению всех деталей внешнего облика здесь, по сути

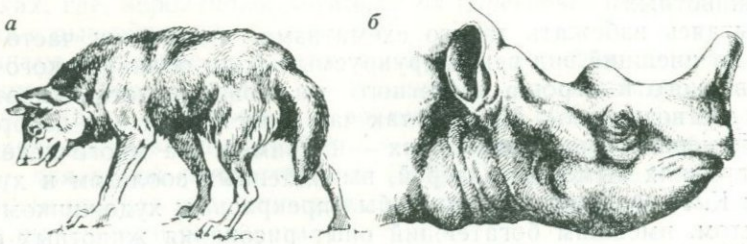


Рис. 40. Реконструкция млекопитающих. *По К. К. Флерову* из работы *Ю. А. Орлова*.
а — Amphicyon; б — Protembolo'therium

дела, подменяется подчеркиванием лишь некоторых из них, в то время как остальные «подгоняются» под облик другого животного.

Недостаточную надежность использования при реконструкциях аналогий с другими видами подтверждают и сопоставления облика некоторых близких друг другу современных форм. Даже родственные формы при сходном строении скелетов могут иметь существенные различия в некоторых характерных чертах внешности. Например, все тушканчики — ночные зверьки, у них хорошо развит слух. Соответственно у многих тушканчиков на черепе имеются относительно крупные слуховые барабаны. Но четкой зависимости между размерами слуховых барабанов на черепе и размерами наружного уха у тушканчиков нет. Такие виды, как гребнепалый тушканчик *Paradipus ctenodactylus* или длинноухий тушканчик *Euchoretus naso,* при крупных слуховых барабанах имеют и крупные ушные раковины, а у карликовых тушканчиков при очень крупных слуховых барабанах ушные раковины, наоборот, очень маленькие (рис. 41), что придает их голове совершенно иной облик.

Другой пример — строение черепа и головы некоторых зубастых китов. Кости переднего отдела черепа этих животных образуют длинное рыло, которое в той или иной степени определяет и внешний вид головы большинства представителей. Но у кашалота в передней части головы имеется мощный спермацетовый мешок, выступающий за передний конец челюстей и придающий голове огромные размеры и слегка сплюснутую с боков бочкообразную форму без каких бы то ни было признаков удлиненного рыла (рис. 42). И хотя кости черепа образуют «ложе» для основания этого мешка, мы все же думаем, что человек, видевший только череп кашалота и знающий облик других зубастых китов, никогда бы не реконструировал спермацетовый мешок такого гигантского размера, какой он имеет в действительности.

Особые трудности могут возникать при попытках изображения вымерших видов, которые обладали очень своеобразными чертами строения, не имеющими прямых аналогий в современной фауне. Ни у кого из современных пресмыкающих нет, например, таких гигантских остистых отростков на позвонках, как у пермских эдафозавров; никто не имеет на спине рядов таких длинных чешуй, какие были у триасовой рептилии *Podopteryx mirabilis,* или костных щитов, как у стегозавров. У миоценовой свиньи *Kubanochoerus* лобные кости образовывали большой непарный вырост, лишенный, вероятно, рогового чехла [787]. По поводу функций таких образований иногда высказывают различные точки зрения. Вместе с тем, понимание их функций должно определить характер изображения животного, обладавшего столь необычным строением. Были ли гигантские остистые отростки и костные щиты у упомянутых рептилий погружены в мягкие ткани или же выходили за их пределы? Ответить на такие вопросы должны палеонтологи, а художники уже в соответствии с этими ответами должны дать обоснованные изображения внешнего вида животных.

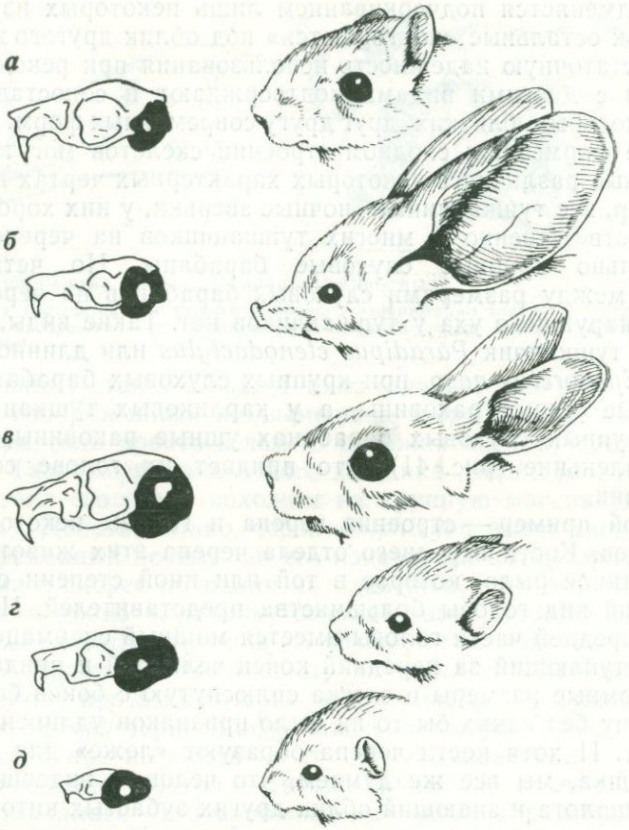


Рис. 41. Величина и форма слуховых барабанов (показаны черным на контурах черепов) и наружного уха у различных тушканчиков. *Рис. В. М. Смирина.*

а — мохнатоногого *Dipus sagitta*; *б* — длинноухого *Euchoretus naso*; *в* — гребнепалого *Paradipus ctenodactylus*; *г* — тушканчика Лихтенштейна *Eremodipus lichtensteini*; *д* — жирнохвостого карликового *Salpingotus crassicauda*

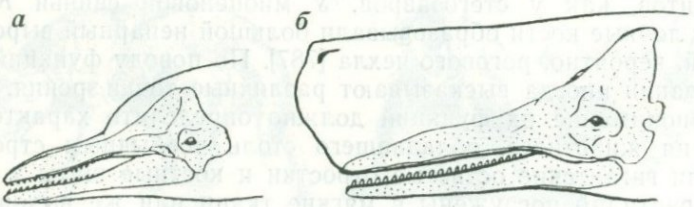


Рис. 42. Контуры черепа и головы зубастых китов. *Рис. В. М. Смирина.*

а — дельфина; *б* — кашалота

Однако главная и едва ли вообще преодолимая трудность при создании образно-выразительных реконструкций связана с тем, что в формировании внешнего облика животных очень часто решающую роль играют такие черты строения, которые вообще не оставляют никаких документальных свидетельств на ископаемом материале. Как справедливо указывает Дж. Г. Симпсон [953], о форме таких образований, как ушные раковины или хоботы у зверей, мы можем только гадать; на ископаемом материале очень редко сохраняются следы наружных покровов. Не всегда можно дать обоснованную реконструкцию таких образований, как когти, копыта, рога или клювы, от которых, как правило, сохраняется только внутренняя костная основа, а такие черты внешнего облика, как наличие гривы, окраска животного, присутствие в ней пятен или полос в большинстве случаев абсолютно невосстановимы [953]. У некоторых современных зверей (ежей, тенреков, дикобразов) на теле имеются иглы различной длины и окраски, можем ли мы с уверенностью судить о наличии таких образований у вымерших зверей? Не надо быть специалистом, чтобы оценить роль всех перечисленных черт строения в формировании внешнего облика животных — тигр без полос уже не будет тигром, лев без гривы — львом, а дикобраз без игл — дикобразом. Хотим мы того или не хотим, но мы должны признать, что единственными «ориентирами» при изображении некоторых деталей внешнего вида вымерших животных иногда оказываются фантазия художника, его художественный вкус и интуиция.

Не надо думать, что попытки воссоздать характерные детали внешнего облика вымерших животных вообще лишены смысла. В каждом отдельном случае надо отчетливо понимать, что можно действительно восстановить, а о чем — только догадываться. При этом следует иметь в виду, что у представителей разных групп животных соотношение восстановимых и невосстановимых черт во внешнем облике могло быть неодинаковым. В наиболее трудном положении художник-реставратор часто оказывается при изображении зверей, большинство которых имеет сплошной волосяной покров, или покрытых перьями птиц. С другой стороны, покровные костные образования, развивающиеся на теле у некоторых низших позвоночных, могут облегчить работу художника, поскольку такие образования, в значительной степени определявшие внешние очертания этих животных, иногда хорошо сохраняются на ископаемом материале (наиболее типичный случай таких реконструкций — воссоздание по отпечаткам облика костистых рыб).

При достаточной полноте ископаемого материала палеонтолог может дать описание строения вымерших животных и провести функциональный анализ их организации. На основании этих данных художник имеет возможность, не рискуя впасть в серьезные ошибки, представить контуры и пропорции тела этих животных, пределы их возможных движений, некоторые характерные позы. В то же время он всегда должен помнить, что о некоторых чертах

облика ископаемых животных никаких документальных свидетельств не остается и что именно такие черты во многом определяли выразительность образа этих животных. Поэтому в художественных реконструкциях вымерших видов неизбежно присутствует и известный элемент фантазии, и одна из главных задач авторов реконструкций — не допустить противоречия предлагаемого изображения с имеющимся научным представлением.

Мы считаем, что соотношение действительно восстановленных и только предполагаемых черт внешнего облика в изображениях несуществующих ныне животных может в известной мере меняться в зависимости от тех непосредственных задач, которые стоят перед авторами палеонтологических реконструкций. В научной иллюстрации элемент художественного вымысла должен быть, безусловно, сведен к возможному минимуму. Главная цель таких иллюстраций — дать наглядное представление о строении вымерших животных и об основных особенностях их образа жизни, и здесь, вероятно, наиболее уместны несколько упрощенные и условные изображения, показывающие лишь наиболее общие и характерные черты их организации и поведения. При этом желательно полностью отказаться от соблазна «оживить» изображения придуманными деталями внешнего облика. Удачным примером подобного подхода нам представляются иллюстрации художницы Д. Спенсер к монографии Дж. Г. Симпсона [953], выполненные в предельно условной манере.

В иллюстрациях научно-популярных работ и рисунках для музейных экспозиций, рассчитанных на широкий круг интересующихся естественной историей людей, художникам не следует пренебрегать попытками придать реконструкциям определенную образную выразительность. Однако при выполнении таких работ грамотность художника приобретает особое значение, поскольку именно в музеях и из популярной литературы неспециалисты узнают историю жизни на Земле. Излишняя свобода творческого воображения может стать здесь источником ошибочных представлений об эволюции животного мира.

РЕКОНСТРУКЦИИ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМАТИК

Иногда палеонтологи имеют дело с остатками организмов, систематическое положение которых совершенно неясно. Это относится к так называемым проблематичным группам (см. 1.8), одним из наиболее ярких примеров которых могут служить конодонты. Традиционные методы анализа строения таких животных оказываются бессильными, а реконструкция целых их организмов пока не представляется возможной, несмотря на всю изученность морфологии их известных остатков. Тем не менее и в отношении конодонтов применяют некоторые методы реконструкции. Современная систематика конодонтов строится не на дисперсных остатках, а на реконструированных комплексах скелетных частей — конодонтовых аппаратах. Методика таких реконструкций использует в той

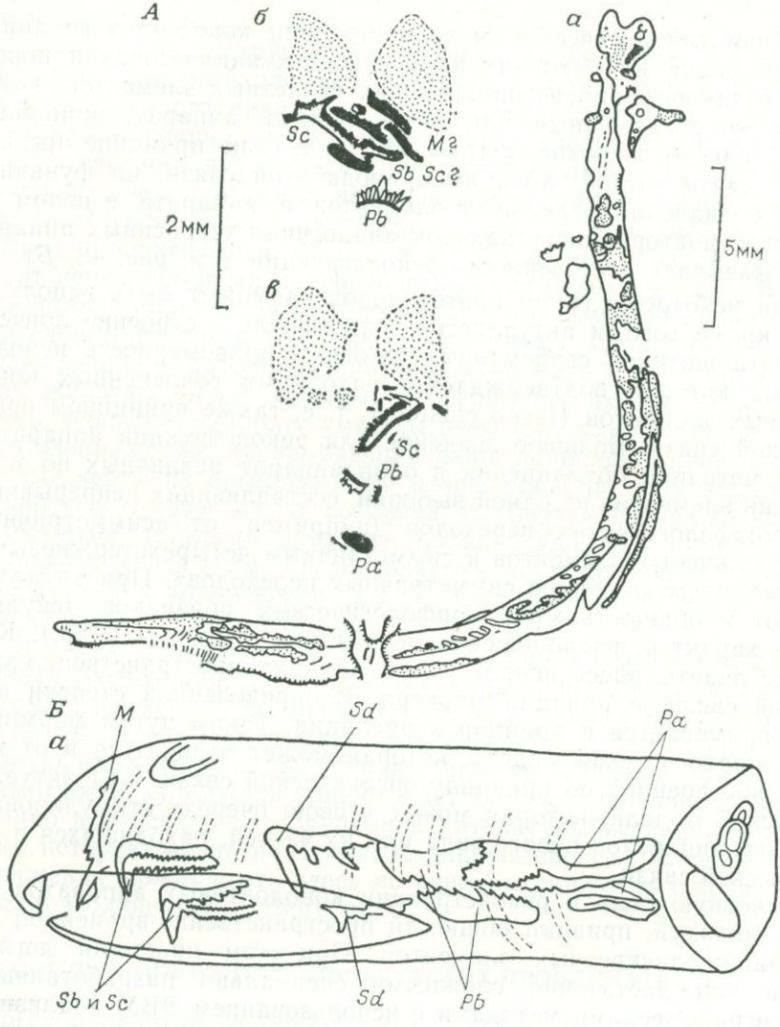
или иной мере все сформулированные выше специальные принципы.

Общая типологическая модель строения конодонтового аппарата основана на находках на плоскостях напластования пород тесно и закономерно ассоциирующих скелетных элементов, которые составляют полный или почти полный аппарат, принадлежащий одному животному (рис. 43, *А*), т. е. на принципе органической связи частей. Хотя ни природа этой связи, ни функциональное значение отдельных элементов и аппарата в целом не известны, повторяемость находок аналогично устроенных аппаратов доказывает достоверность реконструкции (см. рис. 43, *Б*).

Для некоторых групп протоконодонтов может быть использована, кроме того, и актуалистическая модель — строение ловчего аппарата щетинок современных хетогнат, правомерность использования которой подтверждается находками сочлененных конодонтовых элементов (fused clusters), т. е. также принципом органической связи. Большое значение для реконструкции аппаратов имеет методика объединения в один аппарат различных по морфологии элементов из одной выборки, составляющих непрерывный ряд морфологических переходов (например, от асимметричных двухстержневых элементов к симметричным четырехстержневым), так называемую «серию симметричных переходов». При этом учитывают и общность микроморфологических признаков (скульптура, характер расположения и наклона зубчиков и др.). Как можно видеть, здесь используют и принцип пространственно-временной связи, и принцип маркера. В определенной степени при этом применяется и принцип корреляции. Таким путем формируется типологическая модель, которая может отличаться и от модели, построенной по принципу органической связи, и от актуалистической модели, которая может в свою очередь стимулировать находки аппаратов нового типа или их частей, находящихся в органической связи.

Основную роль в реконструкции конодонтовых аппаратов играет, пожалуй, принцип общности пространственно-временной локализации дискретных элементов. При этом простыми логическими или достаточно сложными специально разработанными стратиграфическими методами с использованием ЭВМ анализируются частота и достоверность совместной встречаемости и количественных отношений изолированных элементов из одного или многих последовательных временных интервалов. Для выявления органических связей элементов одного аппарата из общей суммы возможных связей (обитание в общей экологической зоне, в одной обстановке и т. д.) используется контроль со стороны других критериев.

Благодаря всем этим исследованиям появились основания для признания полноценного биологического и таксономического статуса конодонтоносителей — несомненно, одной из важнейших групп животных в палеозойских биотах. Кроме того, по существу, впервые в практике таксономической и номенклатурной работы


А
б
Sc
M?
Sb Sc?
Pb
2мм
в
Sc
Pb
Pa
а
5мм
Б
а
M
Sd
Pa
Sb и Sc
Sd
Pb
Передняя часть
Задняя часть
б
M
Sc
Sc
Sb
Sa
Sd
Pb
Pa
Плоскость симметрии
Sb
Sc
Sd
Pb
Pa
Sc
M

с разнородными дисперсными остатками, прижизненная связь которых неочевидна, найден путь к разрешению трудных проблем преимущественно номенклатурного характера, возникающих при необходимости использования названий для реконструируемых аппаратов и таксонов, ранее применявшихся для обозначения лишь дисперсных элементов аппаратов.

* * *

В настоящее время сформулированы лишь самые общие методические положения палеонтологических реконструкций и намечены пути их приложения к повышению уровня обоснованности реконструкций растений, беспозвоночных и позвоночных животных, а также ряда достаточно хорошо изученных проблематик. Задача же состоит в выяснении полного перечня принципов палеонтологических реконструкций и взаимосвязей между ними и в конечном итоге разработке единой методологии этих исследований.

1.5. ИЗУЧЕНИЕ ОНТОГЕНЕЗА ВЫМЕРШИХ ОРГАНИЗМОВ

Рассматриваемую в данной главе область исследований мы обозначаем условным термином «палеоэмбриология», понимая под ним изучение индивидуального развития в той мере, в которой оно запечатлевается на палеонтологическом материале. Хотя изолированные остатки собственно эмбриональных стадий различных организмов или даже предшествующих им продуктов гаметогенеза (в особенности яйцевые оболочки животных, споры, пыльца и семена растений) встречаются весьма часто, сами по себе они лишь в небольшой степени используются для характеристики онтогенеза древних форм. Основная же роль в этом плане принадлежит остаткам, показывающим ход постэмбриональных скелетных преобразований, ведущих в итоге к становлению взрослой особи.

Уже с начальных этапов развития палеонтологии онтогенетические исследования стали ее неотъемлемой составной частью,

---

Рис. 43. Отпечаток конодонтового животного и основанная на нем, а также на других данных реконструкция его головного отдела.

А — отпечаток конодонтового животного *Clydagnathus? cf. cavusformis* Rhodes, Austin et Druce, нижний карбон Шотландии (*по Д. Е. Г. Бриггсу и др.*).
а — полный отпечаток (голова вверху); *б* — увеличенная головная часть отпечатка с сохранившимся конодонтовым аппаратом; *в* — то же, что и *б*, противоотпечаток;
Латинскими буквами дана общепринятая индексация: *М* — элемент стержневидный, характеризующийся передним положением крупного главного зубца и продолжением его вниз, с образованием антизубца; *Sa* — стержневидный элемент с двумя симметричными и равными боковыми отростками и задним, который может отсутствовать; *Sb* — стержневидный элемент асимметричный, состоит из трех или двух зубчатых отростков, боковые расположены несимметрично, а задний может отсутствовать; *Sc* — стержневидный элемент асимметричный, состоит из заднего и передне-бокового отростка; *Sd* — стержневидный билатерально-симметричный элемент; *Pa* — платформенный элемент с невыраженным главным зубцом; *Pb* — то же, с хорошо выраженным главным зубцом;
Б — реконструкция головного отдела конодонтового животного (*по Р. Никола*): *а* — положение конодонтовых элементов вдоль пищевого желобка (вид сбоку); *б* — условная схема расположения конодонтовых элементов в аппарате

приобретя важную роль при выяснении филетических отношений между формами, а также при анализе происхождения различных морфологических структур. Начиная с работ Л. Вюртембергера [2506] и А. Хайетта [1774, 1776], введших понятия акселерации и ретардации (соответственно для ускорения и замедления онтогенетического развития признаков), палеоэмбриология стала уникальным источником сведений о гетерохрониях (эволюционных изменениях темпов индивидуального развития) и рекапитуляциях (повторениях в онтогенезе потомка анцестральных черт), вскрывая пути их исторического становления.

Поскольку жизненные циклы организмов очень разнообразны и часто совершенно несравнимы, крайне трудно дать определение понятия индивидуального развития (онтогенеза) и установить границы его применения. Например, оспаривалось существование онтогенеза у простейших — в том смысле, в каком он существует у многоклеточных [926]. Как особый процесс выделяется развитие на основе вегетативного размножения — бластогенез, или гистерогенез [1738], с которым палеонтолог чаще всего сталкивается при изучении колониальных организмов (губок, кораллов, мшанок, граптолитов и др.); при этом формирование индивидуальной колонии обозначается как астогенез [1472]. Полный цикл развития, ведущий к повторению исходной организации, может быть связан также с чередованием полового и бесполого (бесполых) поколений (метагенез).

Однако в практике палеонтологических исследований эти разграничения обычно не связаны с какими-либо существенными различиями в подходе к изучению онтогенетических процессов. Далее, приложимость понятия онтогенеза к развитию простейших (включающему и такие явления, как, например, метаморфоз) сейчас не вызывает сомнений [428]. Кроме того, независимо от споров по этому вопросу, наличие онтогенетических изменений (прибавление новых камер) у таких скелетообразующих Protozoa, как фораминиферы, всегда было очевидным фактом. Сопоставление разных типов развития, по существу, проводится здесь так же, как, например, в отношении аммонитов, и аналогичным образом служит основой для выводов о гетерохрониях и рекапитуляциях. Не возникает также существенных различий в подходе к изучению развития половых и бесполых поколений (например, микро- и макросферических генераций у фораминифер, или прото- и гистерокораллитов у колониальных кораллов). Изучение астогенеза используется палеонтологами для выводов о модусах исторических преобразований развития в той же мере, что и развитие индивидуальных особей.

Этапность индивидуального развития также является относительным понятием. Ее невозможно свести к одной общей схеме даже для наиболее типичного случая, т. е. развития из оплодотворенной яйцеклетки, ведущего непосредственно к формированию половозрелого одиночного организма. Схема А. Н. Северцова [926], подразделявшего жизнь многоклеточных на периоды онтоге-

неза и зрелости, а период онтогенеза в свою очередь—на периоды морфогенеза и преимущественного роста, далеко не отражает всего многообразия существующих здесь соотношений. Процессы морфогенеза и роста, относительно хорошо разграниченные у позвоночных, во многих других группах протекают в значительной мере параллельно, а у насекомых с полным превращением период роста (личиночные стадии) заключен между покоящимися стадиями с интенсивным морфогенезом (яйцо и куколка). Изменения скелетных структур, происходящие в репродуктивном и даже старческом возрасте, могут иметь большое значение для понимания путей эволюции и родственных связей отдельных форм, и потому их изучение на ископаемом материале столь же важно, как и анализ более ранних стадий развития.

При изучении онтогенеза ископаемых беспозвоночных чаще всего используют расчленение этого процесса на стадии, выделенные А. Хайеттом для головоногих моллюсков [1774]: 1) эмбриональную, личиночную, или непионическую (от греч. *nepion* — младенец); 2) юношескую, или неаническую (от греч. *neanis*—юный); 3) взрослую, или эфебастическую (от греч. *ephebus* — зрелый); 4) старческую, или геронтическую (от греч. *geros* — старость). Варианты этой схемы используют также при описании развития ископаемых фораминифер, кораллов, брахиопод и др. Для отдельных групп применяют более специфические подразделения — например, протасписная, мерасписная и голасписная стадии (этапы формирования отделов тела) в постэмбриональном развитии трилобитов.

Основной объект палеонтологического изучения онтогенеза — постэмбриональное развитие. Как и у современных животных, оно могло быть прямым (когда организм, покидающий яйцо, отличается от взрослого в основном лишь размерами) или же протекать с метаморфозом, т. е. через ряд существенно различающихся личиночных состояний. Метаморфоз в свою очередь может быть эволютивным, т. е. основанным на относительно постепенных морфогенетических изменениях (например, развитие у большинства рыб), и катастрофическим, связанным с резкими преобразованиями — как у бесхвостых амфибий, насекомых с полным превращением или большинства сидячих бентосных беспозвоночных, имеющих расселительную личинку. Границы между этими категориями также достаточно условны, поскольку практически ни один тип постэмбрионального развития не может быть сведен исключительно к росту, и в нем всегда можно найти структурные преобразования, т. е. элементы «метаморфоза».

Резкие онтогенетические превращения, не имеющие промежуточных стадий, редко и очень неполно запечатлеваются в геологической летописи, будучи связаны обычно с ранними фазами развития, предшествующими скелетообразованию. Поэтому основным предметом онтогенетических исследований на ископаемом материале являются, по существу, процессы эволютивного метаморфоза скелетных структур. Это остается в общем справедливым,

независимо от того, изучаем ли мы изменения, основанные на аккреционном росте (раковинные организмы, кораллы и т. п.), прибавления новых элементов (иглокожие), линьке (трилобиты, остракоды) или морфологически более сложных преобразованиях. Резкий (катастрофический) метаморфоз чаще всего бывает доступен для изучения у насекомых (см., например [458, 459], где у ископаемых комаров описаны стадии развития — яйцо, личинка, куколка и имаго обоих полов). Личинки в сочетании с имаго известны у многих поденок, веснянок, жуков, вислокрылых и т. д. [830, 831].

Поскольку возможности палеонтологического изучения индивидуального развития ограничены лишь морфогенезом скелета, то иногда полагают, что вообще неправомерно говорить об изучении онтогенеза [2227]. Это не вполне верно. Во-первых, анализ скелетных возрастных изменений может давать информацию об одновременных морфологических и функциональных преобразованиях различных «мягких» структур вымершего организма. Например, микроструктура стенки протоконха аммонитов указывает на отсутствие (или неактивное состояние) мантии в фазе развития [53]; в развитии древних амфибий-лабиринтодонтов строение жаберно-челюстного аппарата позволяет проследить становление полости среднего уха и ряда кровеносных сосудов [1176, 1392]. С другой стороны, любое исследование по развитию рецентных форм точно так же ограничивается анализом изменений конкретных структур или их комплексов, как и исследование ископаемого материала. Возможности охвата различных аспектов развития здесь, конечно, неизмеримо больше, но это отличие не носит принципиального характера. В конечном счете наше знание целостного онтогенеза складывается из изучения морфогенезов отдельных органов и признаков [423].

Источники онтогенетической информации разнообразны и могут быть подразделены на несколько групп.

Яйцевые оболочки. В последние годы благодаря совершенствованию методики дезинтеграции пород, содержащих фоссильные микроскопические остатки организмов, значительно возросло число находок ископаемых яиц беспозвоночных. Так, описаны известковые яйца наземной улитки *Wallonia* из плиоцена Канзаса (США), сходные с кальцитизированными яйцами различных *Stylomatophora*, ранее обнаруженными в олигоцене Англии и миоцене Уганды [2389]; скопления яиц морских гастропод найдены на отпечатке внутренней поверхности створки раковины *Pseudopecten* из нижней юры ФРГ [1812]. Следует заметить, что и современные гастроподы нередко используют пустые раковины пектинид для откладывания яиц. Известны находки яиц раннепенсильванской бластоидеи *Pentremites rusticus*, представляющие собой мелкие (0,12—0,20 мм) полупрозрачные сферы, в большом количестве расположенные в пределах задних (анальных) гидроспир, которые, по-видимому, были приспособлены для вынашивания яиц вместо обычной респираторной функции [1816]. Кроме того, была

обнаружена «сумка с яйцами» — предположительно яичники самок макроконхов среднетриасового головоногого моллюска *Ceratites evolutus parabolicus* и раннетоарского *Eleganticeras elegantulum* [1986].

Многочисленны также находки ископаемых яиц членистоногих: щитней, конхострак, насекомых и др.

Значительно более широкий и лучше изученный фактический материал накоплен по яйцевым структурам позвоночных животных [203, 209, 1986]. Среди хрящевых рыб описаны ископаемые яйцевые капсулы эласмобранхий и химер. Первые известны с девона [1984, 2325], а вторые — с триаса [175]. Остатки яйцевых капсул химер встречены в юрских, верхнемеловых и олигоценовых отложениях Западной Европы, Советского Союза и Северной Америки [763].

Древнейшая находка яйца рептилии приурочена к нижней перми США [2175], но ее природа дискуссионна [1740]. Гораздо чаще остатки яиц рептилий, принадлежащие в основном динозаврам и черепахам, встречаются в мезозойских отложениях, где они представлены фрагментами скорлупы, отдельными целыми яйцами и их кладками. Яйца черепах встречены начиная с альба [1956, 1250, 1418], но наиболее широко их остатки, как и остатки яиц динозавров, распространены в верхнемеловых отложениях МНР [1003, 1250, 1275], СССР, КНР, Франции, США, Бразилии и других стран. Иногда наряду с известковой скорлупой яйца сохраняется и подстилающая мембрана, состоящая из устойчивых протеиновых волокон [1004]. Особый интерес представляют единичные находки яиц с остатками эмбрионов. Так, яйцо из верхнего мела МНР, принадлежащее, по-видимому, рогатому динозавру, содержит остатки скелета, степень окостенения которого примерно соответствует последней стадии инкубационного периода у современных птиц [1005]. Точная идентификация остатков яиц (отнесение их к конкретным формам) обычно затрудняется редкостью совместного захоронения. К подобным редким исключениям относится находка кладки в верхнемеловых отложениях шт. Монтана (США), содержащей наряду со скорлупой яиц остатки ювенильных особей гадрозавра *Maisaura peeblesorum* разных возрастных стадий [1755].

Наиболее древние ископаемые яйца птиц известны в нижнем эоцене Франции. Их остатки довольно часто встречаются в различных вышележащих горизонтах кайнозоя СССР (Туркмении, Молдавии, Забайкалья), МНР и КНР. Преобладают яйца страусов и других крупных бескилевых форм, но описаны также находки, относящиеся к летающим птицам, включая и гнездовые кладки [203, 1545].

Изучение яйцевых оболочек позвоночных пока слабо связано с собственно онтогенетическими исследованиями и в основном служит для выделения различных типов гистологической структуры, имеющих систематическое и стратиграфическое значение [502, 901, 1003, 1004, 1508].

С этой категорией остатков можно сблизить и изолированные чехлы ранних личиночных стадий, существовавшие у отдельных организмов. Например, в полостях гелиолитоидей из силура Подолии встречены известковые образования, напоминающие капсулы личинок (планул) современных кораллов [274].

Онтогенетические серии. В тех случаях, когда онтогенетические изменения скелета не сводятся к простому приращению новых слоев или добавлению элементов, охватывающих или надстраивающих его прежнюю структуру, ход индивидуального развития не может быть восстановлен по строению одной особи—для этого требуется подбор возрастных серий. Так обстоит дело, например, с развитием хитинового скелета членистоногих, обновляющегося путем многократных линек, с целостными преобразованиями черепа позвоночных, или же с развитием ручного аппарата брахиопод (хотя их раковина изменяется путем аккреции).

Сама процедура подбора онтогенетических серий имеет свои трудности, поскольку в качестве возрастных особенностей могут быть ошибочно интерпретированы отличия другой природы, например систематические или половые. Поэтому всегда предпочтительно наличие массового материала по отдельным стадиям, позволяющего выявить типичную усредненную картину развития. Возможность ошибок, связанных со смешением таксонов, уменьшается в случае совместных находок зрелых экземпляров вида и его предполагаемых ювенильных стадий; см., например [2064].

Изучение онтогенеза по возрастным сериям при наличии достаточного материала применяют в отношении самых различных групп организмов, независимо от характера роста их скелета. В частности, им широко затрагиваются и формы с аккреционным или аддитивным ростом (например, моллюски, брахиоподы и иглокожие). Один из типичных объектов таких исследований среди беспозвоночных — организмы с периодической сменой наружного скелета (членистоногие). Это в особенности относится к изучению трилобитов, у которых анализ возрастных серий позволяет выявить их характерные онтогенетические стадии (протасписную — мерасписную — голасписную) совместно с более дробными подразделениями [1424, 1758, 1759, 1906, 2487]; иногда сохраняется и более ранняя стадия личиночного развития — фазелус, соответствующая переходу от науплиуса к зоэа у высших ракообразных [1595].

Рассматриваемый метод является также основным для изучения развития панциря остракод [496, 1321, 1722] и скелета насекомых, у которых преобладающим объектом онтогенетических исследований служат различные нимфальные и субимагинальные стадии форм с неполным превращением [686, 955, 956, 1140, 1852, 2503]. Среди других групп беспозвоночных метод возрастных серий особенно широко применяют при исследованиях ручного аппарата брахиопод [306, 967, 969 и др.].

Изучение относительно ранних морфогенетических процессов у позвоночных с помощью возрастных серий возможно на приме-

рах рыб и амфибий, развитие которых включает личиночные стадии. Особенно важны в этом отношении данные по позднекаменноугольным и раннепермским амфибиям — рахитомным лабиринтодонтам и батрахозаврам, у которых доступные изучению онтогенетические ряды иногда начинаются со стадий, предшествующих первым проявлениям окостенения [434, 1200, 1367, 1463, 1735]. На этом материале удается проследить многие аспекты развития: порядок появления отдельных окостенений, преобразования жаберного аппарата, покровного орнамента и т. д. Аналогичные исследования проводились на палеогеновых и неогеновых бесхвостых амфибиях; в ряде случаев удалось достаточно полно проследить процесс метаморфоза [2310, 2311].

У амниот, обладающих прямым развитием, эмбриональные окостенения, сохранившиеся внутри яиц, описаны лишь в немногих случаях — например, у меловых динозавров [1005] и птиц [1552]. Здесь первоочередной проблемой является не изучение развития, а идентификация самих остатков. Большинство же данных по онтогенезу ископаемых амниот касается позднего развития, когда основная часть морфогенетических преобразований уже завершена и дальнейшие изменения связаны преимущественно с аллометрическим ростом и усилением окостенения. Примерами в данном случае могут служить развитие позднемеловых динозавров *Protoceratops,* для которых известен весьма полный ряд ювенильных стадий [1456], юрских птерозавров — птеродактилей и рамфоринхов [2474, 2475] и водных ринхозавров — плевразаврид [1568].

Кроме непосредственного изучения морфогенеза конкретных форм с помощью возрастных стадий у позвоночных возможно и косвенное моделирование обобщенных типов развития для более крупных групп на основе сопоставления близких взрослых форм с различной степенью дефинитивного недоразвития (фетализации). Применение этого метода к изучению пермских и триасовых амфибий-лабиринтодонтов позволило восстановить в общих чертах картину онтогенеза покровного орнамента, эндокрания, среднего уха (включая и эволюцию его развития), а также некоторых элементов сосудистой системы [1176]. Недостатком данного метода, помимо обобщенности построений, являются определенные трудности в различении генерализованных особенностей развития группы и частных черт, свойственных лишь отдельным ее формам. Преимущество же заключается в том, что метод позволяет в ряде случаев анализировать развитие таких структур, которые на остатках настоящих личинок либо не окостеневают, либо не оставляют следов (например, хрящевые связи эндокрания и висцерального скелета, челюстные сосуды и т. д.).

Детали строения, развитие которых может исследоваться на ископаемом материале с помощью возрастных стадий, охватывают широкий круг признаков. У беспозвоночных, помимо черт, названных выше, а также изменений формы, размеров, наружной скульптуры и других, следует отметить такие исследуемые в динамике внутренние структуры, как замок раковин двустворчатых моллюс-

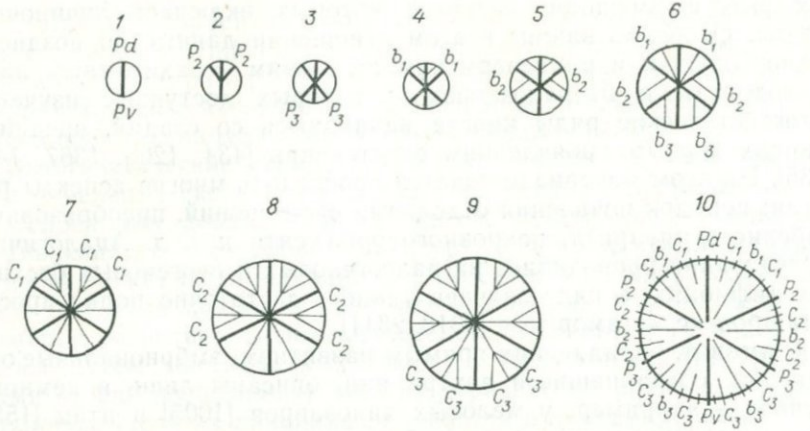


Рис. 44. Онтогенез септального аппарата у склерактинии *Turbinolia sulcata* Lam. Франция, Парижский басс., ср. эоцен. *По Ж. Аллуато.*

1 — первоначально возникает одна осевая (*Pd*—*Pv*) дорзо-вентральная протосепта, определяющая двустороннюю симметрию полипа; *2* — далее появляются две дорзальные протосепты (P_2) и *3* — две вентральные протосепты (P_3); *4* — появляются две дорзальные септы второго порядка (b_1); *5* — еще две септы второго порядка (b_2) и *6* — последние две септы второго порядка (b_3); *7* — появляются четыре септы третьего порядка на стороне дорзальных камер (C_1); *8* — еще четыре септы третьего порядка; со стороны боковых камер (C_2) и *9* — последние четыре септы третьего порядка; *10* — септы третьего порядка во всех секторах отходят от септ второго порядка и выпрямляются, образуя 24 одинаковых сектора; одновременно возникают еще 24 слабо развитых (рудиментарных) септы четвертого порядка, расположенные равномерно во всех секторах

ков [64, 730, 731 и др.], отпечатки аддуктора на раковинах остракод [268], замочный отросток брахиопод [558, 605, 913 и др.] и т. п. Важную роль в этих исследованиях играет сравнение с аналогичными преобразованиями у рецентных форм.

Организмы с аккреционным ростом скелета. В случае когда скелет изменяется в онтогенезе за счет приращения новых частей без резорбации старых, анализ его последовательных генераций у одной особи позволяет судить о ходе ее развития. Такой тип скелетообразования в той или иной мере свойствен большинству групп беспозвоночных, остатки которых широко известны в ископаемом состоянии — фораминиферам, археоциатам, кораллам, моллюскам, брахиоподам, а в отдельных случаях — членистоногим (конхостракам) и др. Для многих из этих групп, таких, как археоциаты и кораллы, где изучение отдельных видов ведется с помощью поперечных срезов скелета на разных уровнях, оно практически равнозначно изучению их онтогенеза (рис. 44).

Онтогенетический метод в палеонтологии возник именно в связи с анализом аккреционных изменений скелета — в первую очередь у головоногих моллюсков (рис. 45). В то же время наряду с исследованием онтогенеза скелета по характеру его нарастания для большинства подобных групп широко практикуется и исследование возрастных стадий.

Количество работ о процессе преобразования скелета у форм с аккреционным ростом очень велико: по фораминиферам — [59,

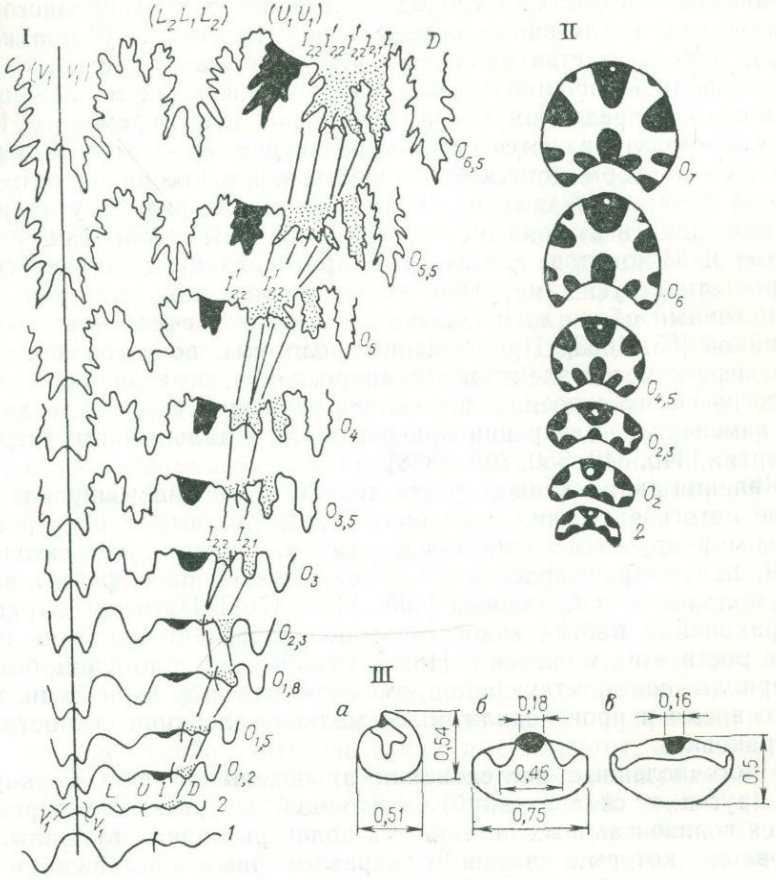


Рис. 45. Онтогенез раковины аммонита *Pavlovia iatriensis Ilov.* из волжского яруса Приполярного Урала. *По Т. А. Ломинадзе, И. В. Кванталиани, М. З. Шарикадзе.*

1 — лопастная линия; *1*, *2* — 1-я и 2-я лопастные линии, $O_{1,2}$, $O_{1,5}$, O_2 . . . $O_{6,5}$ — положение лопастной линии или сечения на обороте раковины; *L* — боковая (латеральная); *U* — пупковая (умбиликальная); *V* — брюшная (вентральная); *D* — спинная (дорсальная); *I* — внутренняя (внутренняя боковая); II — форма поперечного сечения оборотов раковины; III — протоконх; *а* — вид сбоку, ув. 14, *б* — вид сверху, *в* — вид со стороны просепты, ув. 20

260, 262, 626—628]; по археоциатам — [371, 873]: по одиночным кораллам-ругозам — [177, 431, 438, 439, 440, 917, 2004, 2103]; по одиночным склерактиниям — [71, 546, 1314, 1315, 1471]; по аммоноидеям — [90, 91, 131, 348, 405, 534, 671, 696, 699, 700, 702, 704, 716, 890, 891, 1160, 1161, 2150, 2512] и многие другие.

Скелетные чехлы, растущие аккреционным путем, часто сохраняют в своей вершинной (начальной) части личиночные или эмбриональные структуры: известковую капсулу личинки (планулы), с которой начинается рост протокораллита у различных кораллов — гелиолитид, ругоз, склерактиний; начальную раковину

моллюсков-протоконх гастропод и цефалопод или продиссоконх двустворок; аналогичное образование (протегул) у брахиопод и т. д. У большинства моллюсков эта раковина соответствует стадии свободной личинки — велигера; у головоногих моллюсков ее роль служит предметом многих дискуссий. Все современные головоногие характеризуются прямым развитием, но в отношении ряда ископаемых форм допускают существование вторичной или первичной личиночной стадии — в частности, для ряда наутилоидей, бактритоидей и аммонитов [53, 893, 1167, 1537, 1558]. Так, у бактритов и аммонитов, где вздутый протоконх представляет собой гидростатическую камеру раковинки юной особи, которая вела планктонный образ жизни, последнюю иногда считают вторичной личинкой [53, 1853]. При решении подобных вопросов большую роль играет метод электронной микроскопии, позволяющий по гистологическому строению первичной раковины установить характер изменения ее секреции при переходе к дальнейшим стадиям развития [345, 349, 350, 705, 1338].

Явления аккреционного роста делают возможным широкое изучение онтогенетических изменений поверхностных структур скелета, маркируемых линиями нарастания. Таким путем исследуются, например, возрастные изменения размеров и формы раковин моллюсков и брахиопод [605, 1459, 1765]. Изучение вариксов на раковинах многих видов гастропод позволяет судить о динамике роста этих моллюсков [1886]. Развитие их шло очень быстро в периоды, соответствующие промежуткам между вариксами, хотя в это время и происходили более мелкие колебания скорости роста раковин.

Многочисленные исследования проведены на эпитеке кораллов (ругоз и склерактиний), состоящей из ритмично чередующихся горизонтальных нитевидных колец различной толщины, образование которых связано с неравномерным поглощением извести из морской воды, обусловленным различными (суточными, сезонными и др.) биологическими ритмами [551, 552, 1657, 1658, 2257]. Это позволяет определить по характерным линиям прирастания на эпитеке (ругам) темпы роста кораллов. Радиографически показано [1589], что зоны роста на эпитеке представлены парами тонких слоев — темного и светлого, различающихся по плотности скелетного вещества и указывающих на соответствующие сезонные изменения в развитии кораллов. Экспериментально доказано, что темные слои соответствуют летним, а светлые — зимним периодам [827]. Определенные аналогии в ритмическом развитии эпитеки одиночных кораллов и чередовании темных и светлых полос известны в астогенезе колониальных форм [551, 552, 1589].

Близок к аккреции рост скелета путем добавления однородных частей, сохраняющих самостоятельность. Такой тип роста, который может быть назван аддитивным, свойствен, например, иглокожим. У морских ежей индивидуальное развитие на постларвальной стадии связано с постепенным увеличением числа табличек

в амбулакральных и интерамбулакральных полях за счет появления новых элементов у амбулакрального поля и последующего отодвигания их вниз. При этом сами таблички растут аккреционно.

У позвоночных животных рост скелетной ткани путем периодического приращения новых слоев часто сопровождается более или менее интенсивной резорбцией и перестройкой старых генераций. Тем не менее во многих случаях последовательность наслоений может быть с успехом использована для определения индивидуального возраста особи и анализа динамики ее роста. У костистых рыб для этих целей используются кольца нарастания чешуй, а также структура отолитов, позвонков и покровных костей [766]. Закономерности роста и дифференциации скелетных тканей ископаемых позвоночных (гистогенеза), обычно изучают на срезах. Эти исследования составляют предмет палеогистологии (см. 2.4). Иногда, однако, линии прирастания хорошо видны на поверхности костей — например, на чешуях костистых рыб или на щитках панциря некоторых бесчелюстных из группы Heterostaci [766], что позволяет изучать возрастные изменения формы этих элементов. Еще одним примером подобных изменений, наблюдаемых на поверхности костей, является развитие ячей или бугорков наружного орнамента по периферии центров окостенения покровных элементов у ископаемых амфибий по мере их роста [1176, 2204].

Колонии. Как более сложный вариант аккреции можно рассматривать рост колониальных организмов (кораллов, мшанок, граптолитов и др.). В этом случае речь идет о приращении скелета не одной особи (хотя оно также имеет место), а у целых их генераций, образующих интегрированное надиндивидуальное объединение, имеющее свой собственный жизненный цикл — астогенез (см. 1.2). Развитие одной вегетативной особи в колонии, как уже было сказано, называют бластогенезом, или гистерогенезом. Его отличие от типичного онтогенеза заключается в начальной стадии, представляющей собой не яйцеклетку, а группу разнородных дифференцированных клеток материнской особи [429].

Изучение бластогенеза у колониальных организмов с прирастающим скелетом, например у кораллов [98, 101, 547, 1076, 1807, 2187, 2320 и др.], принципиально не отличается от изучения индивидуального развития особи-основательницы колонии, возникшей половым путем, а также одиночных форм с аналогичным типом скелетообразования (рис. 46).

Астогенез представляет собой более своеобразный процесс. Его изучение началось давно [1579, 2024], и нередко его описывали под обобщенным названием «онтогенез» [321, 409, 981, 1007]. Более направленно астогенез исследуют у кораллов и мшанок в последние десятилетия [98, 101, 102, 176, 711, 918, 1001, 1075, 1076, 1345, 1528, 1575, 1939, 1940, 2077, 2095 и др.].

Астогенез не есть просто сумма индивидуальных циклов особей, составляющих колонию; он имеет более общие свойства. Начало астогенеза — появление и развитие особи-основательницы:

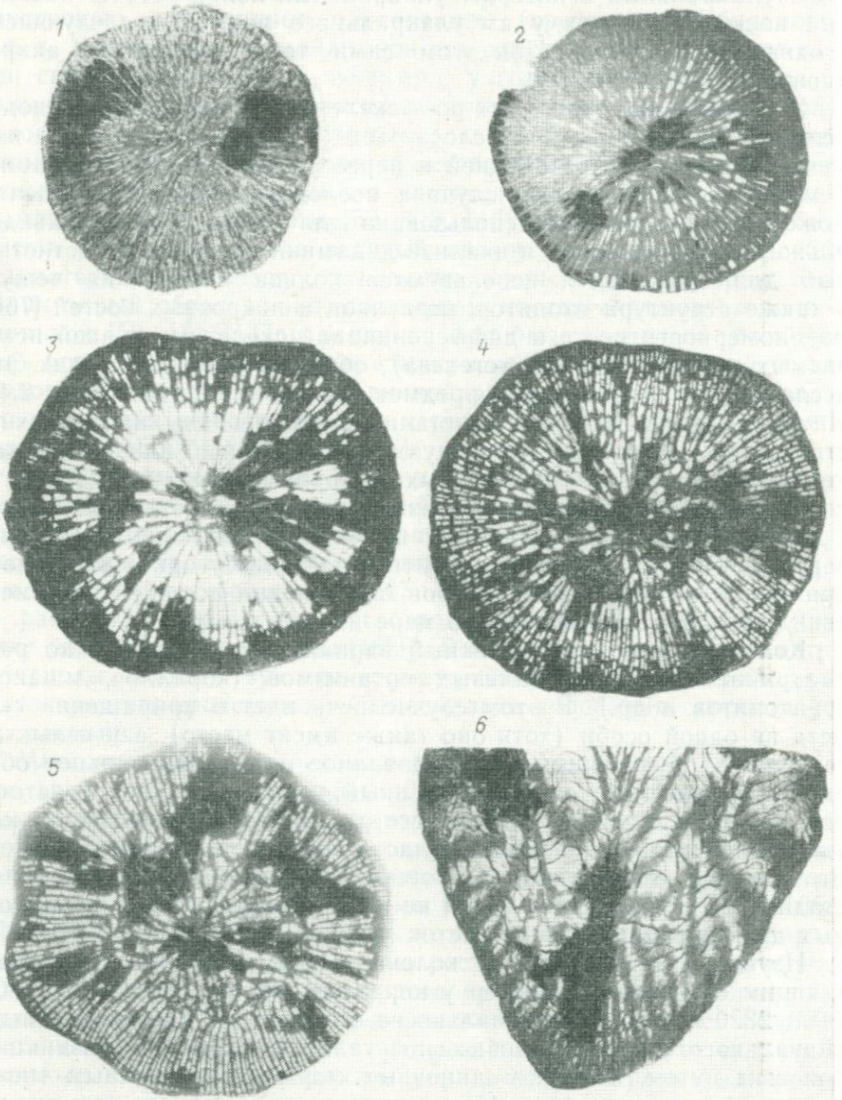


Рис. 46. Астогенез колонии склерактинии *Monocyclastraea alpina* (Koby). Крымская область, Белогорский р-н, с. Балки; нижний берриас. *По Е. И. Кузьмичевой.*

1 — стадия одиночного кораллита, ув. 4; *2* — в 10 мм от центра появляются три дочерние почки, две из них по одну сторону чашечной ложбины и одна — по другую, ув. 4; *3* — ранее появившиеся кораллиты отчетливо обособлены друг от друга, прослеживаются разрывы септ и возникновение новых дочерних почек, ув. 2; *4* — видны шесть четко обособленных дочерних кораллитов и появление по обеим сторонам материнской чашки еще двух новых почек, ув. 2; *5* — вокруг материнского кораллита расположены девять сформировавшихся дочерних кораллитов, ув. 2; *6* — продольное сечение взрослой колонии, ув. 5

у кораллов — протокоралла (или протокораллита); у мшанок — анцеструлы; у граптолитов — сикулы и т. д. Эту стадию астогенеза называют филастической [1472]. Далее у кораллов следуют брефастическая (детская), неанастическая (юношеская), эфебастическая (зрелая) и, наконец, геронтастическая (старческая) стадии. Брефастическая стадия характеризуется бесполым размножением протокораллита; в неанастической стадии происходит размножение бесполым путем следующих генераций: с эфебастической стадией связано появление полового размножения.

Общим для астогенеза кораллов (ругоз, гелиолитид и склерактиний) является неравномерность темпов развития: более быстрый рост колонии и интенсивное вегетативное размножение на ранних стадиях сменяются нарастанием дифференциации кораллитов, вплоть до полиморфизма к концу развития; наличие на эфебастической стадии так называемого цикломорфоза, т. е. чередования фаз полового и бесполого размножения, которым соответствуют в колонии смены темных и светлых зон и ритмические изменения морфометрических показателей [102]. Помимо сезонного чередования типов размножения [840, 1310 и др.] причинами цикломорфоза могут быть и другие физиологические особенности колоний. Вместе с тем ритмические изменения, аналогичные цикломорфозу, отмечены и в бластогенезе [98].

Астогенез сходен с индивидуальным развитием тем, что заключает в себе рекапитуляции прежних состояний колонии, соответствующие более ранним этапа эволюции данной группы. Это было показано как для современных кишечнополостных [728], так и для ископаемых [92, 97, 101, 105, 200, 548, 550, 744 и др.].

Естественно, что изучение астогенеза желательно проводить на одной колонии. Но практически это не всегда возможно, и возникает необходимость в подборе серии колоний, позволяющей получить представление о всей последовательности возрастных изменений данного вида.

Сравнительно-астогенетических наблюдений пока немного. Одним из наиболее отчетливых изменений, установленных в развитии колоний у кораллов, являются различия в степени интеграции составляющих их особей; например, они сильно выражены в эволюции склерактиний [552]. У палеозойских граптолитов отмечена сильная зависимость нормального хода астогенеза от жизнедеятельности начальной особи [2404].

* * *

В целом ископаемые остатки, относящиеся к различным фазам индивидуального развития и их сериям, могут содержать информацию о любых аспектах жизни и эволюции древних организмов, а не только об их онтогенезе как таковом. Например, остатки и яйцевые оболочки позвоночных наряду с их использованием для целей стратиграфии, систематики и выяснения родственных связей отдельных групп [2514] могут также быть индикаторами условий инкубации или особенностей климата, выявляемых по микро-

структуре и изотопному составу [1742, 2280]. Находки молодых экземпляров или яиц в полостях тела взрослых особей указывают на различные особенности их биологии — например, на каннибализм или живорождение у ряда палеонискоидных и ганоидных лучеперых рыб [1322, 1546], наличие полового диморфизма у аммонитов [1986], эволюцию строительного поведения у личинок ручейников [1022]. Для реконструкции палеоклиматических обстановок и свойственных им сезонных или других периодических изменений огромную роль играет изучение у различных беспозвоночных ритмов онтогенетического роста скелета, морфометрических особенностей личиночных раковин и других черт развития (см. 1.6).

Однако главной практической целью изучения онтогенеза и его стадий у ископаемых форм остается выяснение родственных отношений между различными организмами и их группами. Как можно видеть из многочисленных работ, посвященных этим вопросам, в основе всех выводов о родственных связях, полученных с помощью сравнительно-онтогенетического метода, лежит использование двух главных принципов — закона зародышевого сходства К. М. Бэра и биогенетического закона Э. Геккеля, указывающего на сохранение (рекапитуляцию) черт взрослых предков в онтогенезе потомка[1]. Наличие у двух сходных форм, например родов аммонитов, существенных различных черт в раннем онтогенезе, соответствующих ювенильным или взрослым особенностям других далеких друг от друга форм или групп, служит для палеонтолога ясным указанием на отсутствие близкого родства между сравниваемыми родами; и наоборот, сходство ранних стадий у дефинитивно различающихся форм доказывает их родство; см., например [131, 330].

На подобных принципах строятся и все заключения о происхождении различных вымерших групп, основанные на сравнительном изучении их онтогенезов, например, о возникновении одиночных склерактиний из ругоз-полицилин [438, 439, 2221], о филогенезе фораминифер-глоботрунканид [627, 628], различных групп аммоноидей [91, 305, 701, 702, 887, 2286] и т. д. То же касается и изучения онто- и филогенетической эволюции отдельных структур — ручного аппарата у ряда групп брахиопод [306, 969], септальных трубок у аммоноидей [343], зубного аппарата у двустворчатых моллюсков [1288], отпечатков аддукторов у остракод [266] и др.

Палеоэмбриологическими исследованиями накоплен огромный фактический материал, давший эволюционизму наиболее убедительные доказательства реальности гетерохроний, рекапитуляций, консерватизма ранних стадий (=зародышевого сходства) и других феноменов, отражающих закономерности морфологической эволюции онтогенеза. Все они подтверждают то положение, что эволюция взрослой стадии начинается всегда с нее самой и что именно этот процесс определяет ход исторических преобразований всего индивидуального развития [1178]. Однако приходится признать,

[1] О сущности этих двух законов и их взаимоотношениях см. подробнее в 7.4.

что на практике попытки реконструкции эволюционных событий на основании онтогенетических изменений, наблюдаемых на ископаемом материале, все еще в большей мере строятся на неприемлемых теоретических представлениях, отождествляющих ход исторического процесса с его итоговым отражением в индивидуальном развитии (подробнее об этом см. в 7.4).

1.6. ПАЛЕОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Представления о физиологии вымерших организмов могут быть получены многими путями, среди которых важная роль принадлежит анализу морфологических особенностей ископаемых организмов. Существенными источниками палеофизиологической информации служат также данные о микроскопическом строении и вещественном составе исследуемых скелетных остатков и условиях их захоронения (см. 2.1—2.6, 3.1—3.4).

Первоначально термин «палеофизиология» был введен Я. В. Самойловым [2199] для обозначения области исследований, охватывающей прежде всего биохимическую эволюцию организмов (см. 2.6, 2.7). Стремясь выяснить роль живых существ в осадочном накоплении химических элементов, участвующих в метаболических процессах, Я. В. Самойлов одним из первых указал [906, 907], что физиологическая деятельность вымерших форм должна была отличаться от современной. С этой точки зрения он пытался объяснить, например, накопление меди в пермских отложениях распространением организмов, у которых перенос кислорода кровью осуществлялся с помощью медистых соединений — гемоцианинов. Я. В. Самойловым был поставлен вопрос об эволюции скелетообразования, в которой первым этапом, по его мнению, было появление кремниевых скелетов.

Другим основателем палеофизиологии считают венгерского палеонтолога Ф. Нопшу [2017, 2018], который предполагал связь ряда эволюционных изменений в скелете позвоночных (гигантизм у динозавров, явления пахиостоза у мезозойских морских рептилий и т. д.) с нарушениями функции гипофиза. Подобные идеи выдвигаются и в наше время, например, для объяснения эволюции зубной ткани у млекопитающих [2486]. К этому направлению примыкают и многочисленные гипотезы, связывающие вымирание тех или иных групп организмов с глобальным воздействием абиотических факторов, нарушающим физиологическую норму: гибель динозавров от изменения уровня радиации или состава атмосферы, похолодания, отравления растительными алкалоидами; вымирание крупных млекопитающих от дефицита кобальта в пище, морских беспозвоночных — от изменения солености и т. д. [299]. Но палеофизиология имеет и более реальные достижения, связанные с изучением жизнедеятельности вымерших организмов, основанном на анализе их остатков и условий захоронения.

В целом предмет палеофизиологии как раздела физиологии [2168] составляют различные нормальные проявления жизненной

активности, запечатленные в ископаемом материале, в первую очередь — различные реакции органов и тканей в процессе их развития и функционирования. Сюда же естественно отнести и физиологически обусловленные формы поведения, такие, как биология размножения и забота о потомстве, а также специфические требования организма к физико-химическим параметрам среды, изучаемые палеоэкологией (см. 3.1). В палеонтологии трудно разграничить область изучения физиологических отправлений и функциональной деятельности вообще. Последняя наиболее широко изучается в отношении механических процессов, в особенности связанных с передвижением и питанием. Это направление исследований составляет главный предмет морфофункционального анализа (см 1.1—1.3).

Информацию о физиологии вымерших форм получают главным образом методом аналогий. Если ископаемый организм принадлежит к ныне существующей группе, то тем самым некоторые общие особенности его биологической организации становятся ясными сразу же. Например, установив принадлежность кости к млекопитающему, мы определяем и ее принадлежность теплокровному животному. Если мы относим строматолитную постройку к деятельности синезеленых водорослей, то тем самым подразумеваем и способность создавших ее организмов к фотосинтезу. Естественно, что для видов, близких или тождественных современным, степень физиологической аналогии максимальна. Поэтому находки таких форм обычно служат важными индикаторами среды обитания. Так обстоит дело, например, с неогеновыми моллюсками и рыбами или кайнофитными насекомыми.

Чаще, однако, возникает задача биологического истолкования более частных особенностей, и в этом случае используют сопоставление с гомологичными или по крайней мере морфологически сходными структурами у рецентных организмов. Объектами сравнения могут служить также минеральный и химический состав остатков, характер изменчивости, следы жизнедеятельности, особенности стадий развития и другие факторы. Все это, конечно, дает результаты лишь при условии, что нам известны корреляции этих признаков с физиологическими показателями у ныне живущих форм. В тех случаях, когда исследуемый орган не имеет достаточно близких рецентных аналогий, может быть использован метод построения парадигм, т. е. абстрактных функциональных моделей [2190]. Из серии таких моделей, соответствующих разным путям истолкования органа, наиболее правдоподобна та модель, которая позволяет правильно предсказать его особенности, не учтенные в модели, а также его изменения в тех или иных реально встречающихся вариантах (см. 1.1).

Метод парадигм пригоден там, где истолкование функции органа позволяет дать количественные оценки его возможных модификаций. Нередко он сочетается с методом аналогий. В целом, однако, последний остается главным инструментом исследования.

Морфология скелетных остатков. Морфологические сопостав-

ления — наиболее обширный источник физиологической информации, особенно для организмов, у которых скелет в большой мере отражает строение мягких органов, а морфофизиологические корреляции достаточно хорошо изучены (позвоночные, членистоногие). Так, следы легочных мешков у девонских *Placodermi* ясно указывают на способность этих примитивных челюстноротых к воздушному дыханию [1495]. Отпечатки сейсмосенсорных органов на костях многих древних амфибий — лабиринтодонтов и лепоспондилов — говорят об ориентации в водной среде с помощью восприятия низкочастотных колебаний, а следы жабр и бранхиальных зубчиков у некоторых их личинок указывают на развитие через стадию жаберного дыхания и преимущественно фильтрационного питания.

У зверообразных рептилий переход к диафрагмальному типу дыхания, свойственному млекопитающим, может доказываться обособлением поясничного отдела позвоночника, а следы развития мягких губ у высших форм свидетельствуют о первых шагах в развитии маммального способа вскармливания детенышей [1033]. Строение слуховой косточки у древних амфибий и рептилий позволяет определенно различать две системы восприятия звуков — из воздуха (через барабанную перепонку) и из субстрата (через челюстной сустав). У палеоген-неогеновых китообразных строение звуковой улитки отражает разную степень приспособления к высокочастотной эхолокации [1584]. Вынашивание молоди или яиц в сумке матери весьма вероятно для меловых мультитуберкулят и плацентарных млекопитающих и даже для высших триасовых зверообразных рептилий — тритилодонтов, у которых найдена сумчатая кость, характерная для современных *Marsupialia* и однопроходных [1599, 1831]. Живорождение в разных группах позвоночных доказывается на ископаемом материале непосредственными находками молоди в полости тела у отдельных палеонискоидных рыб *(Birgeria)* и морских рептилий [1322, 1984]. Обнаружение молоди раннепермского лабиринтодонта *Trimerorhachis* в жаберных мешках взрослых особей [2028] имеет близкие аналогии у некоторых современных лягушек, вынашивающих личинки в голосовых мешках.

Для позвоночных животных, особенно млекопитающих, одним из важных источников данных, касающихся их поведения и взаимоотношений со средой обитания, является изучение мозговых структур по отпечаткам полости черепа, основанное на сравнении с близкими рецентными формами. Это направление получило наименование палеоневрологии. Примером таких исследований может служить работа Ю. А. Орлова [786], посвященная изучению слепка мозговой полости гигантской позднемиоценовой куницы *Perunium.* Преобладающее развитие височных и затылочных долей большого мозга позволило сделать вывод об опережающей дифференциации у этой формы слуха и зрения по сравнению с функциями лобных долей, тогда как сильное развитие полушарий мозжечка заставляет предполагать сложную работу конечностей, которые,

по-видимому, могли использоваться для лазания по деревьям (см. также 1.1).

Среди морфофизиологических процессов, непосредственно отражаемых строением ископаемых беспозвоночных организмов, особенно велик круг явлений, связанных с размножением и развитием: клеточные деления у простейших, почкование у колониальных организмов, линька у членистоногих и т. д. Многие другие особенности также становятся понятными благодаря рецентным аналогиям. Таким путем, например, выявлено наличие у ископаемых мшанок системы экстразооидальных водных потоков, обеспечивающих поступление пищи, выведение отфильтрованных вод, а также спермы и личинок [2367]. На этой же основе проведен анализ водно-сосудистой системы у ископаемых иглокожих [2005]. У трилобитов сопоставление с современными членистоногими позволяет говорить о респираторной функции щечной цеки у уплощенных форм [1800].

Во многих случаях, однако, близкие аналогии неизвестны, и остается лишь возможность моделирования предполагаемой функции. Так, трубчатые выросты края раковины у некоторых мезозойских брахиопод истолковываются как вместилища чувствительных краев мантии, действовавших подобно антеннам и подававших сигнал к закрытию створок при приближении опасности [2191]. Хорошо обоснованные парадигмы построены также для сенсорных органов камератных криноидей. Предполагается, что у этих реофильных животных поры теки и связанные с ними пиннулы представляли собой систему, чувствительную к горизонтальным течениям и помогающую выборочно извлекать пищевые частицы из водного потока [1711]. Широкие возможности для моделирования функции предоставляют глаза трилобитов, поскольку они могут сохранять свою структуру довольно полно. Анализ шизохроических глаз как оптической системы позволяет говорить об их способности к целостному восприятию изображений и устранению сферической аберрации [1340, 1429].

Нередко выбор правильной интерпретации затруднителен — например, в отношении дополнительной функции анального мешка у каменноугольной криноидеи *Aesiocrinus*, снабженного порами и каналами. Предполагают, что он либо выполнял респираторную функцию для задней кишки, либо играл роль гипертрофированной мадрепоритной системы [1862]. Также неясно, назначение срединного бугорка глабели у трилобитов, который мог быть либо глазом, либо органом осязания и регистрации давления [1594].

В случаях, когда для современных организмов известны внешние причины определенных морфологических модификаций, возможно объяснить соответствующие изменения и у близких ископаемых форм. Например, у некоторых двустворок (Cardiidae) уменьшение размеров раковины и числа ребер связано с понижением солености водной среды. Размеры личинки и, следовательно, продиссоконха у двустворок часто обратно пропорциональны температуре воды [1908]. У остракод температура воды влияет на сте-

пень скульптированности раковины, а содержание кислорода в воде — на ширину внутренней пластинки и глубину вестибюля [1406, 2082].

Морфофизиологические интерпретации, основанные на аналогиях, используются и в палеоботанике. Митотические деления описаны у докембрийских одноклеточных водорослей [240]. У палеозойских птеридоспермов предполагают секретирование семязачатком капли жидкости для улавливания пыльцы, как у многих современных голосеменных. Это обосновывается находкой семязачатка с неклеточным образованием снаружи, содержащим пыльцу [2180].

Микроскопическое (гистологическое) строение. Изучение микроструктуры остатков беспозвоночных в сечениях и на естественных поверхностях дает обширную информацию об изменениях секреторной деятельности скелетообразующих тканей — циклических или же связанных с образованием различных структур скелета. Так, у кораллов пояски прироста могут соответствовать суточным, месячным и годичным ритмам, что позволяет судить о длительности астрономического года и лунных циклов в прошлые геологические эпохи [2257, 2477]. Пять различных ритмов (от суточного до годичного) установлены по структурным различиям в линиях нарастания у двустворчатых моллюсков [1307]. При этом скорость роста преимущественно зависит от внешних факторов, например у кораллов, — от температуры воды и освещенности [1295], хотя известную роль играют и особенности самих организмов [551, 552]. У литоральных моллюсков отложение карбонатных слоев раковины соответствует приливам, а органического — отливам [2067]. Образование слоев наружной раковины отражает различные физиологические состояния секретирующей ткани (у моллюсков и брахиопод — эпителия мантии) или деятельность различных ее участков. Некоторые секреторные процессы, такие, как образование третичного слоя раковины у брахиопод, зависят от температуры и других условий среды [481, 1911].

У наземных позвоночных одним из важнейших физиологических показателей, получаемых путем изучения микроструктуры скелета, является характер терморегуляции. У современных эктотермных животных периостальные ткани трубчатых костей относятся к пластинчато-зональному типу, характеризующемуся бедной васкуляризацией и наличием годичных колец. Напротив, у эндотермных групп (птиц, млекопитающих) эти ткани имеют волокнисто-пластинчатое строение, не содержат отчетливо выраженных годичных колец и снабжены сильно развитой сосудистой системой. Наличие тканей второго типа у терапсид, динозавров и птерозавров дает основание ряду авторов считать этих рептилий теплокровными [1297, 1298, 2161, 2164, 2167]. В отношении динозавров имеются, правда, противоречащие данные о наличии годичных колец в микроструктуре зубов [1804]. У лабиринтодонтов, способных подобно современным амфибиям к кожному газообмену, его

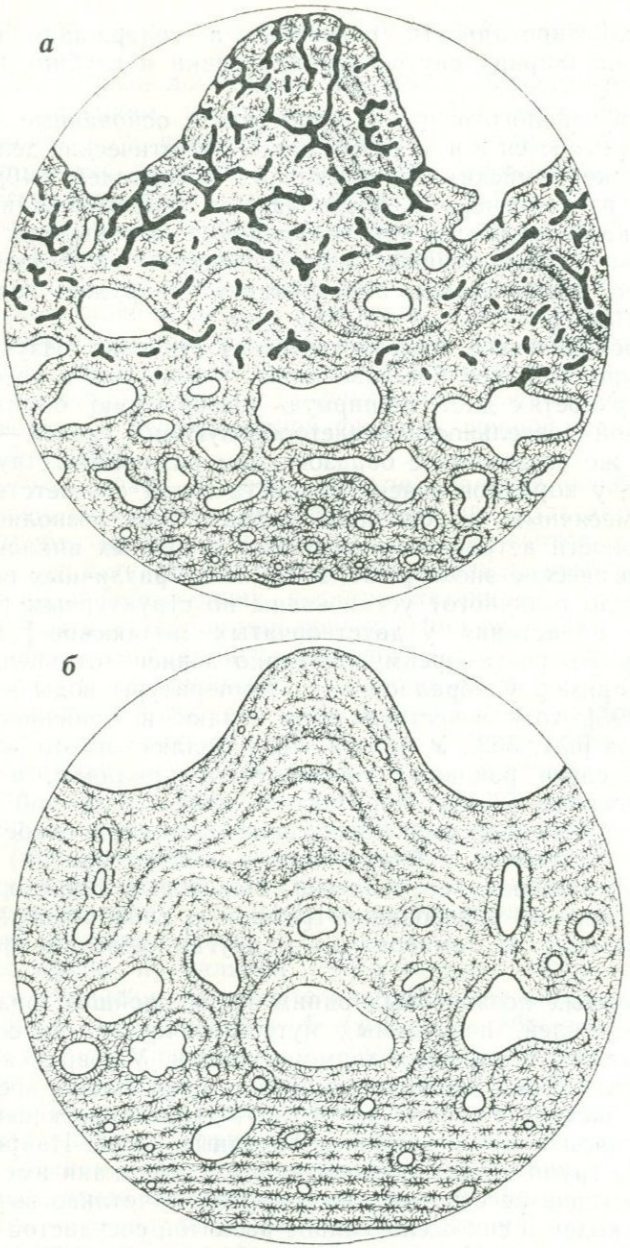


Рис. 47. Микроструктура покровных костей черепа (в вертикальных срезах) у пермских и триасовых амфибий — лабиринтодонтов как показатель интенсивности кожного газообмена. *По А. П. Быстрову.*

а — «гидрофильный» тип с хорошо развитой сетью сосудистых кожных капилляров у *Benthosuchus*; *б* — «ксерофильный» тип, не имеющий капилляров, у *Platyoposaurus*

интенсивность отражается в степени развития сосудистой сети в покровных черепных костях [1395]; (рис. 47).

Исследования скорлупы яиц верхнемеловых динозавров — завропод, протоцератопса [2280] — показало, что газо- и влагообмен осуществлялись у них путем диффузии сквозь многочисленные поры. Сопоставление же с яйцами современных рептилий и птиц привело к предположению, что вылупившиеся детеныши этих динозавров имели малые размеры, а по уровню метаболизма были близки к тем ныне живущим рептилиям и птицам, которые строят гнезда на земле в условиях высокой влажности и воздушной среды, обедненной кислородом при повышенном содержании углекислого газа (что обычно имеет место при подземной инкубации или искусственном зарывании кладок).

Содержимое пищевых путей и непереваренные остатки пищи. О характере питания и пищеварения часто можно судить по содержимому желудка и кишечника. У животных-илоедов (трилобитов, некоторых моллюсков, червей и др.) пищевые пути благодаря заполнению субстратом могут фоссилизоваться. Например, у раннеюрской двустворки *Nuculana* известен внутренний слепок кишечника с продольными бороздками (отпечатками стенок), аналогичными бороздкам на фекальных выбросах у современного близкого рода *Nucula* [1458]. Нередко сохраняются твердые части желудочного содержимого. Так, в кишечнике насекомых обнаружена пыльца растений [528, 2254], в желудке аммонитов — остатки различных мелких беспозвоночных [1872], у юрских акул — непереваренные ростры белемнитов и раковины аммонитов, у позднемелового динозавра *Anatosaurus* — побеги и плоды хвойных растений [1984]. У ихтиозавров в содержимом желудка, а иногда и кишечника встречаются остатки мягкотелых головоногих, рыб и планктонных организмов, в том числе мелких рачков. Иногда возможность питания ихтиозавров головоногими оспаривается [1823]. Другие исследователи [2273] приводят данные о находках в желудке ихтиозавров крючков (онихид) от рук белемнитов и подчеркивают, что ростры в желудочно-кишечном тракте этих организмов не встречаются.

Это дает им повод считать, что ихтиозавры питались мягкими тканями белемнитов. Позволительно, однако, предполагать и то, что ростр у белемнитов, как и у некоторых современных кальмаров, был эластичным [454].

Иногда прослеживается характер переваривания пищи. У олигоценового представителя скумбриевых из семейства Cybiidae в желудке были найдены мелкие рыбы, из которых наиболее близкие к кишечнику (ранее заглоченные) максимально размацерированы [2465]. Особенность пищеварения дневных хищных птиц — полное растворение костей добычи и характерная эрозия непереваренных зубов; поэтому остатки погадок этих птиц в четвертичных отложениях достаточно уверенно опознаются [1932]. О механизме размельчения пищи говорят находки гастролитов, известные у ископаемых птиц и морских рептилий. Важным источником

сведений о характере питания служат копролиты [204], хотя их принадлежность не всегда удается идентифицировать.

Химический состав. Анализ количественных соотношений элементов в составе известкового скелета у водных беспозвоночных дает возможность судить о температурном и солевом режимах среды обитания по аналогии с современными формами. Методическая сторона этих исследований освещена в специальных разделах (см. 2.6, 3.1).

Отметим, что распределение магния и других элементов может быть неравномерным, отражая цикличность секреторной деятельности организма [1871] или ее закономерное изменение с возрастом, при переходе в иные условия обитания [1527]. Имеются, впрочем, данные о том, что и накопление магния в целом может в большой степени физиологически контролироваться самим организмом, в зависимости, например, от того, секретирует ли он кальцит или арагонит [1358, 2457]. Изотопный состав может отражать помимо температуры и солености водной среды также изменения скорости роста [1813, 2061].

Сопоставление возрастных стадий. Этот метод дает много сведений о физиологии развития и размножения. Количественный анализ массового материала (например, по раковинам моллюсков) позволяет проследить закономерные изменения в характере смертности в течение жизненного цикла, которые могут быть разными у близких форм одного биотопа [1743]. В случае, когда у колониальных организмов наблюдается постепенное изменение в завершенности морфогенеза очередных генераций зооидов, можно с большой уверенностью говорить о физиологических градиентах, закономерных изменениях концентрации стимуляторов или ингибиторов, управляющих развитием колонии. Это, в частности, имеет место при образовании субколоний мшанок из монтикулярных структур [1278]. Наличие в одновременном захоронении новорожденной и трехмесячной особей пещерного медведя позволяет судить о продолжительности брачного периода, который был длиннее, чем у современного бурого медведя [1544]. Ход личиночного развития у палеозойских лабиринтодонтов доказывает отсутствие у них резкого (катастрофического) метаморфоза, свойственного их потомкам — бесхвостым амфибиям.

Межвидовые численные соотношения. Относительная численность организмов внутри биоценозов может служить их важной биологической характеристикой. Например, количественное отношение «хищник — жертва» среди млекопитающих составляет обычно не более 4 %, тогда как у эктотермных позвоночных оно во много раз выше. Поэтому определение на массовом материале по меловым динозаврам очень низкого соответствующего показателя (3 %), косвенно свидетельствует о теплокровности этих животных [1297].

Особенности захоронения и литология вмещающих пород. Связь этих показателей с физиологией захороненного организма может быть очень тесной. В общих чертах она обычно определяется уже

тем, с какой из двух главных обстановок захоронения — морской или континентальной — мы имеем дело. На этом фоне выявляются более частные зависимости. Так, первичная пиритизация глубоководных протерозойских сланцев Северной Австралии, указывающая на восстановительную среду их накопления, позволяет говорить об анаэробности найденных здесь бактерий и водорослей [2023]. Биостратономический анализ захоронений некоторых неогеновых гастропод Паратетиса указывает на их переход от легочного дыхания к жаберному [288]. Находки в пермокарбоновых континентальных красноцветах Техаса характерных нор с остатками лепоспондильных амфибий *Lysorophus* свидетельствуют о существовании фазы спячки в образе жизни этих животных, что подтверждается и находками здесь аналогичных нор двоякодышащих рыб [2029]. Представители двух групп триасовых лабиринтодонтов — трематозавры и плагиозавры — часто встречаются как в континентальных, так и прибрежно-морских фациях, что указывает на их способность (подобно многим современным лягушкам) переносить довольно высокую соленость, оставаясь в норме пресноводными животными.

* * *

Палеофизиологические данные имеют огромное значение для изучения эволюции биосферы (см. 8.4). Они позволяют судить о физико-химических условиях среды обитания и тем самым об условиях осадконакопления в геологическом прошлом. Продукты жизнедеятельности организмов, как и их непосредственные остатки, могут быть материалом породообразования (например, накопление копролитовых горизонтов). Изучение ритмичности скелетообразования у беспозвоночных открывает в перспективе возможности для нового пути определения возраста их остатков (если будет достаточно точно рассчитано изменение числа дней в году для прошлых эпох). Изучение ископаемого материала позволяет также изменить представления о многообразии ранее существовавших физиологических типов. Функциональные сочетания, не имеющие аналогий в современном органическом мире (например, сохранение рудиментов амфибийной сейсмосенсорной системы на рептилийном уровне организации), нередко оказываются реальностью при изучении древних организмов.

1.7. ПАЛЕОПАТОЛОГИЧЕСКИЕ И ПАЛЕОТЕРАТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Понятия «палеопатология» и «палеотератология» охватывают всю область исследований аномальных особенностей ископаемых организмов, включая как собственно морфологические характеристики, так и выявляемые на их основе физиологические и функциональные нарушения. Разделение патологических и тератологических явлений может быть лишь условным и на практике далеко не всегда проводится.

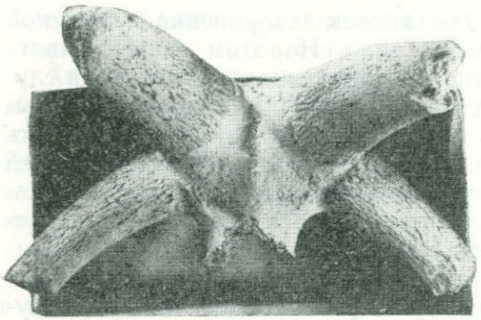


Рис. 48. Фрагмент черепа четырехрогого барана *Ovis aries* L. Хакасская автономная область, Ширинский р-н, долина р. Белый Пюс. Голоцен.

Хранится в Палеонтологическом институте АН СССР; передан преподавателем ср. школы. г. Шира С. М. Прокофьевым и председателем горсовета ВОП г. Абакана И. С. Яськовым

К области патологии (в узком смысле) у рецентных организмов принято относить прежде всего заболевания экзогенной природы, т. е. обусловленные инфекциями, воздействием паразитов, нарушениями среды обитания, механическими травмами и т. д.

Тератологическими явлениями (уродствами) обычно называют достаточно резкие спонтанные аномалии, независимо от того, являются ли они наследственными или нет. В последнем случае обычно подразумевается, что их связь с внешними агентами в данный момент не выяснена. Будучи крайними вариантами природной изменчивости, тератологические уклонения входят в специфические пространства возможностей индивидуального развития, свойственные отдельным видам (см. 7.4), выделяясь среди других вариаций лишь более резко выраженной дискретностью по отношению к нормальному фенотипу и относительной редкостью проявления. Другими словами, тератологические явления неизменно обнаруживаются с той или иной частотой у любого вида. Сюда относится, например, развитие дополнительных рогов и пальцев у позвоночных животных (рис. 48) или появление односемядольных проростков среди двух- и многосемядольных растений.

Таким образом, если для патологических нарушений главным критерием на практике считается их генезис, то для тератологических — сам характер их выражения. Ясно, что уже в силу этого невозможно говорить об их четком разграничении. Неудивительно, что в специальной литературе нередко используется понятие патогенеза в применении к тератологическим явлениям [1700]. Кроме того, следует помнить, что любая аномалия всегда осуществляется на основе взаимодействия индивидуального генотипа и среды развития, и ее реализация возможна при множестве комбинаций этих двух составляющих (см. 7.3). Поэтому разделить уклонения на чисто генетические и чисто экзогенные вообще невозможно. Соответственно огромное большинство уклонений, для которых улавливается связь с генетическими вариациями, может проявляться только при определенных внешних условиях, что хорошо известно из опыта экспериментальной генетики и медицины.

Генетическая конституция чаще всего определяет лишь предрасположенность к нарушению, тогда как само оно непосред-

ственно провоцируется средой и с этой точки зрения должно попадать в категорию патологических изменений. Можно утверждать, что нет ни одного типа заболеваний, в котором генетическая предрасположенность не играла бы роли, поскольку реакция особей на экстремальные внешние воздействия, каковыми являются и патогенные факторы, всегда бывает высоко индивидуальна в соответствии с их гетерогенностью (см. 7.3). Таким образом, попытки выделить область патологических изменений (в противовес тератологическим), как нечто строго ограниченное действием внешних агентов, были бы заведомо несостоятельны.

Все сказанное еще в большей степени относится к ископаемым организмам, поскольку из-за невозможности применения к ним генетического анализа или иных экспериментальных методов мы обычно не можем судить о степени наследуемости наблюдаемых аномалий и об их связи с теми или иными внешними или внутренними факторами.

Однако изучение аномалий весьма важно для понимания эволюции и биологии вымерших форм. Как уже отмечалось, любые уклонения от нормы при всем их разнообразии имеют свою специфику в пределах систематических групп, и при наличии достаточно больших выборок они становятся столь же важными для характеристики этих групп, как и «нормальные» признаки, учитываемые систематикой [647, 1950]; (см. 4.1). Кроме того, эволюция этих признаков начинается с возникновения их в качестве редких неустойчивых вариаций, т. е. вначале они тоже имеют статус уклонений по отношению к норме. Поэтому изучение эволюционной динамики таких вариаций позволяет проследить в ряде случаев пути становления новых конституционных черт и одновременно избежать ошибки, связанной с неоправданным выделением уклоняющихся особей в самостоятельные таксоны. Патологические изменения у древних организмов могут давать также материал для суждения о характере морфогенетических процессов, нормально протекающих в их индивидуальном развитии [2405]. И наконец, эти изменения нередко позволяют судить о биологических особенностях древних форм и их взаимосвязях в биоценозах.

Возникновение палеопатологии связано с ранними указаниями на следы заболеваний у ископаемых позвоночных животных, сделанными анатомами и врачами XVIII — начала XIX в. Первые отрывочные наблюдения относятся к плейстоценовому пещерному медведю [1563] и другим кайнозойским млекопитающим [1478, 1645]. Остаткам пещерного льва и медведя посвящена и первая специальная работа по палеопатологии [2450].

В XIX в. появилось много новых наблюдений, касающихся также и болезней у различных мезозойских рептилий. Попытка обобщения накопленного материала была сделана О. Абелем [1247] в «Палеобиологии позвоночных», а затем Р. Муди [1966] в известной работе «Палеопатология», где позвоночным отведено главное место. С 20-х годов нашего столетия начиналось изучение патологических явлений на массовом материале, в основном

по плейстоценовым млекопитающим, причем диагностика заболеваний стала опираться на гистологические исследования костных остатков и получила бóльшую достоверность [1375, 1376, 1542, 1544, 2088]. Данные об основных исследованиях в этом направлении суммированы в «Палеопатологии» А. Таснади-Кубачки [2362].

Первые сведения о болезнях ископаемых беспозвоночных связаны с изображениями или упоминаниями в описательных работах отдельных аномальных экземпляров головоногих моллюсков и фораминифер [1342, 2031, 2113]. Вскоре такие явления становятся предметом специального изучения и делаются попытки их диагностики [1531, 1601]. К настоящему времени имеется несколько десятков публикаций по палеопатологии отдельных групп беспозвоночных. Во многих случаях они основаны на изучении серийного материала, что дает возможность подробно классифицировать и сами аномалии [1750]. Однако бóльшая часть подобных сведений носит отрывочный характер и рассеяна в многочисленных описательных работах. Наиболее крупные обобщения по палеопатологии беспозвоночных — [1250, 1966, 2362].

В целом палеопатология (в широком смысле) еще остается слабо разработанной. Это касается, в частности, и взглядов на роль патологических аномалий в эволюционном процессе. Наиболее известны в этом отношении представления Р. Муди [1966] о связи болезненных явлений с филогенетическим старением и неоламаркистские идеи О. Абеля [1247, 1249, 1250] и Ф. Нопши [2018] о непосредственном превращении патологических черт предков в диагностические признаки потомков. Эти взгляды имеют в основном исторический интерес, хотя сама по себе проблема закрепления возникших изменений в дальнейшем оказалась одной из центральных для эволюционной теории [1178, 1180, 1181, 1193, 1196]. Вопрос о филогенетической роли аномалий продолжает дискутироваться [1811], причем многие авторы считают возможным скачкообразное появление на этой основе крупных эволюционных новшеств (см. 7.4).

Морфологические нарушения, наблюдаемые у ископаемых форм, могут быть подразделены на несколько категорий, не всегда четко разграниченных.

МЕХАНИЧЕСКИЕ ТРАВМЫ

Следы прижизненных механических травм[1] и последующих регенерационных процессов известны во всех группах вымерших организмов, начиная с простейших. У фораминифер регенерационная активность плазмы обычно очень высока на ранних стадиях развития, благодаря чему нормальная раковина может восстанавливаться даже из небольших фрагментов [1810]. Эффективное вос-

[1] Под этим определением подразумевается характер самих повреждений, а не их источник, который может иметь и биотическую природу (например, укусы и сверления).

становление утраченных частей характерно и для многих кораллов, в частности, склерактиний [2362], ругоз [1590] и табулят [122]. Множество травматических аномалий панциря, возникших на разных стадиях онтогенеза и связанных с нападением хищников, известно у трилобитов [1905, 2094, 2298, 2299]. У иглокожих характер залечивания подобных травм разнообразен. У морских звезд и офиур утраченные лучи могут целиком регенерировать [1873]. Морские ежи способны переносить тяжелые повреждения панциря, однако утраченные части обычно лишь зарубцовываются, но не восстанавливаются (например, петалоиды у неправильных ежей); в то же время бугорки для игл регенерируют [1675].

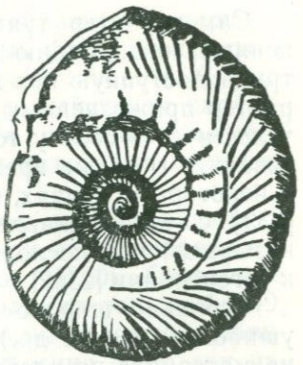


Рис. 49. Изменение характера скульптуры раковины под влиянием травмы или заболевания у юрского аммонита *Perisphinctes sp.* По *Э. Даккэ*

Особенно широко травматические аномалии (разломы раковины или повреждения ее краев) известны в различных группах моллюсков. При этом они нередко сказываются на последующем ходе развития и роста, влияя, в частности, на симметрию элементов раковины, общую ее форму, характер навивания и, что особенно интересно, — на характер наружного орнамента. Последний может вообще не возникать после травмы растущего края раковины, но может и резко менять свой облик (рис. 49), часто приобретая сходство с типом, свойственным иному виду или даже роду (не обязательно близкому), а иногда, по-видимому, напоминая предковый тип. Последнее обстоятельство позволяет в какой-то мере использовать посттравматический онтогенез моллюсков для суждения об их родственных связях [512].

Примеры «имитирующих» аномалий, хотя и не всегда связанных с травмами, описаны у двустворок [512], гастропод [2362], наутилоидей [1169] и особенно широко — у аммоноидей [467, 1481, 1750, 1751, 2478]. Причины этого явления дискутируются, но несомненно, что травмирующее воздействие как экстремальный внешний фактор играет здесь роль переключателя, реализующего один из потенциально возможных (нередко анцестральных) морфогенетических путей, заблокированных в условиях нормального развития. Интересно, что при этом у головоногих развитие орнамента может идти по-разному по обе стороны от оси симметрии, что говорит об известной автономности формообразовательных механизмов, управляющих развитием каждой из них.

Появление в ходе посттравматической регенерации скелетных структур, несвойственных данному виду, отмечено также у археоциат [875]. Очевидно, в целом среди вымерших организмов это явление было так же широко распространено, как и среди современных [1196].

Сам характер травм и способ их залечивания дает иногда ценную информацию о строении и биологии ископаемых форм, труднодоступную при изучении нормальных особей. Например, характер прижизненных поломок ростров у белемнитов [1531] свидетельствует в пользу того, что это были в целом твердые образования; в то же время деформации альвеолярной части ростра в некоторых случаях, по-видимому, указывают на ее эластичность [739]. Случаи заживления аммонитами стенок газовых камер показывают, что последние выстилались живой тканью, способной к регенерации [2362].

Особенно широко последствия скелетных травм (переломов, ушибов, укусов и др.) изучены у позвоночных, главным образом на материале по плейстоценовым млекопитающим. При этом следует выделять функциональные и трофические нарушения, а также инфекционные осложнения. В местах переломов нередко возникают псевдоартрозы, известные, например, в челюстях и костях конечностей у палеоген-неогеновых и плейстоценовых млекопитающих [1966, 2362]. Одновременно настоящие суставы могут подвергаться анкилозному заращению. Несомненно травматическое происхождение имеют многие случаи спондилеза и анкилоза позвоночника, широко известные у млекопитающих и рептилий (крокодилов, динозавров и др.). Повреждение связок осевого скелета нередко вызывает их окостенение, что в свою очередь ведет к искривлениям позвоночника (кифозу, сколиозу и т. д.), известным у ряда плейстоценовых хищников.

Очень часто травмы становятся очагами инфекционных воспалений, задевающих надкостницу (периостит) или более глубокие ткани, включая костный мозг (остеомиелит). Эти поражения оставляют следы на костях в виде различных экзостозов и гнойных полостей, причем этиология самих заболеваний могла быть, конечно, очень разнообразной, и обычно ее трудно установить. Подобные патологические изменения, особенно в местах сращения переломов, известны у самых различных наземных позвоночных, начиная с раннепермских пеликозавров. У млекопитающих они могут вызываться также и проникновением инфекции в полости сломанных зубов, что приводит к образованию гранулом на их корнях и гнойных полостей в челюстях [2362]. На черепных костях у многих млекопитающих и рептилий (крокодилов, фитозавров, динозавров-цератопсий) нередки экзостозы и мозолевидные разращения как следствие ударов и укусов при брачных боях и нападениях хищников [1247, 1249, 1250].

ПРИОБРЕТЕННЫЕ ЗАБОЛЕВАНИЯ

В эту условную категорию объединен весь круг патологических изменений, не связанных с непосредственной реакцией на травмы и не относящихся в строгом смысле слова к генетическим нарушениям (т. е. к таким, которые проявляются у данной особи практически при любых условиях ее развития и существования). Име-

ются в виду болезни, вызванные инфекцией, паразитами, нарушениями обмена под действием неблагоприятных факторов среды и т. д. Конкретные их причины редко возможно установить. С наибольшей определенностью это удается при воздействиях паразитов — в тех случаях, когда картина изменения специфична и имеет рецентные аналогии или же подтверждается находками остатков самих паразитов в скелете хозяина.

Болезни, вызванные паразитами. Явления комменсализма и паразитизма (с различными переходами между ними) широко известны, в частности у ископаемых кораллов [1250]. Связанные с этим аномалии изучены, например, у меловых склерактиний [549, 550, 2362]. У последних обычными симбионтами являются черви-трубкожилы, вызывающие прорывы и искривления септ; они известны и в качестве паразитов, оставляющих глубокие полости в теле кораллита. Нарушения, вызываемые трубкожилами, а также различными эпибионтами (например, водорослями) часто провоцируют у одиночных склерактиний неупорядоченное почкование, не связанное с нормальным циклом размножения и приводящее иногда (род *Montlivaltia*) к образованию ложных колоний (см. 1.2). Эти же явления могут, однако, вызываться и чисто механическими повреждениями.

Особенно много заболеваний, вызванных паразитами, известно у иглокожих, в особенности у криноидей, у которых они отмечаются начиная с ордовика [1374, 1543, 1787, 2473]. Главная роль принадлежит здесь полихетам из семейства Mizostomidae. Они могут поселяться на кубке и на руках криноидей, вызывая образование эпидермальных мешков (цист), которые на поздних стадиях процесса обызвествляются; при этом руки и пиннулы часто скручиваются. К таким цистам нередко относят и лоболиты — полые образования в корневой части у многих палеозойских криноидей. Черви-шизопробосцины проникают внутрь стебля, где образуют жилые полости, сообщающиеся с наружной поверхностью; последняя образует опухолевидные вздутия. Многие поверхностные деформации у криноидей вызываются мшанками и другими эпибионтами. У морских ежей наиболее обычны паразиты из числа червей, ракообразных и гастропод. Они могут быть видоспецифичными, как, например, неидентифицированный паразит, образовывавший сферические камеры в панцире одного из позднеюрских видов рода *Collyrites* [1000]. У ископаемых правильных ежей *Tylocidaris*, как и у современных, известны булавовидные разрастания игл, вызванные поселением в их каналах гастропод *Mucronalia*, проникающих туда, возможно, еще на стадии личинки через амбулякральную систему [1971].

Следы воздействия паразитов известны также у фораминифер, моллюсков и других беспозвоночных. Паразитирующие личинки нематод встречены непосредственно в остатках эоценовых насекомых [2430]. Подобные случаи известны и для позвоночных, например находка паразитических ракообразных в жаберной полости у раннемеловой костистой рыбы *Cladocyclus* [1671]. Среди остат-

ков пещерного медведя найдены камни мочеточника, ядром которых, как полагают, служили погибшие почечные паразиты — черви типа *Eustrongylus* [1537]. Наконец, у ископаемых растений, особенно покрытосеменных, наиболее обычные патологические явления связаны с деятельностью галлообразующих и минирующих насекомых [205, 367].

Болезни возраста. Каждая возрастная стадия в пределах данной систематической группы имеет свой набор «уязвимых мест» в физиологических системах, означающих объективную предрасположенность к тем или иным нарушениям. Сама эта предрасположенность обусловлена генетической конституцией вида, но заболевание на ее основе возникает лишь при наличии определенных внешних факторов. Такие заболевания, максимальная вероятность которых связана с определенной фазой развития, называют возрастными. На ископаемом материале различить закономерные и патологические возрастные изменения особенно трудно для старческих стадий, так как граница между ними становится здесь относительно неустойчивой.

Среди аномалий у беспозвоночных, несомненно, связанных с возрастом, можно указать случаи сращения раковин у нумуллитов и других фораминифер [618, 2362], обусловленные неполной изоляцией агамет перед началом скелетообразования. Последнее показано экспериментально на современных формах. Возрастные причины можно предполагать и в тех случаях, когда аномалия обнаруживается у группы особей, находящихся на одной и той же стадии развития, например вздутия наружного слоя раковины у некоторых меловых наутилоидей [2307]. У позвоночных, в особенности млекопитающих, многие возрастные болезни достаточно уверенно опознаются на основании современных аналогий. Например, детский рахит у пещерного медведя установлен по частому искривлению и истоньшению костей у молодых особей [1544]. У многих других плейстоценовых родов в позднем возрасте широко отмечаются явления артрита [2362].

Сюда же можно отнести аномальное развитие двуслойной и многослойной первично кальцитовой скорлупы яиц, принадлежащих, по-видимому, верхнемеловому динозавру-зауроподу *Hypselosaurus priscus*. По аналогии с современными рептилиями и птицами это патологическое явление могло быть связано с нарушением гормонального равновесия и неблагоприятным изменением в соотношении углерода и кислорода на эмбриональной стадии развития. Структура сосочкового слоя скорлупы указывает на отсутствие оплодотворения яиц или недостаточное окостенение скелета зародыша, приводившее к его преждевременной гибели [1561].

Другие заболевания. К этой группе заболеваний относят большую часть аномалий неясного происхождения, т. е. не имеющих очевидной связи с травмами, возрастными нарушениями или деятельностью паразитов. Многие из этих аномалий по своему характеру не отличаются от посттравматических изменений. Так, изме-

нение оси навивания в ходе онтогенеза у фораминифер может вызываться поломкой раковины [2362], но может происходить и без ясной к тому причины [1847]. Такой же спонтанный характер нередко имеет и резкая смена типа скульптуры у цефалопод, например, у наутилоидей *Hercoglossa* и *Eucymatoceras* или аммонита *Stephanoceras* [1751]. Данные явления чаще всего связывают с заболеваниями мантии; иногда удается найти и более очевидные указания — например, развитие на раковине опухоли, предшествующее смене скульптуры [6]. Равным образом и у позвоночных инфекционные и трофические заболевания, вызываемые травмами, могут возникать и вне связи с ними. Это широко распространенные явления периостита и остеомиелита, различные экзостозы и анкилозы, например у динозавров [2081]. Ряд изменений костной ткани приписывается определенным инфекционным болезням, таким, как туберкулез и актиномикоз, но достоверность диагнозов оспаривается [2362]. Часто отмечается зубной кариес, известный уже у меловых мозазавров.

При изучении спонтанных аномалий на ископаемом материале возникает проблема разделения экзогенных и генетически обусловленных нарушений (хотя, как уже сказано, эти категории взаимопереходящи и могут противопоставляться лишь там, где роль одной из них резко преобладает). Универсальных критериев для этого нет. В частности, это касается и характера развития аномальных признаков в онтогенезе, поскольку проявление генетических отклонений, как и у современных организмов, могло начинаться, подобно приобретенным болезням, с любых стадий развития. При этом фенотипический эффект тех и других может быть неотличим, как это, в частности, имеет место в случае многих пренатальных аномалий у человека [919]. Все же можно предполагать, что для сильновыраженных нарушений, задевающих лишь достаточно поздние этапы онтогенеза, экзогенное происхождение более обычно. То же самое можно сказать и о случаях, когда аномальные изменения возникают и излечиваются неоднократно в течение жизни особи, например, некоторые нарушения септообразования у нумуллитов [2362].

Для повышения достоверности выводов важен всесторонний анализ каждой аномалии, учитывающий ее связь в онтогенезе с другими отклонениями и степень вариабельности в больших выборках. Примером может служить изучение Г. Штаффом [2315] случаев асимметрии у юрских аммонитов, показавшее, что смещение киля может происходить у них двумя путями: 1) на начальных стадиях развития, при постепенном усилении в корреляции с асимметрией сифона и лопастной линии, причем последняя обнаруживает высокую индивидуальную изменчивость; 2) на поздних стадиях, с резким проявлением и вне зависимости от положения сифона.

Очевидно, что одно и то же морфологическое уклонение здесь имеет разные причины (причем для второго случая роль внешних агентов относительно более вероятна).

Для оценки природы аномалии могут иметь значение и особенности распространения той ископаемой формы, у которой она встречена. Примером может служить случай уродства раковины у сарматской гастроподы *Cerithium rubiginosum*, связанный с преждевременным прекращением роста мягкого тела [2362]. Поскольку этот вид, обычно широко распространенный, представлен в данной тафономической ассоциации лишь одним экземпляром, можно предполагать, что его патология связана с неблагоприятными условиями существования.

ГЕНЕТИЧЕСКИ ОБУСЛОВЛЕННЫЕ НАРУШЕНИЯ

Уже говорилось о трудности и условности разграничения аномалий, вызванных генетическими изменениями и внешними агентами, поскольку соотношение между ролью этих взаимодействующих факторов для одного и того же уклонения фенотипа может быть самым различным. Выделяя генетически обусловленные нарушения, мы подразумеваем на деле одну из двух краевых областей этого континуума — случаи, где повреждающая роль мутации преобладает и проявляется при любом варианте нормальных условий развития и существования особи (рис. 50). В отношении ископаемых форм выявление таких случаев может опираться лишь на косвенные доводы и всегда более или менее предположительно. Это относится даже и к находкам морфологически интерсексуальных особей у двуполых видов (например, у верхнемелового краба *Decoticancer* [1339]), для которых присутствие хромосомных нарушений хотя и весьма вероятно, но необязательно.

В целом при наличии массовых остатков (особенно, если они связаны с достаточно однородной палеосредой) немногочисленность уклоняющихся особей может, конечно, служить указанием на известную вероятность мутационной природы изменения. Именно такие относительно редкие вариации чаще всего и интерпретируются палеонтологами как проявления мутаций — например, индивидуальное появление зазубрин на седлах лопастной линии у триасовых цератитов [1983], нарушения в форме чашечек у девонских криноидей [1938], случаи гигантизма у моллюсков [2362] и др. Однако такие объяснения должны пониматься лишь как заведомые упрощения. В действительности с какими бы фенотипическими вариациями мы ни имели бы дело, они всегда представляют собой специфические целостные реакции системы индивидуального развития, свойственной представителям данного вида, а не прямое отражение тех или иных элементарных возмущающих факторов — мутаций или внешних воздействий (см. 7.3); эти факторы могут комбинироваться различным образом при осуществлении одних и тех же реакций [1180, 1650]. Нагляднее всего это показывает опыт генетического анализа крупных природных аномалий в популяциях современных организмов, у которых совершенно однотипные фенотипические уклонения при достаточно больших выборках обнаруживают самую пеструю индивидуальную природу

(т. е. зависимость от разных хромосомных локусов или вообще отсутствие таковой) и самые разные градации в степени наследования, вплоть до полной его потери (см. 7.3). Поэтому, связывая появление относительно редких и крупных уклонений у ископаемых форм с мутациями, мы правы лишь в том, что среди носителей каждого такого фенотипа действительно имелись особи с резко выраженной генетической обусловленностью данного нарушения. Однако палеонтолог лишен возможности выделить их среди остальных.

1.8. ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМАТИКИ

Геологу и палеонтологу довольно часто приходится иметь дело с объектами, систематическая принадлежность которых к той или иной группе организмов неясна и более того — даже не всегда доказуема вообще принадлежность к остаткам организмов. Все подобные остатки принято называть проблематикой. Существует, однако, несколько разных пониманий этого термина. Большинство палеонтологов понимает под проблематикой любые остатки организмов, для которых нельзя указать точной принадлежности к тому или иному классу и даже типу. Это могут быть единичные, совершенно непонятные формы, иногда части скелета, не дающие полного представления о целом скелете; отдельные роды, иногда группы родов, условно объединяемые в семейства и даже отряды неизвестного систематического положения. При таком понимании проблематики в нее входят также различные следы жизнедеятельности организмов (следы ползания, норки и т. д.). Это понимание столь широко вошло в науку, что выпускаются даже целые сборники, содержащие описание различных групп организмов, в названии которых стоит слово «проблематика» — например, «Проблематики палеозоя и мезозоя» и «Проблематики фанерозоя» [843, 844].

Существует и иная трактовка этого понятия. Так, в «Палеонтологическом словаре» [799, с. 263] сказано, что «проблематика» является синонимом понятия «проблематические остатки», а последним дается следующее объяснение: «Проблематические остатки (от греч. *problematicos* — затруднительный, спорный) — ископаемые, природа и происхождение которых неясны». К ним относятся большинство следов жизнедеятельности организмов,

а также скелетные остатки неопределенного происхождения. В некоторых случаях сомнительно даже органическое происхождение некоторых таких «остатков». При таком понимании, очевидно, нельзя считать проблематикой целые группы организмов, для которых неясно только их место в системе органического мира. В качестве примера можно указать хиолиты, археоциаты, ринхолиты (в принадлежности которых к головоногим моллюскам никто не сомневается) и т. д.

Еще более строгое определение мы находим в «Геологическом словаре» [236, с. 184], где сказано: «Проблематические остатки (образования) ... ископаемые, природа которых и происхождение неизвестны. Относятся частью к фитоморфозам и фукоидам. Известны из всех осадочных отложений. Многие проблематические остатки после изучения были отнесены к ископаемым растениям или животным».

Наконец, в «Толковом словаре английских геологических терминов» практически отрицается возможность называть «проблематиками» группы организмов и даже вообще организмы, для которых неясно их систематическое положение. В словаре имеются два термина — «problematic fossil» и «problematicum». Сущность первого сформулирована так [1068, с. 562]: «Природные объекты, осадочные текстуры или знаки в породах, похожие на окаменелости, но органическая природа которых очень сомнительна». Под «problematicum» (там же) понимаются: «Следы, объекты, осадочные текстуры или другие образования (в породах), природа которых проблематична, напр. сомнительные «окаменелости», которые, возможно, имеют неорганическое происхождение или органическая природа которых не доказана, особ. органические остатки (такие, как следы жизнедеятельности) более или менее неясной природы».

Правда, в англоязычных палеонтологических работах последних лет термин «проблематика» применяется также в очень широком понимании, т. е. под проблематикой понимаются и «непонятные» группы организмов.

В связи с двойственностью понимания термина автором настоящей главы еще в 50-х годах была сделана попытка подразделять остатки неясного систематического положения на «проблематические» и «полупроблематические» [1166]. К последним, в частности, были отнесены ринхолиты, т. е. организмы, в принадлежности которых к головоногим моллюскам никто не сомневался, но данные о точной их принадлежности к определенной группе (к наутилоидеям, аммоноидеям и т. д.) отсутствовали.

Видимо, следует различать несколько понятий. Термин «проблематика» желательно сохранить для любых образований, природа и происхождение которых неизвестны. Это могут быть неорганические объекты, напоминающие образования животного и растительного происхождения, несомненные остатки организмов, о которых, однако (в силу их фрагментарности, очень плохой сохранности и т. п.), нельзя сказать ничего определенного («нельзя

их диагностировать»), а также различные следы жизнедеятельности организмов.

Как видим, в этом комплексе могут оказаться совершенно различные объекты. Довольно часто среди них окажутся «псевдофоссилии», т. е. неорганические образования, очень похожие на остатки животных и растений (иногда, например, небольшие сталактиты, по внешней форме и на пришлифовках весьма сильно напоминающие ростры белемнитов). Иногда в руки исследователя попадают разрозненные элементы скелетных остатков или отдельных частей неизвестных организмов (разрозненные небольшие таблички, капсулы, возможно, яйцевые). Как правило, такому остатку не дается специального видового названия и в дальнейшем сведения о подобной находке могут полностью потеряться в огромном потоке информации. Вероятно, так было «потеряно» достаточно много уникальных объектов.

Особой категорией являются многочисленные следы жизнедеятельности организмов. Они представляют собой предмет исследований ихнологии — особого раздела палеонтологии. Для таких образований предложена даже особая классификация, не сопоставимая с классификацией, принятой для собственно животных организмов [208]. Подробнее эта проблема рассмотрена в специальном разделе (см. 3.2).

Следует ввести термин «загадочные организмы»[1] для остатков, в растительном или животном происхождении которых никто не сомневается и которые даже рассматриваются в определенном систематическом ранге (род, семейство, отряд и др.), но положение их в системе остается неизвестным. Правда, возникает вопрос о границах понимания «загадочных» групп, т. е. до какого же уровня группу следует считать «загадочной». Очевидно, следует различать несколько уровней «загадочности». К одному отнести формы, для которых установлен вид и род, но от дальнейших выводов исследователи отказываются. В качестве примера можно указать совершенно невероятное животное *Tullimonstrum*, имеющее довольно крупное овальное тело с двумя клешнями на переднем конце и короткими, симметричными выростами вдоль «боков» (рис. 51). Интересно, что его остатки, притом в довольно значительном количестве, были найдены сравнительно недавно в каменноугольных отложениях Северной Америки. Даже после детальных исследований специалисты не могут отнести его к какому-либо из известных типов.

К другому уровню должны быть отнесены формы семейственной и отрядной групп, как правило, включающих по нескольку таксонов подчиненного ранга. В данном случае уже имеются какие-то представления об иерархии таксонов, о более важных особенностях организмов, объединяющих их в группу, и о менее

---

[1] С. В. Мейен предложил для «загадочных» групп термин «энигматы», или «энигматики» (от лат. *aenigma* — необъясненное, загадочное).



Рис. 51. Одна из возможных реконструкций *Tullimonstrum gregarium* Rich. Ув. 0,5. *По М. У. Фостеру*

важных — характерных для родов и видов. Однако для отнесения таких групп к тем или другим классам и типам материала недостаточно или близких форм в известных уже классах и типах нет. В качестве примеров таких групп укажем Cornulitidae или Cornulida (семейство или отряд «червей», тентакулитов или кишечнополостных из ордовика — карбона), Coleolidae или Coleolida (семейство или отряд «червей», моллюсков из кембрия — карбона), Hyolithelmintes (отряд предположительно «червей» из кембрия), Moravimminida (отряд микроорганизмов из триаса). К этим двум группам практически относятся почти все остатки из докембрия, так как отнесение их к определенным типам животных весьма условно, а чаще же не делается совершенно. Видимо, это особый мир, который еще предстоит изучать и систематизировать.

Достаточно близка к этому уровню категория групп, для которых установлены даже классы, а иногда и типы, но положение которых в системе органического мира остается неясным. К таковым относятся Rangeomorpha, Pteridiomorpha, Erniettomorpha (классы в гипотетическом типе Petaloname; самые верхи докембрия или низы кембрия); Archaeocyatha (тип; кембрий), Aphrosalpingoida (класс; силур), Cribricyatha (класс: кембрия), Radiocyatha (класс, кембрий), Receptaculita (в последние годы рассматривается в ранге класса или типа; ордовик — пермь), Soanitida (в последнее время ранг поднят до класса; ордовик).

Относительно петалонам существует два диаметрально противоположных суждения. По мнению исследователя, установившего классы и тип [2083], это совершенно особая группа, включающая довольно сложноорганизованные существа, являющиеся предками ряда более поздних ветвей животного мира. По мнению других, формы, относимые к петалонамам, по развитию стоят не выше кишечнополостных и вполне вероятно близки к кораллам.

Очень интересен комплекс групп, помещенный за петалонамами. Наиболее крупная из них — тип археоциат, установленный А. Г. Вологдиным в конце 30-х годов и с тех пор достаточно прочно сохраняющий свой ранг, что довольно редко для «загадочных» групп. Достаточно хорошо разработана систематика этого типа, установлены классы, отряды и значительное число систематических единиц более низкого ранга. Выявлены гомологические ряды развития отдельных таксонов, значительно облегчающие работу систематиков (см. 4.1). И тем не менее археоциаты остаются загадкой. До настоящего времени не решен вопрос о принадлежности их к многоклеточным или одноклеточным, к животным или растениям. Не более достоверны знания и о других перечисленных группах, близких к археоциатам. Даже право на существование некоторых из них подвергается сомнению.

Поучительна «судьба» крибрициат. Первоначально они были известны в качестве «личинок» археоциат. Позже А. Г. Вологдин [181, 182] выделил эти организмы в самостоятельный класс (крибрициаты), а некоторые исследователи считали их даже типом. Однако в последние годы крупные специалисты по древнейшим организмам высказали мысль, что крибрициаты — не самостоятельные организмы, а лишь одна из форм существования археоциат: своеобразные выросты на кубках, получившие название «крибры» [374].

«Загадочность» всех названных групп, сходство между разными группами, как бы далеки они ни казались по внешней форме (в частности, сходство микроструктуры скелета), и явное несходство со всеми остальными организмами были причиной объединения их всех в особое царство археата [373]. С этим предложением согласны не все специалисты. Существует мнение, что рецептакулитов, археоциат и сходные с ними группы (афросальпингоид и соанит) следует сближать с зелеными водорослями, так как ультраструктура вещества археоциат сравнима с ультраструктурой водорослей. Однако и с этим согласны далеко не все исследователи. По их мнению, на ранних стадиях развития у наиболее примитивных представителей органического мира ультраструктуры скелетных образований могли быть достаточно сходными.

Достаточно «загадочны» еще две очень древние группы: Angustiochreida (отряд; верхи докембрия, низы кембрия) и Hydroconozoa (класс; кембрий возможно существовал и далее — до конца мезозоя). Первая группа объединяет очень странные организмы с трубчатым скелетом, часто с трехлучевой симметрией (рис. 52). Первоначально данная группа была выделена в качестве отряда неизвестной систематической принадлежности. В последнее время высказывается мнение, что это или самостоятельный класс кишечнополостных, или, возможно, особый подкласс в классе сцифомедуз [135]. Все же эта группа остается пока полной загадкой, так как трехлучевая симметрия, действительно хорошо выраженная у многих относящихся к ней форм, нехарактерна для кишечнополостных. Нет единого мнения и о втором из названных таксонов. Гидроконозои, первоначально описанные из кембрия [508], достаточно сильно отличаются от форм из мела — палеоцена, отнесенных к ним позже тем же автором. Не исключено, что это только сходные формы и класс нуждается в серьезной ревизии. Исключительно интересно некоторое сходство его представителей с современными стауромедузами. Трудно сказать, говорит ли это о родстве или о сходных путях эволюции в разных группах.

Совершенно загадочны пока очень своеобразные кембрийские организмы, выделенные в особый класс Stenothecoida [2509]. Наличие двустворчатой раковины внешне роднит их с моллюсками, поэтому (и что самое интересное — почти одновременно) класс был выделен также И. А. Аксариной [10] под именем Probivalvia.

Однако, как выяснилось, эти створки являются не правой и левой, а брюшной и спинной. Исключительно своеобразная скульп-

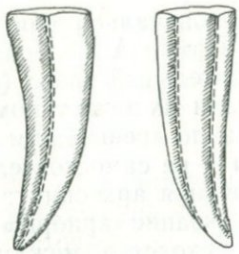


Рис. 52. *Angustiochrea lata* Valk. et Sysoiev. *По А. К. Валькову, В. А. Сысоеву*

Северо-восток Сибирской платформы Ув. 20. р. Малая Куонамка; кембрий, аядакский ярус; вид раковины с двух сторон, видны борозды

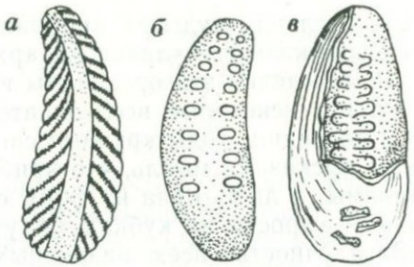


Рис. 53. Стенотекоидеи (сильно увеличено). *По С. Н. Розову.*

а — внутреннее ядро вентральной створки *Bagenoriella pectinata* Aksar.; *б* — внутреннее ядро дорсальной створки и мускульные отпечатки *Stenothecoides kunatensis* Aksar,; *в* — внутреннее ядро дорсальной створки и отпечатки (?) кишечника *Stenothecella sibirica* Aksar

тура на наружной стороне створок отражается в виде валиков на внутренней их поверхности (рис. 53). На внутренней поверхности створок установлены более или менее метамерно расположенные вогнутости, трактуемые как следы прикрепления мускулов и отпечатки петель кишечника. Вместе с тем остается и много неизвестного, в частности, неясен механизм смыкания и размыкания створок. Таким образом, в настоящее время нельзя говорить о близости стенотекоидей (пробивальвий) к той или другой определенной группе организмов, что и дало С. Н. Розову [879] основание для выделения их в особый тип.

Достаточно загадочной группой являются хиолиты, получившие наибольшее развитие уже в кемврии, но продолжавшие существовать в течение всего палеозоя. Большинство исследователей считало хиолитов моллюсками, хотя твердой уверенности в этом не было, так как некоторые особенности хиолитов (в частности, своеобразные приустьевые придатки) совершенно неизвестны в других группах моллюсков. Недавно появились работы, в которых на основании детального анализа всех признаков хиолитов делается вывод о целесообразности выделения этой группы в самостоятельный тип [1026, 1336].

Иногда «загадочными» оказываются таксоны, основанные на фрагментарных остатках. В качестве примера можно привести класс Mattheva, установленный на основании анализа рода *Matthevia Walcott* из кембрия Северной Америки [2508]. От животного сохраняется только небольшая коническая раковинка, подразделенная продольной перегородкой на две довольно глубоких полости (рис. 54). Род *Matthevia* относили то к птераподам, то к ихнолитам, хотя он с трудом вписывается в рамки и тех и других. Известный специалист по древнейшим организмам Э. Йохельсон высказал предположение, что раковина является только одной из частей скелета, состоящего из двух таких раковинок (передней

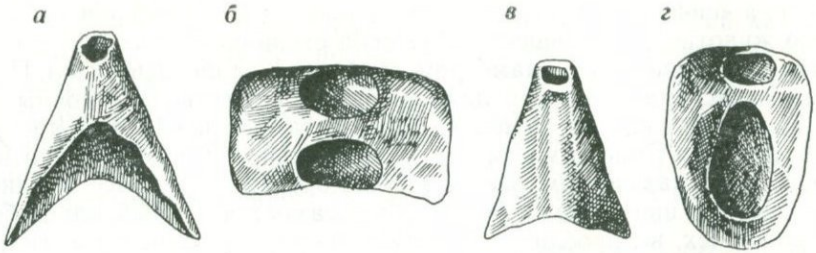


Рис. 54. Раковина *Matthevia variabilis* Walcott, передний конец обломан. Ув. 1,5. *По Э. Л. Иохельсону.*

а, б — вентральный и внутренний вид передней части; *в, г* — дорсальный и внутренний вид задней части

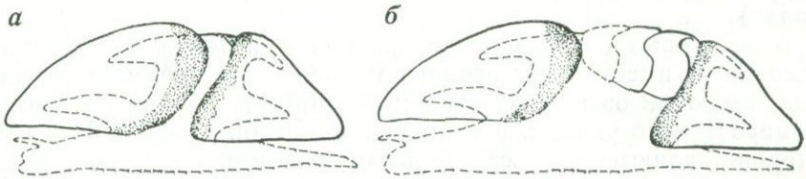


Рис. 55. Возможная реконструкция Matthevia. *По Э. Л. Иохельсону.*

а — предпочтительная ориентация твердых частей; *б* — та же ориентация, но с гипотетически вставными промежуточными пластинами

и задней), а, возможно, еще и ряда вставленных между ними поперечных пластинок. При такой реконструкции получается организм, несколько напоминающий моллюска из класса лорикат (рис. 55). Этим-то гипотетическим животным и было дано название Mattheva. Вне всякого сомнения, подобные реконструкции очень интересны, но все же класс остается пока гипотетическим и только дальнейшие находки принадлежащих к нему окаменелостей могут подтвердить его реальность или показать возможность иного решения проблемы.

Известны случаи, когда группа, казалось бы, совершенно точно нашедшая свое место в системе органического мира, вновь оказывается в числе «загадочных». Одним из наиболее ярких примеров такого рода является *Volborthella*, долгие годы считавшаяся одним из наиболее древних головоногих моллюсков, возможно, даже предком всех головоногих (правда, в последние десятилетия отряд Volborthellida считался только боковой своеобразной ветвью головоногих, но все же твердо оставался в этом классе). Исследователей всегда несколько затрудняла сохранность фольбортелл, от которых сохранялись только крошечные ядра. Детальные исследования последних лет показали, что это животное, видимо, вообще нельзя относить к моллюскам [874]. Оказалось, что так называемые «камеры» являются слоями, сложенными одной из форм кремнезема, «перегородки» — линиями соприкосновения этих

слоев, а «сифон» — внутренней полостью, в которой, вероятно, обитало животное, строившее вокруг себя столь своеобразный и мощный (по сравнению с диаметром «сифона») защитный чехол. Природа и систематическое положение этого существа загадочны.

Известен еще ряд групп, которые остаются предметом дискуссий, хотя никто не сомневается в их реальности и достаточно высоком систематическом ранге: Stromatoporata (подкласс в одном из классов кишечнополостных, губки, самостоятельный класс беспозвоночных, водоросли), Chaetetida (коралловые, полипы, гидроиды, губки), Tentaculita (класс моллюсков, подкласс головоногих моллюсков); менее известны Machaeridia (черви), Xenoconchia (самостоятельный класс моллюсков, подкласс соленоконхов, гастроподы, хиолиты), Rostroconcha (самостоятельный класс моллюсков, отряд двустворчатых), Calcichordata (одна из групп примитивных иглокожих, или особый подтип, предковый для низших хордат).

В некоторых случаях столь разная трактовка «загадочных» таксонов не имеет существенного значения для понимания общего хода эволюции органического мира, в других — имеет. В качестве примера можно указать ростроконхов, которые, по мнению одних авторов, являются самостоятельным классом моллюсков с двустворчатой раковиной, предковым для ряда других классов, а с точки зрения других — только отрядом двустворок, предком иных больших групп не являющимся [1009]. Причина этого — совершенно различное понимание ориентировки раковины (передний конец, по мнению одних, является задним с точки зрения других). Вполне понятно, что такая переориентировка ведет и к совершенно иному пониманию остальных элементов скелета, а следовательно, и тела животного. Проблема ориентировки, безусловно, одна из важных. У кальцихордат, например, причина разного понимания их систематического положения тоже состоит в определении истинной ориентировки верхнего и нижнего концов скелетного остатка.

Совершенно особая категория — таксоны, включающие не целые организмы, а заведомо какие-то их части или стадии развития. Из наиболее известных назовем палеозойских хитинозой и кальцисферулид, достаточно хорошо известных из юрских и меловых отложений.

Перечислить все «загадочные» группы сложно. Во-первых, число их непрерывно увеличивается по мере накопления наших знаний, во-вторых, оно зависит от изменения наших взглядов: одна и та же группа то «обретает» свое место в системе, то вновь «теряет» его. Во всяком случае, «загадочных» групп, даже начиная с «семейства» и кончая «классом», несколько десятков [844, 1168, 1582]. Число же «загадочных» родов трудно поддается учету.

Хотя «проблематика» и «загадочные» группы известны из отложений разного возраста, подавляющее большинство их относится к докембрию и кембрию. Предполагают, что большинство докембрийских форм — совершенно особые ветви органического

мира, исчезнувшие на рубеже криптозоя и фанерозоя, столь они своеобразны [1097]. Сложнее решить вопрос о кембрийских и более поздних группах неясного систематического положения. Совершенно очевидно, что в истории органического мира не могло быть форм «вне системы», не связанных родством с теми или иными достаточно хорошо известными группами. Любая группа, как бы мала она ни была, должна найти свое место. Выяснение этого — одна из важнейших задач исследователя, так как, во-первых, это помогает нам понять эволюцию органического мира в целом и выявить закономерности этого процесса, во-вторых, помогает точно выяснить значение «загадочных» групп, а иногда и проблематики для геологической практики.

При решении вопроса о систематическом положении таких групп теоретически возможны два решения: 1) группы являются частью других, хорошо известных таксонов, хотя и сильно уклоняющимися их ветвями; 2) группы принадлежат к самостоятельным высшим таксонам, как бы малы они ни были по объему. К выбору следует подходить осторожно. Присоединяя исследуемые группы к хорошо известным таксонам, приходится в большей или меньшей степени изменять характеристики последних, делая их более расплывчатыми. Кроме того, «слияние» небольших групп с другими неизбежно поведет к опасности «обеднения» истории эволюции органического мира, к представлению о том, что почти изначально появились все те высшие таксоны, которые продолжали существовать далее сотни миллионов лет. Тем самым мы как бы снимаем возможность «проб и ошибок» в развитии органического мира. Выделяя же «загадочные группы» в самостоятельные классы и типы, мы рискуем потерять значение высокого ранга таксонов как очень крупных ветвей, эволюция которых отражала специфику биосферы на разных этапах ее существования.

При изучении проблематик и «загадочных групп», видимо, не может быть единого подхода, так как слишком различны материалы, с которыми приходится иметь дело исследователю [995].

Для «настоящих» проблематик необходимо в первую очередь попытаться решить вопрос о их природе — являются ли они неорганическим образованием, остатком организма, отпечатком какой-то части организма или результатом его жизнедеятельности. Вероятно, одно из первых мест в этом анализе должно занимать выявление закономерности или хаотичности строения остатка, наличие определенных элементов, которые можно было бы считать какими-то особенностями скелета, пусть даже неясного назначения, выяснение микро- и ультраструктуры скелета, а также его химического состава. Состав скелета, сколь это ни странно, приходится ставить на последнее место, так как известны самые разные случаи его замещения.

Для «загадочных» групп, в разряд которых может перейти и проблематика в случае успешной ее расшифровки в качестве остатков скелета, также важно решить целый ряд вопросов. В первую очередь приходится думать над тем, являются ли изучаемые

остатки скелетом взрослого организма или только какой-то стадии его развития. В качестве примера можно указать Chitinozoa, которые, возможно, являются цистами каких-то одноклеточных организмов. Не решен вопрос о природе кальцисферулид и некоторых других групп. Иногда сразу очевидно, что исследователь имеет дело только с частью скелета организма. Таков, например, ринхолит. В подобных случаях следует стремиться к поискам сходных форм в мире современных организмов. Только наличие ринхолитов у современного наутилуса позволило безошибочно отнести все группы ископаемых ринхолитов к головоногим моллюскам. Без такого сопоставления они долгое время продолжали бы оставаться загадочными остатками, так как совместные находки ринхолитов с их «хозяевами» очень редки и сделаны только в последние годы. В данном случае помогло сравнение не с наиболее обычными и распространенными группами современных головоногих моллюсков, а с наиболее древней и, видимо, примитивной группой — наутилусом.

Вероятно, при сравнениях всегда следует обращать внимание не только на доминирующие в данном типе или классе формы, но и на реликтовые формы, наиболее уклоняющиеся группы и т. п. В ряде случаев полезные сведения можно получить также при детальном изучении современных тератологических форм. У них могут возникать особенности, утерянные в процессе эволюции подавляющим большинством особей данного таксона.

Совместные усилия неонтологов и палеонтологов очень важны для решения вопроса о принадлежности многих «загадочных групп». Так, в последние годы стали известны современные организмы, сходные по строению скелета с строматопорами, хететидами и даже с такой «загадочной группой» как сфинктозоа. По-видимому, нельзя утверждать, что вопрос о систематической принадлежности названных групп ископаемых решен окончательно, так как не исключена возможность, что они относятся к полностью вымершим группам. Известно, что явление сходного развития отдельных элементов скелета у разных групп организмов в истории органического мира очень распространено, но даже наличие аналогий значительно облегчает задачу палеонтологов.

При изучении «загадочных» форм, представленных более или менее полными скелетами, на первое место выходит выяснение их плана строения. По В. Н. Беклемишеву [61], план строения характерен для типа. Поэтому любой анализ следует начинать именно с этого вопроса, хотя, конечно, он далеко не всегда приведет к окончательному ответу о принадлежности исследуемого организма к определенному типу. Следует выяснить тип симметрии, монолитность или членистость скелета, расположение частей скелета и их предположительное значение, а также микро- и ультраструктуру скелета. Ультраструктуре в последнее время уделяется особое внимание. По ультраструктуре скелета далеко не всегда можно установить тип организма, так как данных накоплено мало. Однако в некоторых случаях, например, при решении воп-

роса — принадлежит остаток «червям» или моллюскам, этот метод дает совершенно определенное заключение.

Следующим шагом по пути выяснения систематического положения изучаемых остатков должны быть поиски аналогий среди современных и вымерших групп. Так, двустворчатая раковина характерна для бивальвий (пелеципод) и брахиопод, но встречается также у гастропод и некоторых ракообразных. Раковина с поперечными перегородками характерна для головоногих (хотя в этом же классе значительное число форм имеют сильно редуцированную раковину или ее лишены), но перегородки имеются также у тентакулитов, хиолитов, моноплакофор и гастропод. Необходим дальнейший морфофункциональный анализ, позволяющий определить истинную природу сходных образований и выяснить возможную принадлежность изучаемого организма к той или иной группе.

В качестве примера достаточно сложного анализа остановимся на истории выяснения систематического положения хиолитов [1026]. В течение долгого времени хиолиты рассматривались в составе типа моллюсков. При этом вполне естественно коническая раковина сопоставлялась с раковиной гастропод, а крышечка — с крышечкой гастропод. Предполагалось наличие хорошо развитой головы, ноги и мантийной полости, расположенной над ногой. Однако крышечка брюхоногих имеет спиральное строение, у хиолитов же — двусторонне-симметричное. На крышечке хиолитов имеется серия различных образований, что говорит о довольно сложной мускулатуре, прикреплявшейся к крышечке, и о том, что крышечка выполняла несколько функций, а не только прикрывала устье раковины. Расположение предполагаемых мускулов заставляет сомневаться в возможности существования ноги такого типа, как у брюхоногих моллюсков; скорее всего никакого образования, гомологичного ноге моллюсков, у хиолитов вообще не было. Подобное расположение мускулов также затрудняло функционирование жабр в мантийной полости, располагавшейся (при условии принятия моллюскоидной модели хиолитов) над предполагаемой головой на топографически спинной стороне. Не остается места и для желудка. Рассматривается также попытка сравнения мускульных отпечатков хиолитов и головоногих моллюсков и моноплакофор. Оказывается, что одни мускулы соединяют раковину и крышечку, а другие — раковину и мягкое тело. Как видно, возможное строение хиолитов трудно совместимо со строением моллюсков (не только головоногих, но и других). В работе [1026] говорится также о попытке сравнения хиолитов с сипункулидами, но при тщательном анализе и в этом случае выявляется ряд отличительных признаков хиолитов, не позволяющих сближать их с сипункулидами. Таким образом, методом сравнения с разными известными группами исследователи приходят к необходимости создания своей модели для хиолитов и выделения их в особый тип животного мира.

Наконец, необходимо обратить внимание на важность максимально тщательного сбора различных проблематик и всяких ук-

лоняющихся (аномальных) экземпляров, принадлежащих даже к уже известным загадочным группам. Иногда такие находки заставляют пересмотреть уже сложившееся мнение о природе тех или иных групп. Так произошло, в частности, с крибрициатами, когда были найдены их экземпляры, непосредственно «сращенные» с типичными археоциатами. Так же была установлена принадлежность ринхолитов не только наутилоидеям, но и аммоноидеям и т. д. Однако и такие находки требуют самого тщательного анализа. В частности, не до конца ясен вопрос с крибрициатами — не исключено, что они и археоциаты все же разные организмы, но по каким-то причинам иногда сращенные вместе. Выяснение вопроса о принадлежности ринхолитов мезозойским аммоноидеям и наутилоидеям ставит вопрос о необходимости тщательного поиска подобных образований в палеозое, где аммоноидеи широко распространены. Отдельные указания на находки палеозойских ринхолитов имеются, но все это требует дальнейших подтверждений. Если же окажется, что у палеозойских наружнораковинных ринхолитов не было — возникнет новый вопрос о причинах возникновения такого образования в мезозойских формах, причем нужно помнить, что внутреннераковинные прекрасно обходятся без ринхолитов.

Важность исключительно внимательного анализа различных «непонятных» остатков, находимых палеонтологами и геологами при полевых работах, а также необходимость периодического пересмотра «проблематик» в старых коллекциях особенно хорошо видна из истории изучения конодонтов. Эти достаточно широко распространенные ископаемые остатки, имеющие большое значение для стратиграфии, давно являлись предметом оживленных дискуссий. Всем было ясно, что находимые остатки представляют собой часть организма, но какого именно — оставалось неясным. Их рассматривали в качестве челюстей червей, элементов скелета рыбообразных представителей позвоночных, относили и к разным другим группам.

Исключительно счастливая находка образца с конодонтоносителем, хранившегося с 1925 г. в музее Геологического института в Эдинбурге, положила конец основной части дискуссии [26, 1379]. «Носителем» конодонтов оказалось небольшое животное, несколько напоминающее представителей из типа щетинкочелюстных (хетогнат, см. рис. 43, *А*). Важно, что тип Conodonta — название было предложено ранее для гипотетических обладателей конодонтов — теперь имеет свою характеристику (см. 1.4).

Можно смело сказать, что работа с «загадочными» группами — одна из наиболее увлекательных сторон палеонтологических исследований.

ЧАСТЬ ВТОРАЯ

ПРИНЦИПЫ И НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ТОНКОЙ СТРУКТУРЫ И ВЕЩЕСТВЕННОГО СОСТАВА ИСКОПАЕМЫХ СКЕЛЕТНЫХ ОБРАЗОВАНИЙ

2.1. ОСНОВНЫЕ ВОПРОСЫ БИОМИНЕРАЛИЗАЦИИ

Известно, что кости, раковины и другие скелетные образования состоят из природных композиционных материалов, являются комплексом биополимеров и ионных кристаллов (в подавляющем большинстве случаев карбонатов или фосфатов кальция). В составе минеральной части скелета низших организмов широко распространен аморфный диоксид кремния. В минерализованных структурах разных организмов (от одноклеточных до млекопитающих) состав органического компонента с точностью до групп соединений одинаков. Это белковомукополисахаридный комплекс, куда входят фибриллярные структурные белки (коллаген или сходные с ним белки). Мукополисахариды иногда представлены хитином, чаще это другие соединения, иногда их называют хитиноидными. Сам термин «хитин» имеет два значения: 1) в узком смысле—индивидуальное вещество из группы мукополисахаридов; 2) в широком смысле — материал, из которого состоит панцирь членистоногих (фактически это комплекс, включающий собственно хитин и структурные белки). Материал панциря членистоногих является неплохой иллюстрацией того, что такое органический компонент любого скелета [1].

Пространственные соотношения между органической и минеральной фазами скелета. Тонкая структура органических матриц подобна трехмерной сетке: в одном направлении вытянуты молекулы белка, двум другим соответствует субдвумерная мукополисахаридная сетка [1087]. Полисахаридная «сетка» состоит из дискретных пластин (см. 2.2). На определенной стадии внутри белковых фибрилл возникают кристаллические зародыши, причем взаимная ориентация кристаллографических осей хаотична, соответствующая упорядоченность возникает только на последующих

[1] Здесь и далее для краткости понятие «скелета» включает минерализованные трубки червей, минерализованные выделения прокариот и другие аналогичные образования.

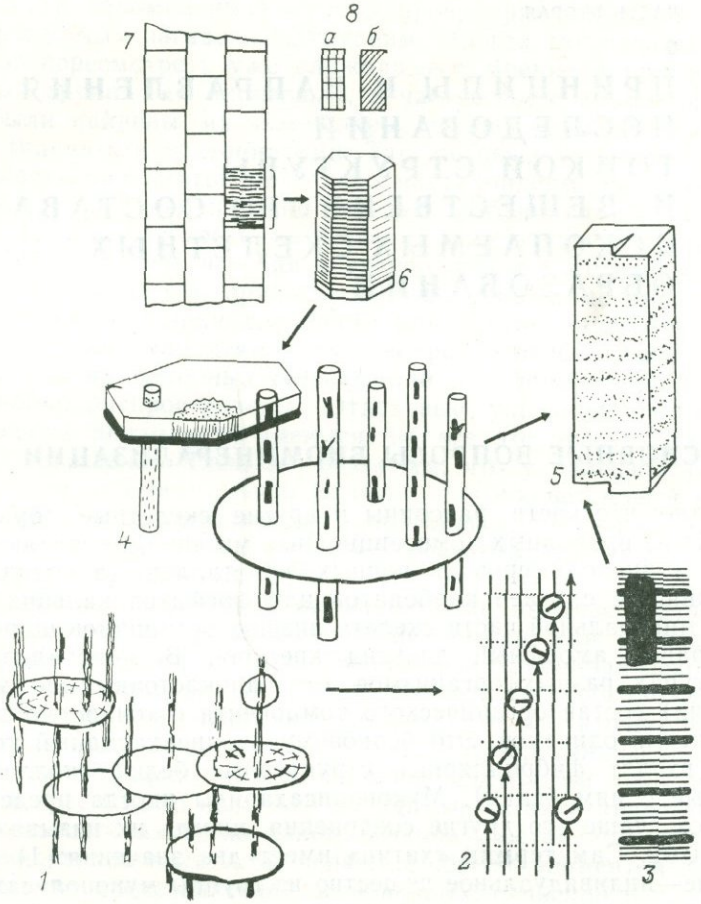


Рис. 56. Принципиальная схема биоминерализации. *По С. Н. Голубеву.*

1 — органическая матрица до начала минерализации, на двух пластинах показана вероятная ориентировка молекул, ув. 20 000; *2—3* — коллагеновая фибрилла, ув. 200 000; (*2* — один из классических вариантов интерпретации, длинные стрелки — молекулы тропоколлагена, в кружочках кристаллические зародыши; *3* — поперечная исчерченность, фактически наблюдаемая картина — один полностью сформированный элементарный кристаллит); *4* — справа кристаллиты (их ширина несколько преувеличена) внутри белковых фибрилл, раздвоенные кристаллиты — двойники, слева — средняя стадия минерализации; на базе гексагональной пластины возник поликристалл, ув. 50 000; *5* — элементарный кристаллит, вдоль оси *с* чередуются зоны с повышенной и пониженной концентрациями дефектов; на торцах видна винтовая дислокация, спираль роста, ув. 500 000; *6* — «стопка» гексагональных пластинчатых поликристаллов, элементарные кристаллиты не различимы; *7* — фрагмент сечения условного скелета, тонкая штриховка не совпадает с направлением удлинения элементарных кристаллитов, ув. 100 000; *8* — тот же фрагмент, что на позиции 7; ув. 2000; *8, а* — неполяризованный свет; *8, б* — скрещенные николи, объект в положении погасания

стадиях процесса [1640]. Заметим, что такая же картина наблюдается и при типовой эпитаксии небиологических материалов. Эпитаксия — *направленная кристаллизация одного вещества, определяемая частицами другого.* Необходимым ее условием является *определенное стереохимическое соответствие между компонентами.*

Расположение кристаллических зародышей при биоминерализации подчиняется четкой упорядоченности. В случае коллагена считается установленным, что зародыши формируются, как показано на рис. 56 [1641, 2395]. В действительности соотношения, видимо, сложнее; во всяком случае интерпретация ряда моментов неоднозначна. Возникновение зародышей в зонах, которые, по существу, являются субмолекулярными «порами», обеспечивает важный момент: на ранней, самой уязвимой стадии процесса кристаллиты минимально деформируют тонкую структуру коллагена [2395], на последующих стадиях минерализации такая деформация неизбежна. Подчеркнем, что когда минерализация только начинается, внутри объема органической матрицы еще нет тех «пустот», в которых могли бы уместиться полностью кристаллиты. Процессы собственно кристаллизации и процессы «освобождения места» в органической матрице идут почти синхронно. Таким образом, биоминерализацию можно представить как результат «замещения» части вещества органической матрицы минеральными кристаллами.

В подавляющем большинстве случаев рост кристаллов останавливается на той стадии, когда между соседними кристаллитами остаются органические мембраноподобные пленки. В результате возникает структура, свойственная большинству скелетов и аналогичная кладке кирпичей, скрепленных цементом: соседние кристаллиты не срастаются между собой непосредственно, а соединены в единое твердое тело (кость, раковину и т. д.) «цементирующей пленкой» органической матрицы (см. рис. 56). При этом, например, прочность кости определяется не только параметрами идеализированной решетки кристаллов и особенностями геометрии системы, но и энергией специфического взаимодействия между органической и минеральной частями скелета. Точная природа этого взаимодействия неизвестна, но представление о существовании специфического комплексообразования на границе раздела является общепризнанным.

Элементарные кристаллиты, т. е. минимальные структурные единицы, имеющие обволакивающую органическую пленку, геометрически являются сильно вытянутыми пластинками. Их размер по порядку величин одинаков у самых разных организмов: длина — около 100 нм, ширина — десятки нанометров, толщина — около 5 нм. Как правило, толщина органических пленок, разделяющих элементарные кристаллиты, достигает нескольких нанометров [2395].

Массовая доля органической части при таких соотношениях составляет ориентировочно 20—30 %, что соответствует фактической ситуации для большинства скелетов. Однако известны минерализованные структуры и с гораздо меньшим содержанием органического вещества — например, скелеты некоторых иглокожих и эмаль зуба млекопитающих [2395]. Их минерализация на ранних стадиях идет в полном соответствии со сказанным выше, но потом рост кристаллов не останавливается до тех пор, пока органиче-

ская матрица практически полностью не будет «вытеснена». Так, в эмали сформированного зуба массовая доля органического вещества составляет 0,5—1,5 % [2220]. В данном случае функциональный смысл явления понятен: органические пленочные прослойки недопустимо снижают твердость эмали. Однако за такое повышение твердости организму приходится «расплачиваться». Лишаясь органической части, эмаль становится структурой, гораздо более хрупкой, чем обычная кость. Помимо этого эмаль в прижизненном состоянии — практически мертвое образование, она не обновляется и не способна к регенерации. Однако большинство минерализованных объектов подчиняется принципу «обволакивающих пленок». Но надо четко понимать, что нет механизмов, которые бы индивидуально синтезировали органическую пленку вокруг каждого кристаллита. Онтогенетически пленки соответствуют той части органического вещества, которая не была замещена растущими минеральными кристаллами. По отношению к кристаллам эти пленки являются не новообразованием, а реликтом ранних стадий процесса.

Скелетам свойственно наличие нескольких соподчиненных уровней структуры (см. рис. 56). Например, раковина состоит из слоев, слои — из призм, призмы — из ламеллей, последние — из фибр и т. д. Конкретные соотношения, само количество иерархических уровней, а также исторически сложившаяся терминология для разных организмов неодинаковы. При формировании относительно крупных (микронных, миллиметровых, а иногда и сантиметровых) структурных единиц между кристаллографическими осями элементарных кристаллитов реализуются вполне определенные соотношения, в простейшем случае одноименные оси взаимнопараллельны. При этом, например, в поляризационном микроскопе такие крупные структуры могут проявлять свойства монокристаллов.

Реальные кристаллы и биоминерализация. В изучении кристаллов имеется, грубо говоря, две стадии. На первой стадии исследуется идеализированная решетка того или иного кристаллического вещества, на второй стадии изучаются разноплановые дефекты кристаллической решетки. Практически соответствующие работы ведутся разными специалистами по разным методикам. Так получилось, что автор впервые начал проводить изучение реальных кристаллов биологических скелетов, т. е. такие исследования, при которых конкретно рассматривалась неидеальность кристаллов. Для этого использовались специальные методы электронной микроскопии, принципиально неприменимые в обычной биологии мягких тканей. Работы проводились на примере кокколитов как из культуры водорослей, так и из осадков [253]. Ниже приведены некоторые выводы, причем без конкретного экспериментального обоснования, т. е. без объяснения того, каким способом соответствующие детали структуры можно сделать видимыми в электронном микроскопе (это совсем не те методы, которые получили широкое распространение в современной палеонтологии).

Субигольчатые кальцитовые кристаллы кокколитов характеризуются специфической периодичностью концентрации дефектов. Вдоль длинной оси кристалла (ось *«с»*, совпадающая с направлением оси белковой фибриллы) чередуются блоки, примерно по 50—60 нм каждый, с относительно пониженной и повышенной концентрациями дефектов. Практически несомненно, что в такой форме кристалл наследует тонкую поперечную исчерченность коллагена, которая сама по себе, вероятно, тоже связана с чередованием участков разной степени упорядоченности [1107]. В костях человека вдоль того же направления существуют блоки (размером в те же 50 нм); их природа неизвестна [2220]. По-видимому, природа этой структурированности у кокколитофирид и у человека одна и та же, а совпадение размеров блоков просто отражает сходство коллагенов у столь разных организмов. В рамках ранее применявшихся методов эти блоки выявлялись в костях тогда, когда при ультрамикротомировании костей возникали трещины, косвенно отражающие реальную структуру кристаллов.

У кокколитофорид изучена разновидность скелетной патологии, развитие которой связано с нарушением периодичности в 100 нм и с появлением биологически аномальных кольцевых дислокаций. Непосредственно наблюдались различные степени развития такой патологии. Современное состояние проблемы парадоксально: известно не менее 100 видов патологии костной ткани человека, а исследования такого типа пока проводились только на одноклеточных водорослях. На самом деле это совершенно естественно: микронные кокколиты наиболее пригодны для электронно-микроскопических исследований реальной структуры кристаллов примерно так же, как почти каждое направление в молекулярной биологии начинается с изучения бактерий.

Широко известно, что рост обычных кристаллов происходит по спирали (винтовой дислокации). Определенные данные говорят о том, что спираль коллагена предопределяет возникновение главной винтовой дислокации кристаллов — спирали роста. Если это так, то становится понятным давно известный факт: усовидные кристаллиты вытянуты вдоль направления белковых фибрилл. Другими словами, кристалл растет по спирали, унаследованной от коллагена; растет вдоль оси коллагеновой фибриллы и становится субигольчатым, вытянутым вдоль этой оси.

Двойникование биогенных кристаллов. Кристаллы многих веществ образуют особые сростки, так называемые двойники. Более сложные сростки называются тройниками, еще более сложные — полисинтетическими двойниками. Двойникование наблюдается во всех скелетах. Вероятно, раньше всего это явление изучалось на моллюсках [1994], а с наибольшей детальностью — на примере некоторых кокколитов [253]. Кроме кокколитов двойникование изучалось нами на скелетах червей, литотамниевых водорослях, на костях человека и на ряде других объектов [254].

Структурная роль двойникования при биоминерализации чрезвычайно велика: двойникование выступает как фактор сопряже-

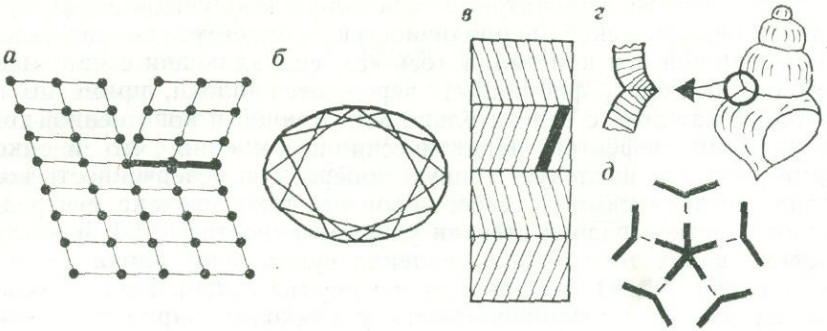


Рис. 57. Двойникование кристаллов. *По С. Н. Голубеву.*

а — один из вариантов двойникования кристаллов кальцита, точки — катионы кальция, анионы не показаны; *б—д* — двойникование как фактор сопряжения относительно правильной кристаллографической формы со специфической формой скелетных структур; *б* — фрагмент определенного кокколита, сдвойникованные ромбоэдрические пластины обеспечивают появление эллиптических контуров, в действительности имеются еще и более мелкие «вспомогательные» элементы; *в* — принципиальная схема возникновения перекрещенно-пластинчатого слоя, *г* — двойникование кристаллов на стыке оборотов позволяет построить спирально-коническую раковину, *д* — «наложение» пяти сдвойникованных структур приводит к появлению скелетных элементов с пятилучевой симметрией

ния относительно правильной кристаллографической формы с формой биологических образований, всякого рода овалов, субсферических структур и т. д. (рис. 57). Примечательно, что на примере дискоастеров (ископаемых остатков, сближаемых с кокколитами) нам удалось показать, что благодаря полисинтетическому двойникованию возникают сростки с пятилучевой симметрией. Как известно, ни в каких кристаллах невозможна ось симметрии пятого порядка; к сросткам это ограничение не относится, но соответствующие структуры маловероятны для небиологических систем и практически не встречаются. Добавим, что имеются теоретические расчеты, объясняющие появление округленных контуров в системах геометрически сложного двойникования микроскопических реальных кристаллов и небиологической природы [513]. Следовательно, организмы при биоминерализации осуществляют сопряжение кристаллографически правильной формы с криволинейными контурами типичных биологических структур.

Потенциальные формообразующие возможности скелетного образования, в котором одноименные кристаллографические оси всех кристаллитов параллельны друг другу, весьма ограничены. Кроме того, прочностные характеристики такого скелета несовершенны: материал неизбежно получится волокнистый, легкорасщепляющийся. Природа преодолевает эти сложности, используя явление двойникования. Из-за двойникования в трехмерной структуре скелета всегда есть усовидные кристаллиты, расположенные под углом к основному «пучку» (см. рис. 56, *4*; идеализированный вариант — см. рис. 56, *7*). В результате формируется скелет с весьма совершенными прочностными характеристиками.

Поскольку углы взаимного поворота кристаллитов не произвольны, а соответствуют законам двойникования, то суммарная структура строго упорядочена и энергетически весьма выгодна. Последнее не надо понимать только в смысле экономии энергии при биоминерализации. Существует фундаментальный физико-химический принцип: любая система стремится занять положение с возможным минимумом потенциальной энергии. Любой спонтанный природный процесс направлен в сторону понижения общей потенциальной энергии; соответствующим образом ведут себя механические пружины, магниты, химические процессы и т. д.

Энергетическая выгодность микроструктурной системы скелета означает: 1) построение скелета в конечном итоге приводит к минимизации потенциальной энергии, при прочих равных условиях такой процесс легче «автоматизировать»; 2) если потенциальная энергия скелета минимальна, то автоматически исключается возможность биологически нецелесообразных перестроек: такая перестройка приводила бы к повышению потенциальной энергии и как спонтанный процесс невозможна. Если организму понадобится перестроить скелет, то он сможет это сделать, используя внешние источники энергии [253]. Состояние, энергетически выгодное при одних условиях, может стать невыгодным при других, поэтому непосредственно распространять характеристики прижизненной устойчивости скелета на процессы фоссилизации нельзя, но определенная взаимосвязь соответствующих закономерностей существует.

Кристаллы одного и того же вещества, в частности кальцита, могут двойниковаться несколькими геометрическими способами. Соответственно трехмерная структура полисинтетического двойника может быть очень сложной. Для определенных кокколитов весьма экзотической формы, состоящих из огромного числа кристаллитов, нам удалось показать, что весь кокколит является единым полисинтетическим двойником. Сейчас мы подошли вплотную к пониманию того, что вся суммарная структура макроскопического скелетного образования (например, типа раковины гастроподы) может быть представлена как единый сложный полисинтетический двойник. Если это так, то появится возможность конкретизировать параметры рациональности микроструктур различных скелетов. В этом случае несомненно, что в некоторых группах изменятся представления о признаках прогрессивности. В частности, общепринятая точка зрения о примитивности микрогранулярной структуры восходит к доэлектронно-микроскопическим временам, когда эта структура казалась хаотичной. В свете сказанного микрогранулярную структуру в том виде, в каком она предстает при детальных электронно-микроскопических исследованиях, надо признать одной из самых высокоупорядоченных.

В то же время двойникование биогенных кристаллов — явление специфическое, лишь частично аналогичное двойникованию «обычных» кристаллов. При двойниковании небиогенных кристаллов границами двойников являются если и не атомные плоскости,

то области соизмеримой толщины. В скелетах же сдвойникованные кристаллы разделены органической пленкой. Энергетическая выгодность такого необычного двойникования обусловлена наличием дальнодействующей упорядоченности; нечто похожее реализуется в системах жидких кристаллов. Геометрическая и размерная специфика кокколитов позволила прямым наблюдением показать фактическое существование дальнодействующей упорядоченности (на уровне дислокаций решетки) в системе несоприкасающихся кристаллитов, показать ощутимость соответствующих физических сил и реальность того вклада, который привносится в энергетическую выгодность системы существованием дальнего порядка [253].

Физико-химический аспект типовой фоссилизации. На материале культуры водорослей и из океанических осадков изучались кокколиты одного биологического вида. При переходе этих скелетов в ископаемое состояние происходит диффузионное выравнивание концентрации дефектов по объему кристаллитов, исходная периодичность в 100 нм реальной структуры исчезает. При этом возрастает устойчивость скелета к растворению: при исходной структуре собственно растворение кокколита сопровождается его распадом на субколлоидные частицы, в роли которых выступают блоки с пониженной концентрацией дефектов. Эти блоки растворяются медленнее и остаются после того, как кокколит перестает существовать в качестве единого твердого тела. Фактическая устойчивость скелета как морфологически опознаваемой структуры контролируется блоками с повышенной концентрацией дефектов, а они при фоссилизации исчезают. Подчеркнем, что такое повышение устойчивости к растворению является чисто твердофазным процессом и не имеет ничего общего с другим процессом—иногда наблюдавшимся химическим замещением кальцита. Все сказанное продемонстрировано как в прямых опытах, так и в модельных экспериментах [253].

Другая важная закономерность, сопровождающая переход скелета в ископаемое состояние, связана с полным или частичным (в зависимости от места нахождения) разрушением органической части скелета. В тех случаях когда матрица разрушается полностью, происходит нарушение исходной структуры и соседние кристаллиты непосредственно срастаются; идет медленный процесс, который в некотором роде аналогичен методу спекания порошков в высокотемпературной технологии. При частичном разрушении матриц тонкая молекулярная структура меняется, происходит обугливание органики, ее дубление. Правда, процесс является статистическим, некоторая доля молекул может сохраняться и в первичной форме [1422]. Ясно, что в прижизненном состоянии система органических структур скелета, система «обволакивающих пленок» должна функционировать как своеобразная система подводящих каналов; в противном случае кристаллы просто не смогли бы вырасти. При переходе скелета в ископаемое состояние такая «система каналов» исчезает или теряет работоспособ-

ность, из-за чего во много раз снижается скорость обменных химических реакций (как следствие изотопно-обменных процессов). Причем, как показали прямые эксперименты, эффект проявляется во много раз сильнее там, где органические структуры сохраняются. Они сохраняются в обугленном виде, а в такой форме соответствующие пленки служат дополнительными границами раздела, снижающими скорость диффузии в твердом теле, по сравнению с прижизненной ситуацией все зеркально меняется с исключительной точностью.

Две указанные закономерности фоссилизации имеют как бы внутреннюю по отношению к скелету физическую природу, а потому реализуются в очень разных геологических условиях. К этому может добавляться много частных процессов, специфичных для условий того или иного местонахождения. Достаточно ясно, что рассмотренные закономерности имеют значение не только для кокколитов. Но очевидно и обратное: на этом уровне между скелетами разных организмов должны существовать тонкие различия. Становится хотя бы в принципе понятным, почему в одних и тех же условиях скелеты разных организмов сохраняются в химическом смысле неодинаково — сам факт этого общеизвестен (разумеется, речь идет о скелетах с одинаковым составом минеральной части).

Биоминерализация у разных организмов — единство основных закономерностей. Вероятно, что при первом ознакомлении с принципом «обволакивающих пленок» трудно преодолеть впечатление, что это надуманная абстракция. Ведь речь идет уже не только о детальной морфологии как таковой, а о характере взаимодействия кристаллитов, о способе их соединения в твердое тело.

Если кристаллиты «скреплены» обволакивающей пленкой, то при разрушении матрицы скелет должен просто рассыпаться на отдельные кристаллиты. Почему же этого не происходит при фоссилизации скелета? Дело в кинетических соотношениях: при фоссилизации матрица разрушается медленно и кристаллиты успевают срастись между собой. Если же осуществить быстрое химическое разрушение матриц, то скелеты действительно рассыпаются, что прямо доказывает реальность принципа обволакивающих пленок [253]. Этот принцип отражает одну из самых общих и важных закономерностей биоминерализации. Он применим к скелетам с разным составом минеральной части. По нашим данным, этому принципу подчиняются минерализованные структуры самих организмов — от прокариот до млекопитающих. Известные исключения (типа эмали зуба) формируются также в соответствии с принципом обволакивающих пленок и перестают ему подчиняться только на последних стадиях процесса.

Распад скелета при разрушении органических матриц использован нами как основа нового электронно-микроскопического подхода к исследованию скелетов. Естественно, обособленные фрагменты, на которые рассыпаются минерализованные структуры, были изучены разными методами электронной микроскопии [254].

Изучены 15 объектов, включая минеральные выделения синезеленых водорослей, скелеты литотамниевых водорослей, червей, брахиопод, моллюсков, членистоногих, кости человека, панцирь черепахи и др. Малой выборкой, на уровне отдельных представителей охвачены минерализованные структуры с разным составом, принципиально разной морфологией и таксономической принадлежностью. Во всех объектах выявились субигольчатые кристаллиты и их агрегаты. Специфика метода позволяет исключительно четко обнаруживать кристаллические двойники, однозначно регистрируются случаи агглютинации. Литотамниевые водоросли включают в свой скелет посторонние кокколиты, черви — панцири диатомей; в обоих случаях массовая доля таких включений ничтожна, другими методами включения обнаруживаются с трудом.

Наиболее интересным и неожиданным результатом оказалось обнаружение в составе органических матриц дискретных полисахаридных пластин, устойчивых к реактивам, применявшимся для разрушения скелетов (реактивы разрушают в основном белковый компонент матрицы). Пластины обнаружены во всех минерализованных структурах организмов (от прокариот до человека), и на весь этот набор приходятся только два морфологических варианта пластин. Причем пластины каждого варианта неотличимы друг от друга, хотя и извлечены из минерализованных структур организмов, относящихся к разным типам и даже более высоким таксонам. Установлены следующие морфологические варианты.

1. Эллиптические пластины длиной около 1,5 мкм, эксцентриситет эллипсов с высокой точностью равен $1/\sqrt{2}$. В центре располагается структура в форме рельефной «нашлепки», в плане это тоже эллипс, но с эксцентриситетом 1/2, причем этот эллипс проходит через фокальные точки предыдущего (структурная роль пластин показана на рис. 56). Иногда пластины извлекаются упорядочено перфорированными, остается как бы след от белковых фибрилл и кристаллов. Пластины получены из минеральных выделений синезеленых водорослей («современные строматолиты») — культура Института микробиологии АН СССР, из скелетов красных литотамниевых водорослей, из трубки полихеты, из раковины замковой брахиоподы *Pictothyris* sp., из чешуи костистой рыбы *Hemichrompis bimaculatus*, из панциря степной черепахи и из эмали зуба человека. В двух последних объектах эллиптические пластины сосуществуют с пластинами другого типа, описываемого ниже. Эллиптические пластины электронографически аморфны.

2. Пластины от отчетливо гексагональных до субокруглых размером около 1 мкм. Резко отличаются от вышеописанных кристаллличностью (по данным электронной микродифракции). Выделены из «губчатого» слоя раковины сепии, раздельно из перламутра и призматического слоя митилуса, из панциря балянуса, из крышки гастроподы *Astrea rugosa*, из панциря черепахи (как и в случае эллиптических пластин — маргинальные элементы), из эмали зуба

человека (распознаваемые фрагменты получены из недоминерализованного зуба), из разных костей человека и некоторых других объектов. Пластины этого типа в полностью деминерализованной форме дают отчетливые электронно-графические рефлексы, т. е., будучи органическими, обладают собственной кристалличностью.

Определение межплоскостных расстояний показало, что между веществом пластин и минеральными кристаллами реализуются условия эпитаксии: вдоль определенных кристаллографических направлений межплоскостные расстояния совпадают. В кальцитовых скелетах такое совпадение реализуется для плоскостей $\{20\bar{2}5\}$ с расстоянием 0,158 нм, в арагонитовых — для плоскостей $\{311\}$ с расстоянием 0,156 нм. Цифры получены прямым измерением по матричным пластинам, но находятся на грани точности метода, поэтому не будем забывать о белковых фибриллах, разрушенных при извлечении пластин. Там, вероятно, реализуются и другие эпитаксиальные соотношения. В оксиапатитовых скелетах пластины имеют межплоскостные расстояния 0,089 и 0,135 нм, что соответствует половинным расстояниям апатитовых плоскостей $\{32\bar{5}1\}$ и $\{30\bar{3}0\}$. Исследование идентичными методами костной саркомы человека показало, что в пораженной области имеются гексагональные пластины, внешне неотличимые от нормальных, но с аномальными электронно-графическими характеристиками. Условия эпитаксии нарушены, саркома характеризуется субхаотичностью в ориентации кристаллов.

Кремневые скелеты изучены на примере двух видов губок *Euplectella aspergilina* и *Hialospongia* sp. Обнаружились гексагональные пластины с теми же межплоскостными расстояниями, что и в случае апатитовой минерализации. Но по каким-то причинам организмы поставляют на пластины другие растворы, осаждают диоксид кремния. При этом оказывается, что те самые межплоскостные расстояния, по которым реализуется эпитаксия при апатитовой минерализации, есть и у кристобалита: 0,178 нм для $\{32\bar{5}1\}$ апатита и 0,178 нм для $\{004\}$ кристобалита; 0,270 нм для $\{30\bar{3}0\}$ апатита и 0,133 нм (практически половина) для $\{105\}$ кристобалита. Расстояния совпадают, но настоящая эпитаксия невозможна — ориентация плоскостей резко различна; более того, апатит гексагонален, кристобалит тетрагонален. Указанное минералогическое совпадение обеспечивает биологические механизмы управляемого формирования аморфного тела. При посмертной кристаллизации таких скелетов должен возникать именно кристобалит, а не кварц, что и происходит в океанических осадках.

Видимо, никто не подозревал, что дискретные эллиптические пластины можно извлечь, скажем, из человеческого зубы. Но у водорослей они известны. Пластины формируются в цистернах комплекса Гольджи и являются дискретными фрагментами клеточной стенки. Если стенка минерализуется (как у кокколитофорид), то пластины входят в состав скелетных матриц. Такой механизм

формирования клеточной стенки свойствен водорослям, грибам и высшим растениям. Данные по животным ограничены клетками пищеварительной системы крыс.

В целом эволюционные корни биоминерализации прослеживаются вплоть до механизмов формирования клеточной стенки.

Пластины разных организмов химически заведомо нетождественны: иногда это хитин, чаще другие полисахариды. Вместе с тем ясно, что обнаружена закономерность, общая для организмов, от прокариот до человека. Общность закономерности есть определенный принцип работы биофизической «машины», он допускает наличие вариантов состава как матриц, так и минерального компонента. В сфере биоминерализации, как и в других биологических системах, есть барьер минимальной сложности, ниже которого процесс невозможен. При биоминерализации этот барьер определяется необходимостью присутствия механизмов, останавливающих рост кристаллов в нужный момент. Достаточно упомянуть разнообразные патологические «отложения солей» у человека, чтобы представить, что произошло бы с организмом бактериального уровня, если бы у него не было механизмов тормозящего действия. На этой несколько парадоксальной стороне биоминерализации, являющейся развитием более общей идеи Н. В. Белова о биологических механизмах защиты от «кристаллической смерти», мы уже останавливались, причем с привлечением экспериментального доказательства существования такого тормозного механизма у кокколитофорид [254].

* * *

Мы рассмотрели лишь некоторые аспекты проблемы биоминерализации. В виде единой системы представлений удалось проанализировать формирование скелета, его прижизненное состояние, возникновение определенной патологии, общие закономерности фоссилизации. На этой же базе были созданы новые экспериментальные подходы и неоднократно осуществлялось правильное предсказание результатов их применения. Данные о полисахаридных пластинах — первые сведения морфологического характера о существовании серьезного сходства между скелетами и скелетоподобными структурами организмов разных типов и даже царств. Для классической палеонтологии между «скелетами» литотамниевых водорослей и, например, раковинами брахиопод нет ничего общего. Фактически из-за этого изучение древних и современных скелетов мало что дает для выяснения эволюционных соотношений на уровне высших таксонов. При фрагментарности современных данных делать обобщения нельзя, но более чем вероятно, что на основании большого количества фактических данных по скелетным материалам могут быть получены сведения о эволюционных соотношениях высших таксонов. Причем эти сведения послужат совершенно независимой проверкой существующих представлений.

2.2. ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ БИОМИНЕРАЛИЗАЦИИ

Биологическая минерализация — процесс образования живыми организмами неорганических соединений (минералов, минеральных агрегатов) и состоящих из них скелетных частей организмов. С общетеоретических позиций возникновение и эволюция биоминерализации представляет собой новый уровень интегрального взаимодействия живой и косной природы, когда живое не только использует косную материю в качестве среды и источника существования, но и создает «новое» косное вещество.

Проблема биоминерализации носит комплексный общенаучный характер. В ней тесно переплетаются интересы и методы исследований молекулярной биологии, биохимии и биофизики, физиологии и медицины, физики твердого тела и геохимии. В течение последних 25—30 лет в этой области были проведены исследования в самых различных аспектах, опубликован ряд крупных коллективных трудов, регулярно проводятся региональные и международные совещания и симпозиумы [1335, 1337, 1398, 1560, 1943, 2291, 2301, 2374].

Особое значение в данной проблеме занимает палеонтология и комплекс геологических наук, так как возникновение, становление и развитие биоминерализации происходили в обозримом геологическом прошлом. Большинство объектов палеонтологии обязано своим происхождением биоминерализации, которая является выражением сложных метаболических процессов, происходящих в живых организмах. Таким образом, палеонтологические остатки как продукты биоминерализации, помимо сведений о морфологии и функциях, несут также информацию о существенно более тонких процессах (от молекулярных взаимодействий, приводивших к формированию биоминералов, до физиологических превращений на уровне клеток и тканей), благодаря которым образовывался скелет как морфологически и функционально неотъемлемая часть организма. Во многих своих аспектах этот уровень исследований ископаемых скелетных остатков по существу может рассматриваться как палеофизиологические исследования (см. 1.6.).

Достигнутое понимание процесса формирования твердых скелетных частей организмов приводит к переоценке того понятия «скелет», которое традиционно сложилось в палеонтологии и закреплено в определениях, приводимых в «Палеонтологическом словаре» [799] и «Glossary of geology» [1068]. В этих формулировках недостаточно точно определен состав скелета и неполно отражены его функции. Не нашла в них отражения, в частности, морфообразующая функция скелета — одна из основных и наиболее важных, совершенно не обозначено физиологическое его значение.

Достаточно распространенным является понимание скелета лишь как опорно-двигательной системы, при котором твердым образованиям большинства беспозвоночных вообще отказывается в праве называться скелетом. Эталоном самого понятия скелет,

как и эталоном его изучения, признается лишь скелет позвоночных. Скелет позвоночных давно изучается в остеологии и палеонтологии не только с морфологических и сравнительно-анатомических, но и с гистологических и физиологических позиций. В частности, микроструктурные особенности как внутреннего, так и наружного скелета позвоночных, их гистологическая и физиологическая трактовка привели к развитию теорий образования костной ткани и т. д. (см. 2.4). Это приводит к определенному противопоставлению скелета позвоночных как более информативного во всех аспектах скелету беспозвоночных, что, несомненно, имеет некоторое объективное основание. Действительно, скелет позвоночных является в значительной степени клеточной тканью, т. е. тканью в гистологическом смысле; он, несомненно, является органом и даже системой органов с разнообразными, в том числе и физиологическими, функциями, обладает тесной интеграцией с «мягким телом». Твердые же образования беспозвоночных не являются клеточной тканью (не состоят из клеток и не вмещают клетки); они обычно не рассматриваются в качестве органа как части тела, состоящей из тканей и в значительной степени метаболически инертны.

Однако достигнутые успехи в познании механизмов биоминерализации, показавшие большую общность образования минеральных составляющих как в скелете позвоночных, так и беспозвоночных, по крайней мере на уровне молекулярных взаимодействий при образовании самой минеральной фазы и при первичной минерализации, позволяют разрушить казалось бы существующую и существенную грань между скелетом позвоночных и беспозвоночных и подходить к изучению того и другого с методически адекватных позиций (см. 2.1).

В дальнейшем целесообразно придерживаться самого широкого понятия «скелет» как плотной, твердой органической или минерализованной формообразующей части организма, которая может нести разнообразные функции, часто меняющиеся в онтогенезе и у филогенетически родственных форм. С палеонтологической точки зрения в настоящее время нецелесообразно рассматривать в качестве скелета филаментозные или тубулярные морфообразующие структуры, известные у многих одноклеточных (цитоплазматический скелет), хотя с общетеоретических позиций они являются не менее «настоящим» скелетом, чем скелет позвоночных. У некоторых простейших (например, радиолярий) строение минерализованного скелета скоррелировано и, вероятно, связано по происхождению со строением цитоплазматического скелета. Нельзя также считать скелетом твердые (иногда и минерализованные) структуры, которые не являются неотъемлемой частью организма и не являются морфообразующим субстратом собственно «мягкого тела» (домики ручейников, трубки некоторых полихет и т. д.), хотя они и могут обладать определенной степенью видоспецифичности. Иногда бывает трудно провести грань между собственно скелетом и домиком (у многих полихет) или между «продуктом»

Таблица 1

Распространение типов скелетной биоминерализации в основных филумах организмов

Основные группы организмов	Тип скелетной биоминерализации			
	Кремневая	Карбонатная	Фосфатная	Другого вида
«Водоросли»	+	+	—	—
Радиолярии	+	—	—	+
Фораминиферы	—	+	—	—
Губки	+	+	—	—
Кишечнополостные	—	+	—	—
Аннелиды	—	+	—	—
Моллюски	—	+	—	—
Членистоногие	—	+	+ (?)	—
Мшанки	—	+	—	—
Иглокожие	—	+	—	—
Брахиоподы	—	+	+	—
Хордовые	—	—	+	—

Примечание. Знак «+» означает присутствие биоминерализации данного типа, «—» — отсутствие.

жизнедеятельности и скелетом (у строматолитов и многих «водорослей»).

В дальнейшем мы будем касаться главным образом скелетной биоминерализации, хотя, несомненно, в сферу палеонтологии входят и аспекты нескелетного биоминералообразования.

Известно около 40 минералов, которые образуются организмами. По степени распространенности и степени участия в скелетообразовании их можно разбить на четыре группы (табл. 1): 1) водный оксид кремния (аморфный кремнезем — опал); 2) карбонат кальция в трех минеральных видах — кальцит (в том числе высокомагнезиальный), арагонит, ватерит; 3) фосфаты кальция — апатит, франколит, даллит; 4) все прочие минералы.

Первое, что обращает на себя внимание, это связь типа биоминерализации с высотой организации организмов [55]. Кремневая биоминерализация преобладает у одноклеточных животных и растений и у параметазоа (губки). Во всех других случаях она не несет скелетной функции. Карбонатная биоминерализация распространена в большинстве таксономических групп, среди которых по количеству таксонов преобладают беспозвоночные. Среди одноклеточных карбонатная минерализация выполняет скелетную функцию у фораминифер и кокколитофорид; у позвоночных она ограничена и не несет скелетной функции. Фосфатная биоминерализация наиболее полно выражена у позвоночных, а среди беспозвоночных скелетообразующей является лишь у части брахиопод.

Биоминералы четвертой группы представлены редко встречающимися минеральными видами, синтезируемыми отдельными груп-

пами организмов: минералы железа образуются некоторыми бактериями, целестин (сульфат стронция) продуцируется некоторыми радиоляриями и др. В большинстве случаев они не являются скелетообразующими.

Эволюционные и физиологические причины скелетного минералообразования на основе кремния и биоминерализации четвертой группы неясны. Отчетливое же преобладание у живых организмов скелетов, образованных на основе кальциевых минералов, можно считать эволюционно детерминированным и выявить физиологические причины кальциевой биоминерализации.

Кальций — один из наиболее биологически активных элементов, принимавший большое участие в достижении всех основных эволюционных уровней, последовательно пройденных живым веществом нашей планеты. Кальций необходим для нормального функционирования рибосом — аппарата трансляции генетического кода, он принимает непосредственное участие в полимеризации микротрубочек митотического веретена, широко известно значение кальция в специфическом слипании клеток многоклеточных животных в мускульном сокращении и в передаче нервных импульсов. Таким образом, участие кальция необходимо и для интеграции рибосом с клеткой, и для возникновения митоза, и для достижения уровня многоклеточности, возникновения мышечной и нервной систем.

Как показано работами последних лет, Са-связывающие протеины, выполняющие регулирующую и информационную роль в клетках, родственны по своей структуре и составу протеинам, входящим в минерально-органический комплекс скелетных тканей. Это доказывает, что возникновение скелетной биоминерализации на основе кальция является закономерной и необходимой ступенью, отражающей эволюцию метаболизма кальция и эволюцию организмов вообще. Представляется столь же закономерным переход с повышением уровня организации от карбонатной биоминерализации к минерализации с участием другого биологически активного элемента — фосфора. Различные аспекты эволюции процесса биоминерализации рассматривались в последние годы [54, 584, 1091].

Первичной физиологической функцией и причиной биоминерализации, по-видимому, была регуляция уровня содержания кальция в клетке и как необходимый результат этого — выведение кальция за пределы цитоплазмы. Минимальное требование для протекания этого процесса — наличие органических соединений, способных транспортировать ионы кальция, и соединений, способных связывать их в нерастворимый комплекс. Этот начальный этап биоминерализации (индуцируемый тип биоминерализации, по Г. Лоуэнштаму [1900] моделируется образованием слизисто-карбонатных выделений, продуцируемых породообразователями строматолитов и многими другими группами «водорослей».

Образование биоминералов может происходить внутриклеточно, внеклеточно или межклеточно. Биоминерализация индуцируе-

мого типа часто не является скелетообразующей (строматолиты) и свойственна в основном низшим организмам. Но и у растений (Rodophyta, Siphonophyta, Charophyta) и, вероятно, у некоторых древнейших животных (Porifera, Archaeocyatha, Protozoa) она может быть основой скелетообразования. Интеграция процесса биоминерализации с образованием формообразующих, опорных и защитных структур дает начало минерализованному скелету.

Более высокий уровень интеграции скелета и «мягкого тела» достигается, когда организм контролирует не только выведение кальция и его связывание в молекулярной и кристаллографической формах, но и объединение минеральных единиц в агрегаты определенной формы и структуры, а последних — в морфологически специфичную твердую часть организма — скелет («матрицируемый» тип биоминерализации, по Г. Лоуэнштаму). Это приводит к появлению новых фракций органического матрикса, ответственных за формирование специфической морфологии минеральных единиц, за специфическую морфологию их агрегатов и в конечном итоге — за специфичность макроморфологии скелета. Другими словами, на этом этапе интеграции скелета и мягкого тела биоминерализация проявляется на нескольких уровнях организации скелетного вещества. Она может быть рассмотрена на уровне минералообразования, на уровне формирования минеральных агрегатов (т. е. на уровне скелетной ткани, на уровне формирования скелетных элементов, на уровне органов и системы органов), на уровне морфологии скелета как целого и как части организма. Эта организация в строении скелета организма, отражающая размерную соподчиненность, форму и взаимное расположение его внутренних элементов минеральных и органических, составляет структуру скелета.

В известной степени операционалистский, феноменологический смысл имеет номенклатурное, терминологическое обозначение основных уровней организации скелетной ткани: макроструктурный, текстурный, микроструктурный, ультраструктурный и молекулярный [51, 864, 2363, 2364].

Наиболее четкие определения этих уровней и наглядное представление о их разграничении приведено в работе [2364]. На основании исследований последних лет к этому можно сделать ряд уточнений: 1) с точки зрения физиологии построения скелета, макроструктуру и текстуру (количество слоев, из которых состоит скелет и его элементы) можно рассматривать как органный уровень формирования скелета; микроструктуру и ультраструктуру — как тканевый; молекулярную структуру — как уровень минералообразования; 2) количество уровней организации скелетной ткани может быть больше (или меньше) пяти в зависимости от числа органических фракций, контролирующих специфичность формирования скелета; 3) при характеристике структуры на любом уровне целесообразно различать собственно структуру (форму) элементарных для этого уровня единиц и их текстуру (взаимное расположение).

При образовании скелета биоминерализация проходит в несколько этапов: 1) нуклеация минеральной фазы; 2) первичный рост минеральной фазы; 3) вторичный рост минеральной фазы. Эти этапы, с одной стороны, отражают уровни организации скелетного материала (соответственно молекулярный, ультраструктурный и микроструктурный), а с другой — эволюционные ступени биоминерализации. На каждом из этапов специфичность структуры разных уровней контролировалась соответствующими органическими матрицами, которые включались в скелетную ткань, координируя минеральную фазу скелета и после завершения процесса биоминерализации. Большую, до конца еще не понятую и неоцененную роль органические матрицы играют и в процессах диагенеза и фоссилизации скелетных остатков.

Таким образом, скелетная ткань представляет собой сложный *минерально-органический комплекс, природный композиционный* материал, часто обладающий уникальными свойствами. Кристаллиты разного уровня размерности одеты в чехол органической пленки — матрицы. В этом — главное отличие биоминералов от их аналогов, образованных неорганическим путем и имеющих *лишь один уровень иерархии. Степень минерализации и соответ*ственно пропорции органической и неорганической фаз могут быть различны. Различно и количество типов органических матриц и, несомненно, различен их состав. Вопросами состава органических компонентов скелета занимается особая отрасль палеонтологии — *палеобиохимия; состав же неорганической компоненты на* уровне ее минералогии и главным образом химического элементного состава изучает палеобиогеохимия (см. 2.6).

Наглядное, хотя, вероятно, неполное представление о разнообразии органических матриц скелета дало изучение перламутр*рового слоя моллюсков. Здесь выделяют по меньшей мере три* основные органические фракции: 1) «растворимый» накрин — протеин, переходящий в раствор после декальцификации в ЭДТА[1]; 2) «нерастворимая» накрин-протеиновая или гликопротеиновая фракция, переходящая в раствор после обработки кислотами; 3) *накроин-органическая фракция (полисахаридная или протеи*новая), устойчивая к действию кислот, щелочей, диагенезу и пиролизу. Морфологически накроин — хорошо изученные [1668, 1922] ретикулярные матрицы, обладающие специфичностью на уровне классов моллюсков. «Нерастворимый» накрин, морфологически представленный фибриллярным и глобулярным материалом, слагает межкристаллический и, вероятно, внутрикристаллический (частично) матриксы. Во фракции «растворимого» накрина установлена специфическая последовательность аминокислот в полипептидной цепи протеиновых молекул. Предполагают, что эта фракция ответственна за нуклеацию неорганической фазы скелета, за первичную координацию ее кристаллической решетки

[1] ЭДТА — двунатриевая соль этилендиаминтетрауксусной кислоты.

[2467]. Именно неоднородность кристаллических и органических компонентов скелетной ткани обусловливает наличие структуры скелетной ткани.

2.3. СТРУКТУРА (ПАЛЕОГИСТОЛОГИЯ) СКЕЛЕТА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Основная область структурных исследований в палеонтологии беспозвоночных организмов — изучение ископаемых скелетных остатков на уровнях органа (макроструктура) и ткани (микроструктура).

К настоящему времени наиболее изучена структура скелетных образований моллюсков и брахиопод, и именно на этих группах удобнее всего рассмотреть некоторые общие и частные проблемы и направления данных исследований [609]. В меньшей степени, часто лишь в виде литературных ссылок, будет рассмотрена структура других групп организмов, обладающих минерализованным скелетом (фораминифер, кишечнополостных, мшанок, иглокожих). В сферу структурных исследований входит изучение и неминерализованных скелетных образований у таких групп, как граптолиты и полихеты (сколекодонты). О них приведены здесь лишь общие сведения с ссылками на основные литературные источники.

Первые микроскопические исследования скелетной ткани (раковин) моллюсков были проведены в середине прошлого века [1408]. Важные сведения об особенностях строения перламутра были получены в 20-е годы нашего столетия [2228]. Основополагающую роль сыграла работа О. Б. Беггильда [1335], в которой на большом материале раковин современных и ископаемых моллюсков разных классов показано разнообразие их микроскопического строения, систематизированы микроструктурные типы, понимание которых в большей части сохранилось до настоящего времени.

Большим шагом вперед стали в конце 50-х и в 60-е годы исследования японских ученых, связанные с выращиванием «искусственного» жемчуга. С них взяло начало применение при исследовании структуры скелета электронной микроскопии и биохимических методов. Правда, эти работы были ограничены изучением небольшого числа групп двустворчатых моллюсков. Новый толчок к расширению микроструктурных исследований дало развитие в середине 60-х годов техники растровой электронной микроскопии. В результате изучения обширных коллекций Британского музея [2364, 2365] и музеев Японии [1838] были охарактеризованы микроструктурно более 100 (из 120—140 известных в настоящее время) семейств современных двустворчатых моллюсков. Проводились также работы по другим группам моллюсков, работы сравнительного направления, изучение онтогенеза структур и детальные исследования в пределах таксонов низкого ранга.

В результате проведенных исследований установлено, что моллюски обладают максимальным среди беспозвоночных разнообразием микроструктурных типов, слагающих скелетные элементы. Ниже приводятся типы микроструктур и текстуры скелета моллюсков [51]:

Типы микроструктуры	*Текстуры*
Призматический	Сферулито-призматическая, призматическая, полупризматическая, субконическая, радиально-призматическая, фурциллятная
Сложный призматический, фиброидно-призматический, транспризматический, составной призматический, фиброидный, перекрещенно-пластинчатый	
Сложный перекрещенно-пластинчатый	Конусная, блоковая, спутанно-пластинчатая, правильная
Листоватый	Неправильная, перистая, субромбическая
Перламутровый	Кирпичная, столбчатая, ступенчатая, планочная
Гомогенный, мозаикостракум	

Для двустворчатых моллюсков разработана следующая классификация микроструктурных групп и их основных разновидностей [1411]:

Микроструктурные группы и их основные разновидности:

I. Призматическая:
А. Простая призматическая. Б. Фиброидная призматическая. В. Сферулитовая призматическая. Г. Сложная призматическая.
II. Сферулитовая.
III. Пластинчатая:
А. Перламутровая. Б. Параллельно-листоватая.
IV. Перекрещенная:
А. Перекрещенно-пластинчатая. Б. Перекрещенно-игольчатая. В. Сложная перекрещенно-пластинчатая. Г. Перекрещенно-спутанная (линейная).
V. Гомогенная:
А. Гомогенная. Б. Зернистая (гранулярная).
VI. Изолированные спикулы или остроконечники.
VII. Изолированные кристаллические морфотипы.

Микроструктурные типы и их образующие категории:

I. Арагонитовая призматическая.
II. Кальцитовая призматическая.
III. Перламутровая (арагонитовая).
IV. Фарфоровидная (арагонитовая):
А. Арагонитовая перекрещенно-пластинчатая. Б. Арагонитовая перекрещенно-игольчатая. В. Арагонитовая сложная перекрещенно-пластинчатая. Г. Арагонитовая перекрещенно-спутанная (линейная). Д. Арагонитовая гомогенная.
V. Листоватая (кальцитовая):
А. Параллельно-листоватая. Б. Кальцитовая перекрещенно-пластинчатая (перекрещенно-листоватая). В. Кальцитовая сложная перекрещенно-пластинчатая (сложная перекрещенно-листоватая).

Микроструктуры, редко встречающиеся в раковинах двустворчатых моллюсков:

I. Сферулитовая.
II. Изолированные спикулы или остроконечники.
III. Изолированные кристаллические морфотипы.

Существуют разные личные подходы к классифицированию структур, хотя понимание главнейших из них более или менее однозначно и в целом соответствует исходным представлениям О. Б. Беггильда. В классификациях достаточно полно отражено разнообразие структур, но отсутствуют генетическая основа и единая методика их описания, отражающие общность происхождения структур в качестве продукта эпителиальной секреции.

Различия между крупными ветвями моллюсков выражаются в распространенности и в специфичности сочетания определенных микроструктурных типов в скелетных образованиях. Так, у цефалопод и моноплакофор присутствуют скелетные ткани лишь с перламутровым и призматическим типами микроструктуры. У скафопод известны перекрещенно-пластинчатый тип с его различными вариантами и призматический тип. Для двустворчатых моллюсков характерно большое разнообразие микроструктурных типов и вариантов их сочетаний (рис. 58—61). Одной из особенностей является отсутствие в одной раковине сочетания перламутровой и перекрещенно-пластинчатой структур. Почти так же разнообразны микроструктуры раковин гастропод. Интересно, что у некоторых трохид в одной раковине присутствуют слои и перламутровой, и перекрещенно-пластинчатой микроструктуры.

«Наложение» данных по структуре раковины двустворчатых моллюсков на филогенетические схемы, построенные по конхологическим и сравнительно-анатомическим признакам, позволило составить представление об общих тенденциях в эволюции структур в этом классе. Исходным типом строения признается трехслойная раковина со средним перламутровым, наружным и внутренним простыми призматическими слоями [2363]. В историческом развитии происходит отчетливая смена таксонов с этим типом микроструктуры и группами, обладающими перекрещенно-пластинчатыми структурами, которые достоверно известны с мезозоя. У гетеродонтных двустворчатых моллюсков, преобладающих в мезозое и кайнозое, перекрещенно-пластинчатые структуры развиты наиболее полно. В этой группе известны многочисленные варианты (текстурные типы) перекрещенно- пластинчатых структур и прослеживаются их взаимные переходы. Эти переходы — появление у наиболее молодых и наиболее продвинутых представителей гомогенной (или гранулярной) микроструктуры — отражают, вероятно, некоторые общие тенденции в эволюции биоминерализации. Наиболее четко они демонстрируются в следующем ряду структур: перекрещенно-пластинчатая→сложная перекрещенно-пластинчатая→гомогенная.

На первом этапе элиминируется упорядоченность в расположении пластин первого порядка и исчезают разделяющие их матрицы. На втором этапе то же самое происходит с пластинами второго порядка, так что образующиеся неопределенной и сложной формы блоки часто изометричные, но не пластинчатые, составлены «пластинами» третьего порядка, точнее, тонкими «прутьями», имеющими диаметр около 2—5 мкм. Дальнейшее «распа-

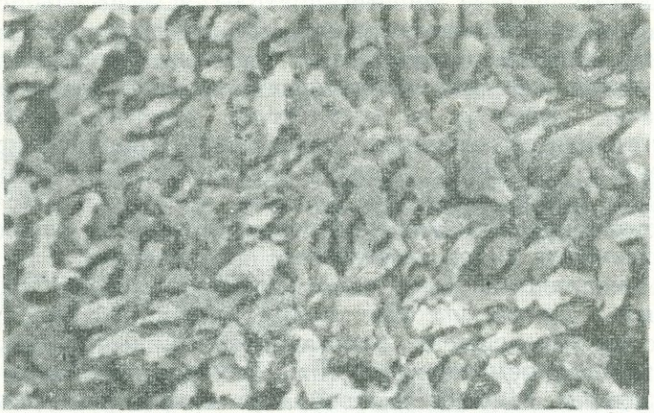


Рис. 58. Гомогенная структура внутреннего слоя раковины двустворчатого моллюска *Venus* (*Ventricoidea*) *multilamellata* Lam. Ув. 7000.
Италия, плиоцен. Палеонтологический институт АН СССР кол. С. В. Попова

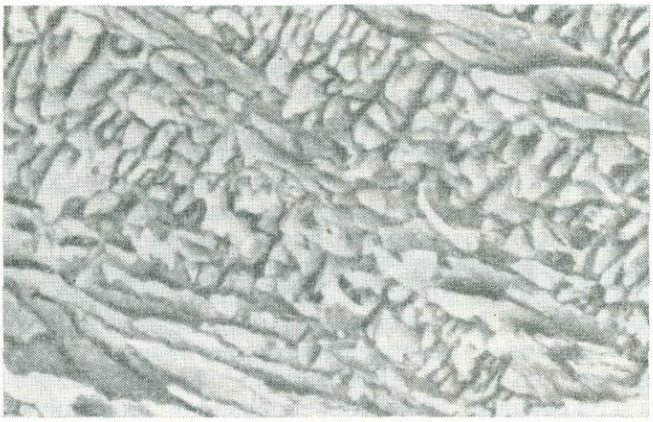


Рис. 59. Перекрещенно-пластинчатая структура наружного слоя раковины двустворчатого моллюска *Irus irus* L. Ув. 3000.
Керченский п-ов, чокрак. Палеонтологический институт АН СССР, кол. С. В. Попова

дение» этих кристаллитов на изометричные зерна (гранулы) размером 2—5 мкм со случайной ориентировкой оптических осей лишает структуру строгой упорядоченности. Если при становлении биоминерализации осуществлялся, по-видимому, процесс организованности структуры с появлением нескольких иерархических уровней, то здесь наблюдается обратное явление: уменьшается число органических матриц, структура становится однородной, сокращается количество иерархических уровней и снижается содержание органических компонентов.

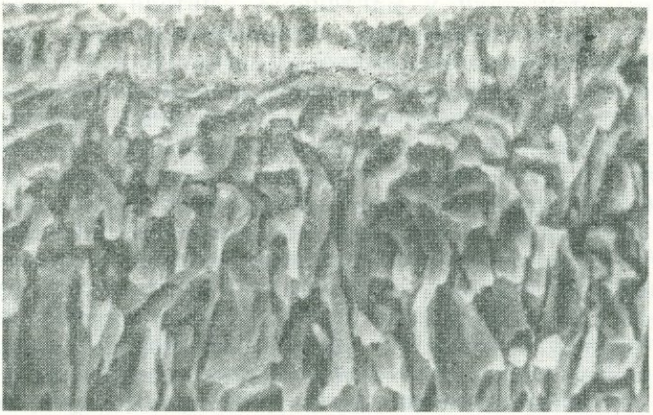


Рис. 60. Призматическая (транспризматическая) структура внутреннего слоя раковины двустворчатого моллюска *Gafrarium* (*Circe*) *minimum* Montagu. Ув. 3000.
Вверху виден нижний край среднего слоя раковины, имеющий гомогенную структуру; ниже его прослой миостракума тонкопризматической структуры. Черное море, соврем. Палеонтологический институт АН СССР, кол. С. В. Попова

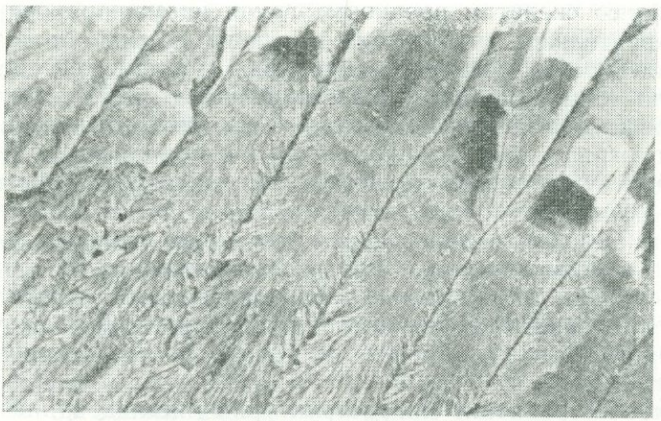


Рис. 61. Составная призматическая структура наружного слоя раковины двустворчатого моллюска *Callistotapes vetulus* Bast. Ув. 1000
Сев. Молдавия, бадений. Палеонтологический институт АН СССР, кол. С. В. Попова

Важным достижением микроструктурных исследований явилось становление теории секреторных фаз в деятельности мантийного эпителия у моллюсков [1991] или аналогичной теории «стандартного режима секреции» у брахиопод [2493]. Основу этой теории составляет положение, что на постларвальной стадии онтогенеза эпителий мантии имеет определенную зону роста, локализованную на внутреннем краю ее наружной лопасти вблизи наружной мантийной борозды. В последние годы, однако, появились

данные об отсутствии у мантийного эпителия локализованной зоны роста секретирующего («раковинного») поля, что требует внесения корректив в концепцию секреторных фаз. Тем не менее ее приложения, наиболее последовательно развитые применительно к объяснению эволюционных изменений структуры в скелетных образованиях цефалопод, весьма успешны.

Исходя из теории последовательных секреторных фаз проведена гомологизация трех слоев стенки раковины со слоями перегородок фрагмокона у современного наутилуса, показано соответствие двух слоев соединительных колец сифона наружному (сферулито-призматическому) и среднему (перламутровому) слоям стенки раковины [1991]. В то же время оболочка сифона у аммоноидей, состоящая только из одного слоя, который соответствует лишь перламутровому слою кольца наутилуса [328, 344], не гомологична сифонной оболочке наутилуса. Развитие этих исследований в филогенетическом плане для других крупных групп цефалопод выявило существенное разнообразие в структуре оболочки сифона и позволило проследить различные пути их развития по этому структурному признаку [50].

Та же теория была положена в основу сопоставления скелета внутреннераковинных цефалопод (белемнитид и сепии) и его сравнения со скелетом предковых групп наружнораковинных [47, 49]. Сравнительное структурное изучение привело к возникновению понятия о гомоструктурности слоев и элементов скелета, потребовало конкретизации представлений о их гомологизации. Одинаковые и выполняющие одну и ту же функцию (соответственно топографически гомологичные и гомодинамные) части скелета могут существенно различаться по структуре и быть образованы слоями, сформированными в разные физиологические фазы секреции. Так, оболочки сифона у эндоцерид, аммоноидей и наутилид не гомологичны друг другу. Рассматриваемый тип гомологии было предложено называть физиологической гомологией [48]. Применение принципа физиологической гомологии в структурном изучении скелетных элементов и других беспозвоночных весьма перспективно.

Важное направление микроструктурных исследований у моллюсков — изучение закономерностей онтогенетических преобразований структур. На этом пути получен ряд важных сведений, позволяющих судить о наличии или отсутствии личиночной стадии, о времени и характере перестроек в онтогенезе секреторной функции мантийного эпителия. Работы выполнены на современных и ископаемых гастроподах [1300, 1781] и цефалоподах (330, 344, 404, 1854]. Хотя интерпретации хода онтогенеза у ископаемых форм, проводимые разными исследователями, не всегда одинаковы, они наполняют новым содержанием представления, основанные только на морфологическом изучении.

Существенное развитие в последние годы получили исследования скелетного вещества беспозвоночных на ультраструктурном уровне, предусматривающем изучение пространственных и раз-

мерных соотношений мельчайших кристаллических элементов, из которых состоят кажущиеся оптически однородными «элементарные» монокристаллы микроструктурного уровня. Исследования Х. Мутвея [718, 1995] показали, что элементарные компоненты микроструктуры перламутрового слоя — полигональные таблетки — могут иметь весьма различную ультраструктуру. Значительную роль во взаимной ориентировке ультраструктурных элементов играют процессы двойникования (см. 2.1).

Одно из перспективных направлений — изучение структуры скелета вымерших групп моллюсков и групп, сближаемых с этим типом. Если современные двустворчатые моллюски в ранге семейств изучены примерно на 90 %, то среди 170 семейств ископаемых микроструктурными исследованиями охвачено не более 20%. Так что даже простые «иконографические» материалы по ископаемым моллюскам будут иметь важное значение.

Полноценное микроструктурное изучение древнейших (кембрийских и ордовикских) представителей типа моллюсков несет и общебиологические задачи. Практически одновременное появление в скелетной форме представителей различных классов моллюсков поможет, вероятно, выявить структурные и биохимические закономерности становления и ранних этапов развития процесса биоминерализации как важнейшего феномена в эволюции организмов, в частности, таких, как возрастание роли минеральной компоненты в скелетных образованиях, переход от одноклеточного типа секреции к тканевому, выявление примитивных и продвинутых типов микроструктур и т. д.

Важной и малоизученной стороной микроструктурных исследований ископаемых является изучение тех процессов, которые протекают при фоссилизации скелетных остатков, приводящих к развитию вторичных структур. Эти процессы, включающие диагенез, перекристаллизацию и другие явления, сопровождающие долгую «жизнь» скелетных остатков, применительно к изменению структур скелетной ткани могут быть названы общим термином «палеоизация» предложенным М. Флоркеном для обозначения изменений органической составляющей скелетов (см. 2.6). Это направление является одной из сторон тафономических исследований, тафономией на микроструктурном уровне. В настоящее время можно назвать лишь немного работ, в которых рассматриваются эти вопросы [56]. Здесь обращают на себя внимание многолетние экспериментальные исследования Ш. Грегуар по влиянию «диагенетических факторов» — пиролиз, воздействие воды и воздуха в различных условиях на сохранность структуры и состава органической и минеральной компоненты перламутрового слоя [1669].

Бытовавшие ранее представления о процессах перехода скелетных остатков в ископаемое состояние («выгнивание» органического вещества скелета, заполнение образовавшихся пустот новыми минералами и т. д.) не соответствуют действительности. Новые подходы к выявлению закономерностей палеоизации [253]

открывают представления о роли органических матриц скелета и твердофазных процессов, которые часто могут происходить еще при жизни организмов (см. 2.1).

Сходные проблемы стоят и решаются при микроструктурных исследованиях брахиопод — другой крупной группы «раковинных» беспозвоночных.

Раковины замковых брахиопод характеризуются исключительно кальцитовым, а не арагонитовым минеральным составом, и существенно меньшим набором микроструктурных типов, даже в сравнении с кальцитовыми раковинами моллюсков. В этом проявляется, несомненно, специфика биоминерализации у этих групп, что естественно, так как появление скелета у моллюсков и брахиопод происходило независимо и нельзя говорить о наследовании физиологического режима секреции. Вместе с тем, как показано [1411], у представителей обоих типов имеются одинаковые типы структур — гомоструктурность [1411]. Это свидетельствует о существовании общих закономерностей биоминерализации, что позволяет в принципе очертить возможные, реализуемые и запрещенные типы структурного проявления процессов. Для этого необходима выработка единой классификации типов микроструктур, основанной на общей теории биоминерализации, которая объясняла бы с единых позиций образование биоминералов и их морфологию от простейших до позвоночных.

Основополагающие исследования структуры раковин брахиопод проведены А. Вильямсом [2493], который ввел понятия секреторного режима в деятельности мантии, предложил первые схемы филогенеза наиболее распространенных групп на основе сходства структур и физиологическую интерпретацию их эволюционных изменений. А. Вильямс выделил группы со «стандартным» режимом секреции и с отклоняющимся режимом, обосновал понимание фиброзного слоя как продукта одноклеточной секреции, среди форм со «стандартным» режимом секреции выделил группы с трехслойной и двуслойной раковиной.

Микроструктурные исследования большого числа представителей, в частности крупнейших вымерших таксонов замковых и беззамковых брахиопод с карбонатным скелетом, увеличили разнообразие микроструктурных типов в раковинных слоях, поставили ряд интересных проблем, касающихся методических вопросов и эволюции структур.

Большинство таксонов замковых брахиопод обладает относительно однотипной структурой раковины, в строении которой основную конструктивную роль играет фиброзный, так называемый «вторичный», слой (рис. 62). Вместе с тем среди групп со стандартным режимом секреции у значительного числа таксонов различного ранга обнаружена значительная гетерогенность в строении фиброзного слоя. Внутри слоя установлены участки, построенные фибрами различной формы и пространственной ориентировки, выделяемые в качестве подслоев [466, 834, 1072 и др.]. Остается до конца невыясненной природа присутствующего у мно-

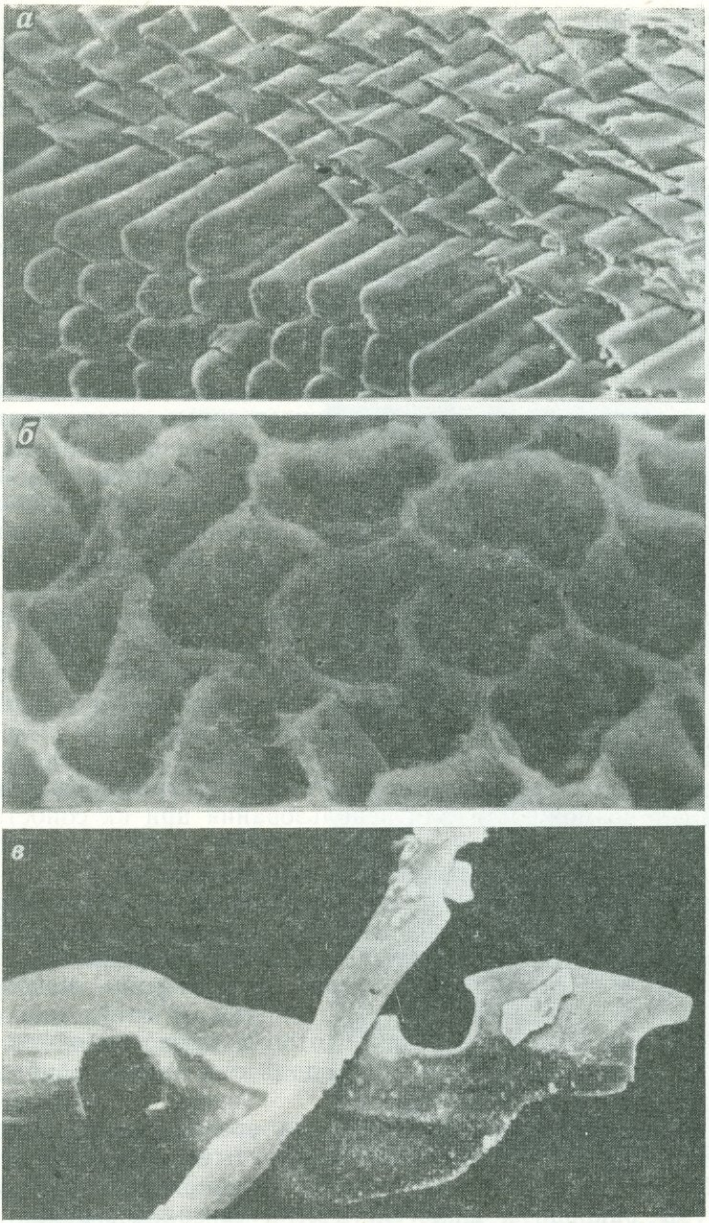


Рис. 62. Фиброзный слой раковин замковых брахиопод. *Hemithyris psittacea* (Gmelin) (*а*, *б*) и *Terebratulina retusa* L. (*в*). Баренцево море, современные. *Материал О. Н. Морозовой.*

а — внутренняя поверхность («мозаика») брюшной створки, вверху на сколе видны поперечные сечения пластинчатых фибр, ув. 700; *б* — органический матрикс фиброзного слоя после полной декальцинации раковины в растворе сульфата хрома; внутренняя поверхность брюшной створки, ув. 2000; *в* — две фибры разной толщины из одного кусочка брюшной створки. Препарат фибр получен при кипячении раковины в 30 %-ном растворе перекиси водорода, ув. 1000

гих форм слоя, облекающего изнутри стенку раковины и внутренние морфологические элементы [каллотеста, по 2425]. Согласно В. П. Камышану [466], каллотест гомоструктурен вторичному фиброзному слою и мог бы считаться его модификацией, но локализация в раковине позволяет рассматривать его в качестве самостоятельного слоя. Тесно связано с этим вопросом и выяснение особенностей структуры элементов замочного и ручного аппарата. По микроструктурному типу (фиброзной структуре) они принадлежат к той же секретной фазе, в течение которой образуется и «вторичный» слой стенки раковины. Однако слои, образующие элементы внутреннего строения раковины, по ряду признаков заметно отличаются от слоев ее стенки. При этом разные элементы (круры, наружные замочные пластины, срединная дорсальная септа, а также дельтидиальные пластины и замочный отросток) могут иметь существенные структурные отличия. В их строении участвуют слои нескольких генераций [466], при этом некоторые из слоев (например, медиотест) выделяются как самостоятельные структурные элементы. Образование этих слоев связано, вероятно, с наличием отдельных генеративных зон в локальных складках эпителия, которые формируют внутренние скелетные элементы.

По данным Т. Н. Грунт [277], у атиридид внутренние элементы скелета достаточно разнообразны: в составе замочных пластин и срединной септы могут присутствовать слои разной микроструктуры, не только фиброзные, но и гомоструктурные «первичному» и, возможно, «третичному» слоям стенки раковины. Это, несомненно, служит подтверждением существования локальных зон роста, связанных с элементами внутреннего строения раковин, что открывает возможности для использования при их сопоставлении у разных групп брахиопод представлений о физиологической гомологии, успешно применяемых к моллюскам.

Перспективны исследования раковинного вещества брахиопод и на ультраструктурном уровне. Так, у современных [715] и ископаемых [1222] ринхонеллид показана неоднородность строения фибр, которые считались до этого «сплошными» монокристаллами. В последние годы получены данные об отсутствии органического матрикса внутри фибр, которые представляются в виде закономерного сдвойникованного вдоль оси каждой фибры монокристалла кальцита (рис. 63).

Интересны и важны исследования специфических групп брахиопод, которые обладают «нестандартным» режимом секреции. Так, Т. Н. Смирновой прослежены закономерности изменений структуры раковин в филогенетически связанных родах тецидеидей [968]: редукция слоев и перестройка их микроструктуры; изменения происходят независимо в брюшной и спинной створках. По меньшей мере в двух отношениях необычна структура раковин давидсониаций и строфоменаций [36] — по наличию слоев специфического перекрещенно-листового типа (crossed bladed) и по присутствию «псевдопористости», которая имеет разное струк-

турное выражение у разных групп этих организмов. Интересны также новые данные о структуре фосфатных раковин беззамковых брахиопод [1782].

Изучение структур раковин брахиопод, среди которых много вымерших крупных групп, более всего перспективно в историческом аспекте. Получаемые данные имеют значение для выяснения филогенетических отношений внутри типа, для решения актуального вопроса о его таксономической однородности или неоднородности на уровне высших таксонов, а также для разработки более общей проблемы — познания особенностей и причин разнообразия структурного выражения процесса биоминерализации.

Характеристики микроструктуры скелета беспозвоночных становятся обязательной составной частью описаний таксонов различного ранга и филогенетических построений. Степень и уровень их использования в исследованиях разных групп различны, но интенсивно возрастают.

Данные о микроструктуре раковин фораминифер успешно используют в систематике. Изучение процесса обызвествления раковины в онтогенезе некоторых форм показало, в частности, что

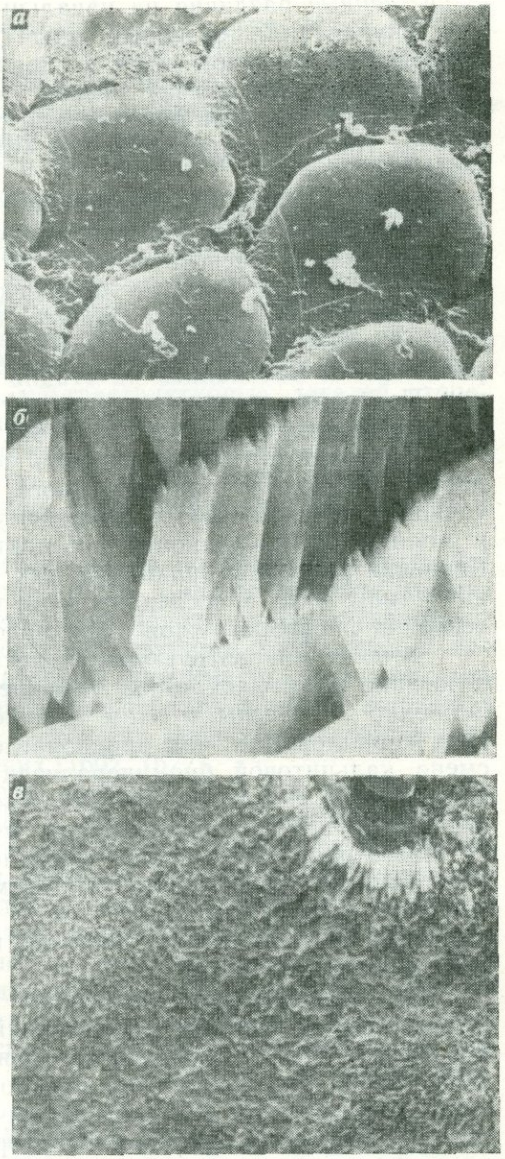


Рис. 63. Микроструктура слоев раковины брахиоподы *Terebratulina retusa*. L., Баренцево море, современные. *Материал О. Н. Морозовой.*

а — внутренняя поверхность раковины, фиброзный слой, ув. 2100; *б* — фибра со следами травления по плоскостям двойникования, расположенным косо к ее продольной оси, ув.5700; *в* — структура первичного слоя, ув. 1000

существенные различия на начальных стадиях минералообразования (нуклеация, первичный рост) у различных таксонов могут приводить в конечном итоге к образованию идентичных структур.

Весьма важны для построения общей системы саркодовых данные о вероятной филогенетической смене при образовании их раковины типов минерализации от «индуцируемой» к «матрицируемой» [54, 55, 1749].

Вполне вероятно, что особенности эволюции биоминерализации и смены ее типов удастся установить при изучении структуры скелета низших беспозвоночных (губок, археоциат, кишечнополостных), как и древнейших моллюсков, брахиопод, членистоногих и иглокожих. Интеграция процесса биоминерализации со скелетообразованием происходила, по-видимому, во многих группах параллельно и начиналась на стадии «индуцируемой» минерализации. Подтверждения этому содержатся в исследованиях структуры скелета археоциат и губок [54, 2186].

В развитии структуры раковин моллюсков и брахиопод наблюдается переход от одноклеточного (внеклеточного и внутриклеточного, спикульного) к тканевому типу секреции. При этом у моллюсков эволюционно перспективным оказался второй тип. Секреция раковины брахиопод, как полагают, происходит по первому типу, хотя в последние годы появились данные о тканевой секреции фиброзного слоя у брахиопод (см. рис. 62).

Изучение микроструктуры скелета кораллов также показывает сочетание различных типов биоминерализации [1799, 2304, 2305]. Особенно интересны в этом отношении исследования палеозойских кораллов, так как предполагается, что у них происходила смена кальцитовой биоминерализации на арагонитовую, что не наблюдается среди других организмов и наводит на мысль о независимом приобретении скелета мезозойскими склерактиниями.

Много проблем возникает и при изучении микроструктуры скелета мшанок, обладающих большим разнообразием ископаемых представителей. Известные в этой области работы [2179 и др.] рисуют сложную картину сочетания примитивных и специализированных микроструктур.

Для членистоногих характерна весьма сложная внутренняя организация скелетных образований при относительно простой микроструктуре их собственно минеральной фазы [1993, 2098, 2394, 2507]. Есть основания предполагать, что специальные исследования помогут выяснить различия в микроструктуре интегумента у морских и пресноводных форм, что может оказаться важным при изучении палеоэкологии ряда древних групп водных членистоногих.

Биоминерализация скелета иглокожих весьма специфична и резко отличается от биоминерализации других беспозвоночных сочетанием эпителиальной и мезодермальной секреции, тканевого и одноклеточного (спикульного) типов минерализации, сложностью внутренней организации (стереом) скелетных элементов и простотой их кристаллографической структуры, где каждый элемент

независимо от сложности морфологии представляет собой оптический монокристалл [2006, 2030, 2183, 2392]. Приведенные особенности, а также большое разнообразие крупных таксонов ископаемых иглокожих делают исследования структуры скелета этих организмов весьма перспективными и важными.

Структурные исследования в палеонтологии включают изучение не только первичноминерализованных остатков скелета, но и кутикулярных остатков, не имевших или имевших прижизненно очень незначительное количество минеральной фазы, а также изучение строения органической фазы после его деминерализации.

Очень интересные результаты получены А. Урбанеком [2409, 2411, 2412], изучающим структуры скелета граптолитов на ультраструктурном уровне. А. Урбанек установил не только исключительно хорошую сохранность ультраструктурных деталей строения оболочки ордовикских, силурийских и девонских граптолитов, но также обосновал их биологическую принадлежность и таксономический статус, разработал на совершенно новой основе систему и проследил важнейшие закономерности эволюции этих организмов.

Следует упомянуть еще исследования по ультраструктуре челюстей полихет — сколекодонтов [1622], а также обратить внимание на перспективность изучения деминерализованных скелетных остатков, сохраняющих органические матрицы, коллагеновые нативные фибриллы с их характерной поперечной исчерченностью, специфичной для таксонов различного ранга и обнаруживаемой в ископаемом состоянии как в скелетах позвоночных, так и беспозвоночных, в том числе низших [1602, 1622].

Использование методики ультратонких срезов и изучение декальцифицированного скелетного материала с помощью электронных микроскопов высокого разрешения открывают все новые возможности в детальнейшем изучении тончайшего его строения.

Структурные (палеогистологические) исследования находятся на магистральном пути развития современной палеонтологии. Они стали уже неотъемлемой частью палеонтологических работ, и задача состоит не только в дальнейшем накоплении фактических данных, но и в их обобщении в целях дальнейшей разработки таксономических, филогенетических, палеоэкологических и других проблем.

2.4. ПАЛЕОГИСТОЛОГИЯ СКЕЛЕТА ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

В ископаемом состоянии обычно сохраняются минерализованные скелетные остатки позвоночных. В их число, помимо костей, могут входить рога, волосы, кератиновые зубы, плавниковые лучи, скорлупа яиц и др. Случаи же фоссилизации мягких тканей крайне редки и в основном отмечаются у плейстоценовых животных. Иногда сообщается о подобных находках среди палеозойских форм — например, о сохранении покровов у позднеперм-

ского дейноцефала *Estemmenosuchus uralensis* [1144], но эти данные представляются спорными.

Первоочередной задачей палеонтологических исследований обычно является выяснение природы самих находок и определение их таксономической принадлежности. Однако по мере накопления таких сведений естествен переход к их классификации, филогенетическому осмыслению и использованию в построения палеонтологических рядов форм, т. е. форм, связанных геохронологической и морфологической последовательностью.

В течение последних 30 лет палеогистологические исследования позвоночных все чаще связывают с общей проблемой эволюционных преобразований тканей в животном мире. Эта проблема прямо влияет на решение вопроса о специфике эволюции тканевого уровня организации по отношению к органному и возможности создания естественной системы тканей на филогенетической основе.

Дискуссии в палеонтологии затрагивают широкий круг вопросов происхождения крупных таксонов позвоночных: положение круглоротых и челюстноротых в системе, их связи с древними рыбообразными, пути эволюции хрящевых рыб, хрящевых ганоидов, двоякодышащих, кистеперых, низших тетрапод и т. д. Уровневый и филогенетический аспекты взаимосвязаны, поскольку от правильности построения филогенетических рядов позвоночных зависит во многом объективность выводов о характере перестроек тканей в эволюции и соответственно о специфике их исторического развития. Однако наличие конвергенций и параллелизмов нередко затушевывает истинное родство организмов.

Работы У. К. Вильямсона [2494, 2495] — одно из наиболее ранних и тщательных исследований костной ткани у современных и ископаемых рыб, в результате которого выделены несколько типов микроскопического строения их чешуй. Костная ткань костистых рыб изучалась также А. Келликером [1840, 1841, 1842], впервые описавшим у них бесклеточную костную ткань и полагавшим, что наличие или отсутствие остеоцитов можно использовать как важный признак в их систематике.

Первые шаги в решении проблемы тканевой эволюции были предприняты Э. Геккелем в 70—80-х годах прошлого столетия, когда он попытался распространить исторический подход на гистологию. Однако усилия Э. Геккеля не увенчались успехом прежде всего из-за недостаточной изученности тканей в разных типах животного мира и отсутствия необходимых сведений об особенностях их гистогенезов. Гистология долго развивалась преимущественно в области медицины, внимание ее было сосредоточено на изучении тканей человека и рецентных групп позвоночных. Естественно, что и классификация тканей позвоночных была первоначально разработана на рецентном материале. После неудачной попытки Э. Геккеля подвести филогенетическую основу под гистологию предпринимались лишь отдельные исследо-

вания тканей позвоночных в эволюционном аспекте [1630, 1656, 1732, 1835, 2176, 2334, 2342].

Двадцатые — шестидесятые годы нашего столетия — новый этап в изучении тканей позвоночных и прежде всего скелетных тканей, представляющих наибольший интерес с позиций палеонтологии.

В это время появляются фундаментальные труды Ф. Вайденрайха [2459—2463 и др.] и В. Гросса [1676, 1677], в которых приведены классификации «твердых» тканей позвоночных, основанные на особенностях гистогенезов. Гистология ископаемых бесчелюстных, рыб и тетрапод в связи с решением вопросов их филогении все чаще обсуждается в отечественной литературе [125, 127, 761, 1393—1397 и др.].

Особо следует выделить работу А. В. Румянцева [894], который с позиций теории филэмбриогенеза А. Н. Северцова [926] попытался создать целостную концепцию эволюции хрящевой и костной ткани на основе анализа накопившихся сведений по гистогенезу эндо- и экзоскелета у рецентных и ископаемых позвоночных. Эта книга, опубликованная спустя 11 лет после смерти автора, была написана, когда палеонтология еще не располагала достаточным палеогистологическим материалом. Тем не менее рассмотренные в ней вопросы эволюционной гистологии и общая картина гистогенезов не утратили актуальности и в наше время.

В опубликованной в середине нашего столетия сводке Т. Эрвига [2033] приведена новая, существенно более детальная, чем прежние, классификация скелетных тканей ископаемых позвоночных и методика их исследований, предпринята попытка объяснения особенностей гистогенезов дентиновых и костных тканей у бесчелюстных и рыб, а также описаны эндоскелетные твердые ткани нетелеостомных рыб и некоторых ганоидов. Этот труд положил начало многолетним и весьма плодотворным исследованиям в области эндо- и экзоскелетных тканей низших позвоночных.

Общее число публикаций по скелетным тканям (в основном ископаемым) в течение 20—60-х годов XX в. насчитывает более 140 наименований [2035]. Наряду с накоплением фактического материала в этот период были уточнены классификация, природа и место образования, выяснены основные закономерности минерализации твердых тканей, усовершенствована методика лабораторных гистологических исследований. Результаты этих работ нашли отражение в трех томах справочного издания «Основы палеонтологии» (1962—1964 гг.), посвященных ископаемым позвоночным. Здесь прослежены эволюционные преобразования скелета у разных групп животных, введены гистологические характеристики в систематику ряда групп, в особенности рыбообразных и рыб. Рассматриваемая сводка послужила источником для дальнейшего развития эволюционного подхода к оценке гистологических преобразований в истории позвоночных [185] и его практического использования в стратиграфических целях.

Современные методики исследования субфоссильных и ископаемых тканей описаны в ряде работ [793, 1972, 2033, 2035, 2042 и др.]. Они предусматривают изготовление шлифов и (или) после декальцификации ткани — срезов на микротомах, изучаемых под биологическим и поляризационным микроскопами, применение электронной микроскопии, рентгеновского анализа и микрорадиографии. Применение этих методик позволяет изучать ткани на микро- и ультраструктурном уровнях [1957, 2038, 2039, 2041—2044, 2107, 2134, 2135 и др.], прослеживать происхождение однотипных тканей в разных группах и создавать сравнительные модели гистогенезов. В течение последних 10—15 лет появились новые классификации костных, дентиноподобных, гиперминерализированных эмалеобразных и эмалевых тканей [2038, 2039, 2041—2044, 2134, 2135, 2162—2167]. Список наиболее важных работ в данной области опубликовал Т. Эрвиг [2043].

Сохранность тканей в ископаемом состоянии позволяет не только проследить многие детали их первоначальной структуры, такие, как полости клеток, канальцы-отростки клеток, коллагеновые волокна, положение кровеносных сосудов, нервов и соединительных волокон, обычно заполненных вторичным веществом, но также использовать метод тройного параллелизма для решения многих спорных вопросов эволюции скелетных образований. Характеристики основных типов тканей позвоночных, встречающихся в ископаемом состоянии, представлены на табл. 2—5.

Согласно Ф. Ж. Менье [1948], фактический материал, накопленный неонтологами и палеонтологами, свидетельствует об отсутствии существенных различий между скелетными тканями у современных и ископаемых позвоночных: основные типы тканей остаются теми же, как и клетки, которые их продуцируют. Однако, очевидно, что у современных форм нет существовавших ранее, по данным Т. Эрвига [2033, 2035], нескольких разновидностей дентина и аспидина.

Теория биологической минерализации рассмотрена применительно к позвоночным животным во многих работах [1780, 1928, 1929, 1973, 2033, 2034 и др.]. Поэтому мы остановимся лишь на основных ее положениях, касающихся процессов обызвествления и окостенения.

Исходно такие твердые ткани, как костные, дентин и эмаль, образованы кристаллами фосфорнокислых солей — гидроксиапатита, который при фоссилизации переходит в более устойчивый фторапатит. Установлено, что обызвествление основной органической массы может протекать двумя различными путями: сферическим (шаровым) и инотропным (однородным). Но в настоящее время нельзя с полной уверенностью сказать, какой из этих путей был первичным. Т. Эрвиг [2033, 2035] полагал, что исходным следует признать сферическое обызвествление. М. А. Мосс [1972] же считал более примитивной инотропную кристаллизацию.

Согласно Т. Эрвигу [2033, 2035], механизм формирования твердых тканей у разных хордовых протекал примерно так же,

Таблица 2

Дентин и дентиновые твердые ткани

Типы ткани	Определение	Синонимы	У каких групп позвоночных встречаются
Дентин (метадентин или подлинный дентин)	Образован пластинками, состоящими из коллагеновых волокон, между которыми расположены дентиновые канальцы («отростки Томеса»). Онтогенетически связан с поверхностной частью кориума и эпидермисом. Формируется на границе поверхностного (экто- или эндодермального) эпителия с мезодермой (эктомезодермой) отступающими одонтобластами, которые не включаются в ткань. Состоит главным образом из фосфорнокислых солей кальция — 67 %, других неорганических соединений — 5 % и органического вещества — 28 %. В развитии дентина различают [2035] три стадии: 1) мезодентин — примитивная стадия, 2) семидентин — более развитая стадия и 3) метадентин (подлинный дентин) — высшая стадия		
Дентиновые ткани			
I. Остеодентин [2388]	Состоит из мантийного или паллиального дентина в поверхностных слоях и трабекулярной твердой ткани в пульпарной полости. По структуре и онтогенезу родственен костной ткани с первичными остеонами	Сосудистый дентин; слоистая кость периосты; трабекулярный дентин; синдентин; балковый дентин	В зубах многих эласмобранхий и некоторых актиоптеригий
II. Ортодентин [2461]	Состоит из внешнего слоя мантийного или паллиального дентина и внутреннего слоя околопульпового дентина. Последний представляет собой увеличенный дентеон [2035]	Покрывающий дентин; пульпарный дентин; нормодентин; псевдодентин	В чешуях телодонтов, в верхнем слое панциря гетераспидных; в зубах и кожном скелете костных рыб; в зубах тетрапод и палеозойских эласмобранхий

Продолжение табл. 2

Типы ткани	Определение	Синонимы	У каких групп позвоночных встречаются
А. Плицидентин или складчатый ортодентин [2388]	Ортодентин, заходящий в область пульпы зуба почти вертикально расположенными складками		В зубах рипидистий (среди кистеперых рыб), лабиринтодонтов, некоторых ихтиозавров и актиноптеригий
Б. Вазодентин [2388]	Односторонне растущий ортодентин, пронизанный сетью кровеносных капиллярных сосудов		В зубах некоторых костистых рыб
В. Космин [2034]	Состоит из паркета ортодентиновых кожных зубов, слившихся в сплошной поверхностный слой. Между кожными зубами базально расположены слизистые каналы. Известна разновидность косминовых чешуй, на поверхности которых развит слой паркета ортодентиновых кожных зубов	Паркет кожных зубов (Hautzahnparkett)	Верхний слой на кожных костях кистеперых рыб (пороленид и остеолепид) и дипной
III. Мезодентин [2034]	Содержит клетки, замкнутые в твердой ткани по типу остеобластов. Имеются мезодентеоны более примитивные, чем дентеоны в остеодентине [2038, 2039] и промежуточные зоны костной ткани. Дентиновые канальцы образуют сеть, нередко расширяясь на подобие полостей остеобластов. Различают мантийный мезодентин и остеодентин [2035]	«Stranggewebe» в кроне чешуй акантодов	В верхнем слое панциря остеостраков, в кроне чешуй телодонтов (отряда Kataporida); на кожных костях некоторых плакодерм (гомостиид, акантоторацид); в кроне чешуй акантодов; наиболее древних эласмобранхий (*Elegestolepis*)

А. Мезодентиновый «космин»; описан [1679] наименование предложено В. Н. Талимаа	Образован паркетом кожных зубов, состоящих из мезодентина		В верхнем слое панциря остеостраков (трематаспид)
IV. Семидентин [2033, 2039]	Содержит замкнутые склеробласты (униполярные клетки [1679] грушевидной формы с одним длинным отростком). Образует одонтоды, простые и сложные, растущие суперпозиционно. Различают мантийный семидентин, остеосемидентин и ортосемидентин [2039]	Решетчатая кость (Siebknochen); крибриформная кость	В одонтодах кожных костей ренанид, петалихтиид и примитивных артродир; на гналиях плакодерм и сочленовых участках кожных костей антиарх
V. Бесканальный дентин [2209]	Дентиновая ткань без канальцев и полостей клеток		В основании зубов *Pucapristis*
VI. Плеромин [2038]. Васкулярный сосудистый плеромин	Сборный термин для группы твердых гипер-минерализированных тканей, отличающихся от эмалеподобных тканей особенностями роста и местом появления. Типичные признаки: отсутствие слоистости, наличие очень длинных дентиновых каналов, формируемых плеромобластами в процессе продолжительного роста [2042]	Плеромовый дентин; плеромовая (заполняющая) твердая ткань; прорастающий дентин («Wucherdentin»); вторичный дентин; трабекулярный дентин; врастающий плеромин; сильно минерализованный синдентин и др. [2035, 2038, 2042]; внутрипанцирный дентин [751]; петродентин [2297]	У гетерострако в (псаммостеид); в зубных пластинах артродир (птиктодонтид), голоцефалов и дипной

Таблица 3

Эмаль и эмалеобразные ткани

Типы ткани	Определение	Синонимы	У каких групп позвоночных встречается
Эмаль	Гиперминерализированная твердая ткань, формируемая амелобластами эктодермального происхождения. Состоит из кристаллов апатита (у млекопитающих из гидроксиапатита), сложенных в серии призм. Химический состав: фосфорнокислые соли кальция — 90 %, другие неорганические соединения — 7 %, органическое вещество (кератин) — 0,4 %.		Присутствует только у наземных позвоночных:
	Эволюция эмали включает [1973]: синусоидальный (sinusoidal) тип;		у парамаммалий и маммолоидных рептилий;
	пилообразный («saw—tooth») тип;		у примитивных триасовых и юрских млекопитающих;
	призматический (prismatic) тип		у марсупиалий и плацентарных млекопитающих
Эмалеподобные ткани	Разновидности дентина, выполняющие функции эмали. Отличаются высокой гиперминерализацией; имеют отчасти мезодермальное происхождение		
I. Дуродентин [2229—2231]	Дентин, в котором в результате интенсивного обызвествления коллаген постепенно исчезает. Характерны высокое светопреломление, большая твердость и призматическая или псевдопризматическая структура. Могут присутствовать очень тонкие дентиновые канальцы	Витродентин, мезодермальная эмаль, эмаль на ранней филогенетической стадии развития	На поверхности чешуй телодонтов, одонтод гетеростраков, зубов и чешуй эласмобранхий; зубов и кожных костей кистеперых рыб; в кроне чешуй акантодов; на поверхности панциря остеостраков

II. Ганоин [1255]	Полностью лишен пучков волоконцев; кристаллики ориентированны перпендикулярно внешней поверхности	Синонимы многочисленные [см. 2033, 2041]	В чешуях и кожных костях многих ископаемых актиноптеригий; в зубах актиноптеригий
III. Акродин [2036, 2041, 2042]	Сильно гиперминерализованная эмалевидная ткань. Известны разновидности: 1) акродин с плетеной текстурой; 2) акродин с параллельной текстурой; 3) акродин с перекрестной текстурой	Эмалевидный колпачок; тектодентин; трубчатая эмаль; эмаледентин; измененный дентин; кроны зуба; мезодермальная эмаль и др. [2041]	На поверхности зубов многих ископаемых актиноптеригий
IV. Эмалеподобная ткань зубов эласмобранхий [2134]	Сильно минерализованная эмалевидная ткань, состоящая из кристаллитов флуорапатита. Различают разновидности: 1) «эмаль» блестящего слоя; 2) «эмаль» единичных кристаллитов; 3) «эмаль» параллельно-волокнистая; 4) «эмаль» спутанно-волокнистая	Плакоидная эмаль; фибродентин; витродентин; дуродентин; терминальный дентин; мезодермальная эмаль; эмалеподобная ткань; модифицированный дентин; мантийный дентин	Зубы эласмобранхий
V. Трубчатый дентин [1975]; плеромовая твердая ткань [2035]	Характеризуется наличием системы каналов, параллельных друг другу и перпендикулярных к трущей поверхности остеодентиновых зубов, выполняющих функцию дробления пищи		У эласмобранхий — в зубах птиходонтид, некоторых гибодонтов и брадиодонтов

Таблица 4

Классификации костной ткани

Классификация Ф. Вайденрайха [2459, 2460, 2462]

Типы ткани	Характерные особенности	У каких групп позвоночных встречается
I. Волокнистая (грубоволокнистая) кость (Faserknochen)	Коллагеновые волокна образуют мощные пучки	Преимущественно у рыб и амфибий, в конечностях большинства ископаемых рептилий
II. Скорлуповая (пластинчатая) кость (Schalenknochen)	Коллагеновые волокна тонкие, расположенные в виде параллельных пучков	У амфибий (стегоцефалов), рептилий и млекопитающих
III. Смешанный тип (Gemischter Typus)	Во многих местах грубоволокнистая и скорлуповая кость сцеплены друг с другом, причем в одних случаях преобладает первая, а в других — вторая	У низших и высших позвоночных (в экзо- и эндоскелете)

Классификация В. Гросса [1676]

Типы ткани	Разновидности	У каких групп позвоночных встречается
I. Периостальная кость (Periostknochen-Faserknochen		См. выше, по Ф. Вайденрайху
	1. Образующая скульптурный слой	
	2. Изопедин	В базальном слое костей гетеростраков, остеостраков плакодерм, саркоптеригий (кистеперых и дипной), некоторых ранних эласмобранхий
	3. Волокнистая кость швов	
	4. Зонарная периостальная кость	В длинных костях тетрапод
II. Остеонная кость (Osteonknochen-Schalenknochen		См. выше, по Ф. Вайденрайху

Продолжение табл. 4

Классификация А. Риклеса [2162]

Типы ткани	Характерные признаки	Синонимы
Костные субстанции (Substance osseuses)		
I. Волокнистое костное вещество периостального происхождения (Substance osseuse fibreuse d' origine périostique)	Периостальное костное вещество	«Geflechartiger Faserknochen» [2462]; «Periostknochen» (част.) [1676]; «os primaire» [1859]; «woven coarsely bundled bone» (част.) [2108]; «woven bone», «fine cancellous bone» (част.) [1553]; «woven bone», «fibrous bone», «coarsely fibered bone» [1554]; «woved fibered bone» [2296]
II. Ламеллярное или псевдоламеллярное костное вещество периостального происхождения (Substance osseuse lamellaire ou pseudo-lamellaire d' origine périostique)	То же	«Systeme fondamental externe», «Lamelles générales» (aut.); «Periostknochen» (част.) [1539, 1540 1676], в частности «osso periostale omogeno» [1270], «parallel fibered coarsely bundled bone» [2108], «lamellar bone», «parallel-fibered bone», «pseudo-lamellar bone» [1554]; «surface bone» [2296]; «pseudo-haversian systems» [1967]; «lamelläre + parallelfasering Knochengewebe» (част.) [2217]; «Schalenknochen» (част.) [2462], в частности-«lamellärer + parallelfaseringer Schalenknochen» [2462], «primarer Osteonknochen» [1676], «ostéones d' addition» [2097], «parallel fibered + lamellar finely bundled bone» [2108], «primary osteon» [2296] non [1972]
III. Первичное внутреннее ламеллярное или псевдоламеллярное костное вещество (Substance osseuse lamellaire ou pseudo-lamellaire primaire d' origine interne)	Глубинное костное вещество или остеоны	
IV. Вторичное внутреннее ламеллярное или псевдоламеллярное костное вещество (Substance osseuse lamellaire ou pseudo-lamellaire secondaire d' origine interne)	То же	«Systemes de Haverse» (s. s.), «Markknochen» (част.) [1539, 1540]; «Schalenknochen» (част.) [2462]; «sekundäre Osteonknochen» [1676]; «haversian» [1555]; «haversian bone» [1553], «secondary osteones» [2296]; «osteons de remplacement» [1859]; «ostéones de substition» [2097]
Костные ткани (Tissus osseux)		
Костные ткани «компакты» (Tissus osseux des «compacta»)		
Первичные костные ткани (Tissus osseux primaires)		
1. Периостальная ламеллярная или псевдоламеллярная, лишенная сосудов (lamellaire ou pseudo-lamellaire periostique avasculaire)		«Non vascular bone» [1553, 1555]

Продолжение табл. 4

Типы ткани	Характерные признаки	Синонимы
2. Периостальные ламеллярные или псевдоламеллярные с первичными васкулярными каналами (lamellaires ou pseudo-lamellaires periostiques a canaux vasculaires simples)	Пластинчато-зонарные ткани	«Zonarer Periostknochen» (част.) [1670]; «osso periostale omogeno massivo» [1270]; «Lamellar, Type I» [1591, 1592]
3. Периостальная ламеллярная или псевдоламеллярная с первичными остеонами (lamellaires ou pseudo-lamellaires periostiques a ostéones primaires)		«Zonarer Periostknochen (част.) [1676]; «osso stratificato» [1270]; «primary vascular bone» (част.) [1553, 1555]; «surface bone + primary osteons» [2296]; «Lamellar, Type I» [1591, 1592] «Granular bone» [1673]
4. Периостальная волокнистая, лишенная сосудов (fibreux périostiques avasculaires)		
5. Периостальная волокнистая с простыми васкулярными каналами (fibreux périostiques a canaux vasculaires simples)		«Fine cancellous bone» (част.) [1553]; «os primaire» (част.) [1859]
6. Периостальная волокнистая с первичными остеонами (fibreux periostiques a ostéones primaires)		«Gross- und feingebündelte Grundsubstanz», «gemischter Typus» (част.) [2462]; «Mischknochen (част.) [1676]; «finely and coarsely bony-mixed type» (част.) [2108]
Подразделения:		
а. Волокнисто-ламеллярная с рассеянными в продольном направлении первичными остеонами (fibro-lamellaire a ostéones primaires longitudinaux dispersés)		«Os crible» [2160]; «interstutial woven bone with lontudinally primary osteons» [1553]
б. Волокнисто-ламеллярная с расположенными продольно концентрическими слоями первичных остеонов (fibro-lamellaire a ostéones primaires longitudinaux disposés en nappes concentriques)		?«Laminar bone» (част.) [sensu 1553] [non 1474, 1475, 1676]
в. Волокнисто-ламеллярная с продольно расположенными в виде радиальных нитей первичными остеонами (fibro-lamellaire a ostéones primaires longitudinaux disposés en files radiares)		«In toto concentrico Knochen» [1629, 1946]; «laminar bone, Type II» [1592]; «laminaren Periostknochen» [1676]; «in toto concentrico osseo» [1629, 1630]; «laminar bone [sensu 1474, 1475, 2360]; «woven bone + primary osteons» [2296]; «tissu primaire laminaire» [2160]

Продолжение табл. 4

Типы ткани	Характерные признаки	Синонимы
Подразделения:		
г. Волокнисто-ламеллярная с продольными и циркулярными первичными остеонами (fibro-lamellaire a ostéones primaires longitudinaux et circulaires)		
д. Волокнисто-ламеллярная с продольными и радиальными первичными остеонами fibro-lamellaire a ostéones primaires longitudinaux et radiaires)		
е. Волокнисто-ламеллярная с циркулярно удлиненными и правильно радиальными первичными остеонами (fibro-lamellaire a ostéones primaires longitudinaux circulaires et radiaires régulieres)		«Primary vascular bone-plexiform» (част.) [1555 non 1593]; «plexiform bone» (част.) [1553]; «laminaren Periostknochen» [1676]; «Laminar bone», «Type II» [1592]; «tissu plexiforme» [2160]
ж. Волокнисто-ламеллярная с косыми и неправильными первичными остеонами (fibro-lamellaire a ostéones primaires obliques et irregulaires)		«Primary vasculair bone-reticular» (част.) [1555]
Вторичные костные ткани (Tissus osseux secondaires):		
1. Компакта с вторичными остеонами — гаверсовыми системами (Compacta a ostéones secondaires haversiennes)		
а. Кортикальная костная ткань с рассеянными вторичными остеонами (Tissu osseux cortical a ostéones secondaires disperses)		«Irregular haversian» [1555]
б. Кортикальная костная ткань со смежными или налегающими друг на друга вторичными остеонами (Tissu osseux corti cal a ostéones secondaires contigus ou suporposés)		«Os haversen» (aut.); «dence haversian» [1555]; «haversian bone» «Type III» (част.) [1591]; «sekundäre Osteonknochen» [1676]
в. Костная ткань глубокого кортекса с большими незаконченными вторичными остеонами (Tissus osseux du cortex profund a ostéones secondaires inachevés)		«Schalenknochen» (част.) [2462]; «Markosteon» (част.) [1676]; «Markknochen» (част.) [1539, 1540]; «haversian secondary bone tissue (endosteal)» [1555]; «Ostéone endosteal» [2160]

Продолжение табл. 4

Типы ткани	Характерные признаки	Синонимы
2. Компакта перимедуллярная негаверсовая (Compacta perimédullaire non haversiennes)		
а. Вторичная ламеллярная и псевдоламеллярная костная ткань перимедуллярного происхождения (Tissu osseux lamellaire et pseudo-lamellaire secondaire d' origine perimedullaire)		«Lamelles générales internes», «systeme fondamental interne» (aut.); «Markknochen» (част.) [1539, 1540]; «Markosten» (част.) [1676]; «haversian secondary bone tissue (endosteal)» (част.) [1553] «Secondary bone tissue (endosteal)» (част.) [1555]; «compacted cancellous bone» [1553]
б. Компактно разрушенная спонгиоза (Spongiosa rendue compacta)		
Костные ткани спонгиозы (Tissus osseux des Spongiosa)		
Первичные костные ткани (Tissus osseux primaires):		
1. Спонгиоза периостального или дермального происхождения (spongiosa d' origine periostique ou dermique)		«Faserknochen» (част.) [2462]; «Periostknohen» (част.) [1676]; ? «os primaire» (част.) [1859]; «woven bone» (част.) [2296]; «fine cancellous intramembranous bone» [2108]; «(periostal) fine cancelolos bone» [1553]
2. Спонгиоза эндостального происхождения (Spongiosa d' origine endostale)		
а. Первичная трабекулярная эндостальная спонгиоза (Spongiosa endostéale primaire trabéculaire)		«Schalenknochen» (част.) [2462]; «Markknochen» (част.) [1539, 1540]; «(endostral) fine cancellous bone» [1553]
б. Первичные эндостальные остеоны (Ostéones primaires endostéaux)		«Schalenknochen» (част.) [2462]; «Markknochen» (част.) [1539, 1540, 2497]; «Markosten» (част.) [1676]; «Osteonknochen» (част.) [1676]; «proto-haversian primary osteons» [1555, 1556]
3. Спонгиоза энхондрального происхождения (Spongiosa d' origine enchondrale)		«primary trabeculae» [1691]; «fine cancellous enchondral bone» (част.) [2108]
Вторичные костные ткани (Tissus osseux secondaires)		
1. Эндостео-энхондральная спонгиоза (Spongiosa endostéo-enchondrale)		«Secondary trabeculae» [1691]; «(endostal) coarse cancellous bone» (част.) [1553]; «os «loipochondral» [1642, 1643]; «fine cancellous enchondral bone» (част.) [2108]

Продолжение табл. 4

Типы ткани	Характерные признаки	Синонимы
2. Губчато разрушенный глубокий кортекс (Cortex profonde rendu spongieux) 3. Полностью вторичная эндостальная спонгиоза (Spongiosa endostéale secondaire en totalité)		«Cancellous bone . . . by conversion from campact bone» [1554] «Schalenknochen» [2462]; «(endosteal) coarse cancellous bone» [1533]; «coarse cancellous» [2108]

Примечание. Костная ткань представляет собой продукт дифференциации мезенхимы, характеризуется парой специфических костных элементов — остеобластами и остеокластами, а также основным обызвествленным волокнистым веществом, минеральная фаза которого состоит преимущественно из гидроксиапатита.

Таблица 5

Некоторые типы костных тканей, не вошедшие в классификацию А. Риклеса (см. табл. 4) и широко представленные у ископаемых и рецентных позвоночных

Костная ткань	Характерные признаки	У каких групп позвоночных встречаются
Аспидин [1676]	Разновидности примитивной костной ткани 1) бесклеточный аспидин — тонкие канальцы образованы отростками клеток отступающих аспидинобластов 2) более развитый аспидин, содержащий клетки аспидинобластов, включенные в слои трабекул	В основании чешуй телеодонтов и эласмобранхий; в панцире древних гетеростраков и анаспид; в панцире более поздних гетеростраков
Плеромоаспидин [2035]	Видоизмененная костная ткань, вторично лишенная остеоцитов	У некоторых гетеростраков (псаммостеид)
Бесклеточная костная ткань [1555]	Видоизмененная костная ткань, вторично лишенная остеоцитов	В скелете многих костных рыб; у позднедевонских остеостраков; в чешуях некоторых акантодов
Цемент и цементоподобная ткань	Высокоспециализированный тип кости	У млекопитающих вокруг корней и в коронке зубов; у химер на форингиальных зубах

как у предковой группы беспозвоночных организмов: кристаллизация развивалась в мезодерме сферическим путем. На смену этому пути пришло инотропное образование твердых тканей, типичное для большинства позвоночных, где необходимым элементом гистогенеза являются активные склеробластовые клетки. Последние выделяют особые коллагеновые нити, взаимодействующие с ионами кальция и фосфора и дающие начало ориентированным по ним ядрам кристаллов апатита.

Обызвествление чешуй у современных костных рыб происходит путем инотропии [1948]. Сферическая кальцификация встречается у них крайне редко и обнаружена пока лишь в периферийной части чешуй Salmo и некоторых других рыб.

Развитие и структура костной ткани. Гистогенез костной и дентиновой тканей, а также замещение хрящевой ткани костной в эндоскелете изучены достаточно детально [185, 190, 894, 1129, 2462, 2463, 2073].

Формирование грубоволокнистой костной ткани (см. табл. 6) начинается обособлением остеогенных участков в мезенхиме, увеличением количества и толщины коллагеновых волокон. Далее следует разрастание последних и превращение мезенхимного вида клеток в клетки с маленькими отростками — остеобласты. Возникновение коллагеновых волокон между остеобластами приводит к их замуровыванию, однако полностью связь между соседними клетками не прерывается, так как они соединяются друг с другом своими отростками. Вместе с набуханием и гомогенизацией волокон в основном веществе развивающейся ткани появляются соли кальция и начинается процесс обызвествления, что приводит к обособлению периоста.

Дифференцировка пластинчатой костной ткани в онтогенезе (см. табл. 6) происходит позднее, чем грубоволокнистой, причем ее формирование обусловлено наличием определенным образом ориентированных кровеносных сосудов, вокруг которых параллельно располагаются коллагеновые волокна, образующие концентрические пластины. В пределах этих пластин (между волокнами) накопляется цементирующее их основное вещество, а между рядами пластин замуровываются обособившиеся остеобласты.

Пластинчатая костная ткань вокруг кровеносного сосуда обычно представлена совокупностью остеонов или гаверсовыми системами (рис. 64, *а*). В последующей перестройке костной ткани происходит разрушение ранее образовавшихся остеонов и развитие новых (см. рис. 64, *б*), причем в этом процессе принимают участие остеокласты.

В тканях эндоскелета необходимо различать костную ткань перихондрального, периостального, мезостального, энхондрального и эндостального происхождения.

Изучить детально гистогенез костной ткани и усложнения микроструктуры костей только на ископаемом материале весьма трудно. Сравнительное изучение костной ткани и микрострук-

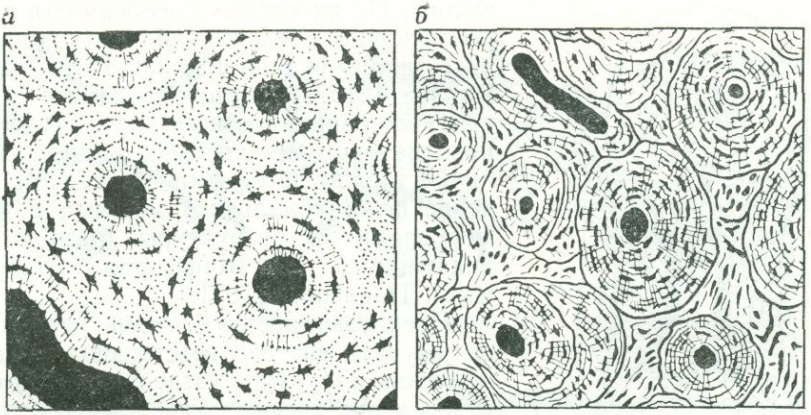


Рис. 64. Костная ткань. *По Т. Эрвигу.*
а — с первичными остеонами; *б* — со вторичными остеонами

туры отдельных костей современных и ископаемых животных [1948, 2162—2167] показало, что типы гистоструктуры костных тканей у современных и ископаемых животных одни и те же. В частности, описанные Ф. Вайденрайхом [2459, 2460, 2462] у современных форм грубоволокнистая, скорлуповая (пластинчатая) и смешанный тип костных тканей (см. табл. 6) впоследствии были обнаружены В. Гроссом [1676] у ископаемых животных. На основании изучения микроструктуры костной ткани у стегоцефалов и рептилий В. Гросс и предложил свою классификацию (см. табл. 6).

Еще более детальную классификацию типов костного вещества и костных тканей разработал А. Риклес [2163], который показал соответствие гистроструктуры ископаемых и современных типов костных тканей (см. табл. 6). Доказательством этого является возможность сведения к синонимам типов гистроструктуры костных тканей ископаемых к типам гистроструктуры современных позвоночных.

Согласно Ф. Ж. Менье [1948], у костных рыб скелетные ткани (в частности, костные ткани и их производные) образуют широкий континиум вариаций, которые могут проявляться в одной и той же анатомической структуре, одном и том же организме, а также костях различных видов современных, субфоссильных [793] и ископаемых тетрапод [2162—2167]. На основании пространственной организации коллагеновых фибрилл Ф. Ж. Менье выделил у костных рыб следующие типы костной ткани: 1) волокнистая с беспорядочно ориентированными волокнами; 2) с параллельными волокнами (псевдоламеллярная); 3) ламеллярная [1948].

И. А. Риклес и Ф. Ж. Менье не считают возможным рассматривать эволюцию костных тканей с позиций биогенетического

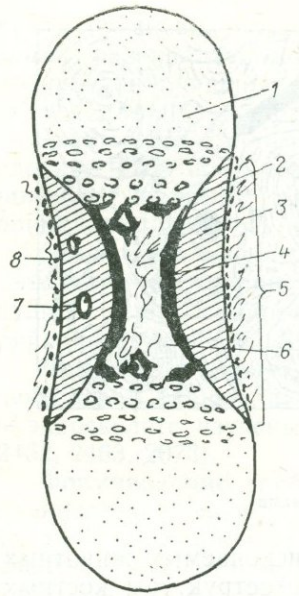


Рис. 65. Обобщенная схема микроструктуры длинной кости позвоночных на продольном срезе. *По В. П. Пегете.*

1 — хрящевой эпифиз; костная ткань: *2* — энхондрального происхождения, *3* — периостального происхождения, *4* — эндостального происхождения; *5* — костный диафиз; *6* — медуллярная полость; *7* — остеон (костная ткань мезостального происхождения; *8* — волокнистый периост

закона. По их мнению, особенности гистроструктуры этих тканей можно объяснять лишь функционально. Поэтому А. Риклес [2167] предложил вместо понятия «эволюция костных тканей» другое понятие «история костных тканей», различие между которыми очевидно. Значение функционального момента в формировании гистоструктуры было также подчеркнуто И. Шаффером [2216] и К. Л. Паавером [793].

Поскольку костную ткань невозможно изучать вне соответствующих анатомических структур (отдельных костей), в последнее время в учебниках гистологии [1129] введен специальный раздел «Костная ткань и кости». Такое различие имеет определенный смысл, поскольку иначе зачастую затушевываются особенности костных тканей различного происхождения и появляются неверные термины — например, периостальная кость, перихондральная кость, энхондральная кость, остеонная кость и др. На самом деле речь идет в данном случае о костной ткани перихондрального, периостального и энхондрального происхождения и о ее остеонной организации. Различия между костью-органом и ее тканевыми компонентами различного происхождения можно показать на схеме продольного разреза длинной кости у позвоночных (рис. 65). Другим примером может служить мембранозная кость-орган, которая в эндоскелете первичноводных анамний и некоторых амфибий состоит из костной ткани периостального происхождения; у остальных тетрапод в лакунах мембранозных костей может присутствовать кроветворный костный мозг.

Развитие и структура дентиновой ткани. Дентин (в широком смысле) представляет собой модификацию костной ткани [762]. Продуцирующие его одонтобласты отличаются от остеобластов тем, что не включаются в твердую ткань, а размещаются на стенках внутренней поверхности дентеона. От каждого одонтобласта к наружной поверхности дентеона отходит длинный протоплазматический отросток, расположенный в дентиновом канальце (см. табл. 4).

Начальные этапы гистогенезов дентина и различных дентиноподобных тканей имеют в общем те же стадии развития, которые проходит и костная ткань (рис. 66, 67).

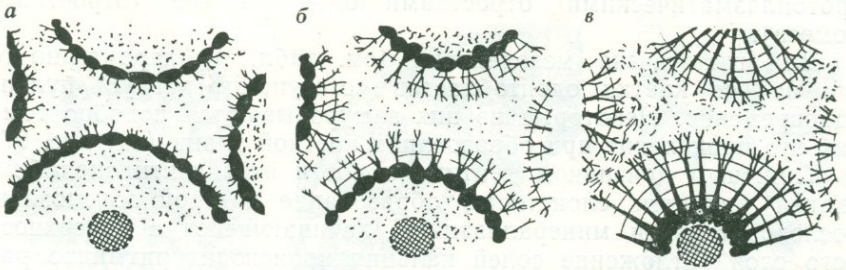


Рис. 66. Три стадии (*а—в*) развития остеодентина. *По Т. Эрвигу*

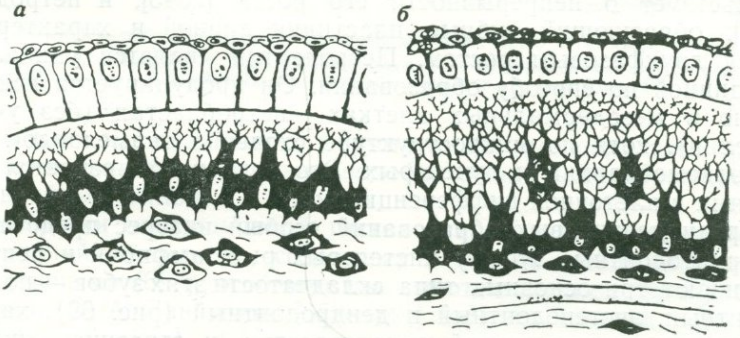


Рис. 67. Две стадии (*а—б*) формирования паллиального мезодентина. *По Т. Эрвигу*

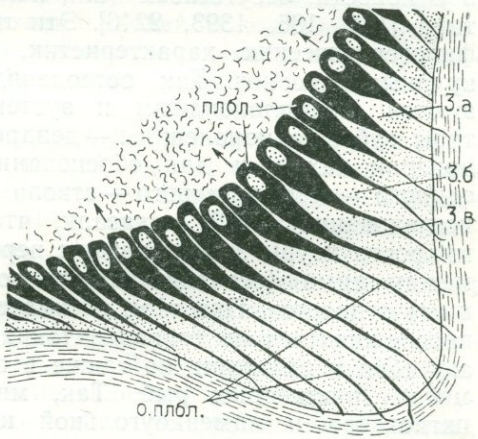


Рис. 68. Развитие плеромина в зубной пластинке *Ctenurella gladbachensis* Orvig. *По Т. Эрвигу.*

плбл — плеромобласты, о. плбл — отростки плеромобластов, З. а, З. б, З. в — зоны роста

Формирование остеодентина происходит вокруг сети кровеносных сосудов, а ортодентина — в одной из полостей пульпы (чешуя телодонтид, зуб эласмобранхий, фтентеон на поверхности кожных костей). Однако как в первом, так и во втором случае дентиновая ткань образована пластинками, состоящими из коллагеновых волокон, между которыми в радиальном направлении протягиваются дентиновые канальцы с расположенными в них

протоплазматическими отростками одонтобластов (отростками Томеса).

Для гистогенеза мезодентина (см. табл. 4) характерно то, что не все клетки одонтобластов «отступают» в глубь пульпы одновременно. Некоторые из них замуровываются подобно тому, как это происходит при образовании костной ткани (см. рис. 67).

Типичным признаком дентина и почти всех дентиноподобных тканей является слоистость, образование которой обусловлено последовательной минерализацией, начинающейся с поверхностного слоя (отложение солей кальция происходит ритмично расположенными слоями). Исключение представляют плеромин, характеризующийся отсутствием слоистости (рис. 68), что свидетельствует о непрерывности его роста [2043], и петродентин [2297], образующий зубные пластинки дипной и характеризующийся двухфазовым ростом. Петродентин является уникальным для дипной по способу образования. Он продуцируется исключительно в мезодермальных клетках — петробластах (без участия эпителия), хотя по микроструктуре сходен с энамелоидом в зубах эласмобранхий и лучеперых. Это отличие объясняется изменениями в клеточной дифференциации.

Среди дентиновых образований особый интерес представляют лабиринтодонтные зубы у кистеперых рыб, амфибий и рептилий. Различают три основных типа складчатости этих зубов — полиплакодонтный, эустенодонтный и дендродонтный (рис. 69), характеризующиеся неодинаковой складчатостью и строением пульпарной полости, отсутствием (или наличием) в ней балок остеодентина [184, 186, 1393, 2246]. Эти типы обычно используются для филогенетических характеристик, в частности для различения крупных таксонов. Так, остеолепиды и ризодонтиды характеризуются полиплакоидным и эустеноидным типами микроструктуры зубов, а поролепиды — дендроидным типом (рис. 70). Этот признак важен и для обоснования происхождения тетрапод от единого — остеолепидного — ствола [2247]. Правда, дальнейшие исследования [2432] показали, что все рассматриваемые типы микроструктуры зубов связаны переходами так, что четкая грань между ними (особенно между полиплакодонтным и эустеноидным) стирается. При этом весьма сходная микроструктура может прослеживаться не только в таких далеких филумах, как рыбы, амфибии и рептилии, но также в пределах разных отрядов и семейств кистеперых рыб. Так, микростроение зубов триасового ихтиозавра и каменноугольной кистеперой рыбы Picnoctenium сходно. Подобное палеогистологическое сходство с далекими филумами может, очевидно, рассматриваться как результат параллелизмов [189].

Природа эмалеобразных тканей (см. табл. 5) пока не имеет единого объяснения. Вероятно, они представляют собой гетерогенную группу. Дуродентин, например, является поверхностным слоем дентиновой ткани и развивается под базальной мембраной. Эмалеобразные же ткани типа ганоина (?) и акродина налегают

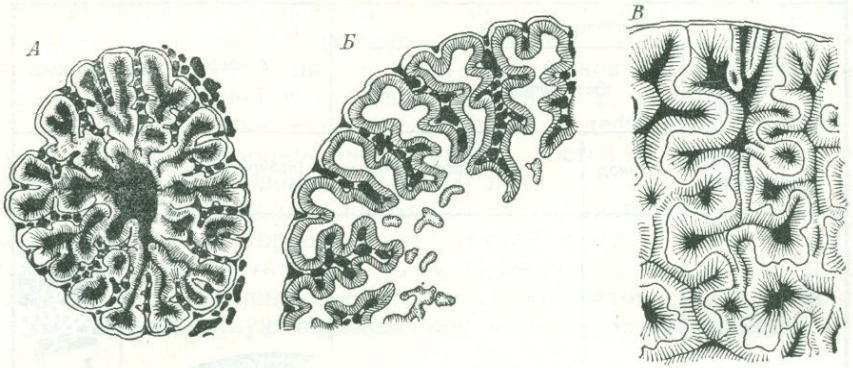


Рис. 69. Типы строения зубов у кистеперых рыб. *По Г. П. Шультце.*
А — полиплакодонтный тип у рода *Panderichthys*; *Б* — эустенодонтный тип у рода *Platycephalichthys* (*по Э. И. Воробьевой*); *В* — дендродонтный тип у рода *Porolepis*

на дентин и, возможно, формируются амелобластами [2248]. Рост этих тканей происходит подобно эмали — центробежно над базальной пластиной.

Концепции эволюционной гистологии. Среди эволюционных направлений гистологии, созданных в 20—40-е годы отечественными учеными [697], особенно выделяются альтернативные позиции школ А. А. Заварзина [379—381] и М. Г. Хлопина [1124].

Концепция А. А. Заварзина исходит из принципа параллельного развития гистоструктур в разных типах животного мира и несоответствия высоты организации тканей положению организмов в системе. Согласно этой концепции, ткани должны развиваться прежде всего по специфическим законам, определяющим их принадлежность к той или иной тканевой системе.

Концепция М. Г. Хлопина, напротив, исходит из представления о дивергентной эволюции тканей, где их специализация носит в основном адаптивный характер и ставится в онто- и филогенезе в прямую зависимость от источника происхождения связанных с этими тканями органов.

Особый подход к изучению эволюции тканей предложен А. В. Румянцевым [894], который руководствовался теорией филэмбриогенеза А. Н. Северцова и теорией целостности развития организма И. И. Шмальгаузена. Рассматривая теорию филэмбриогенеза как метод изучения тканевой эволюции, А. В. Румянцев пришел к выводу, что этот метод применим в рамках одного типа. В тех же случаях, когда эволюция тканей исследуется в пределах разных типов многоклеточных, плодотворен сравнительно-гистологический метод А. А. Заварзина, основанный на принципе параллелизма гистоструктур. Однако тканевые параллелизмы широко прослеживаются в скелете разных групп позвоночных [185, 189, 753, 814 и др.].

Согласно А. В. Румянцеву, на тканевом уровне не существует полного параллелизма между онтогенезом и филогенезом. «По-

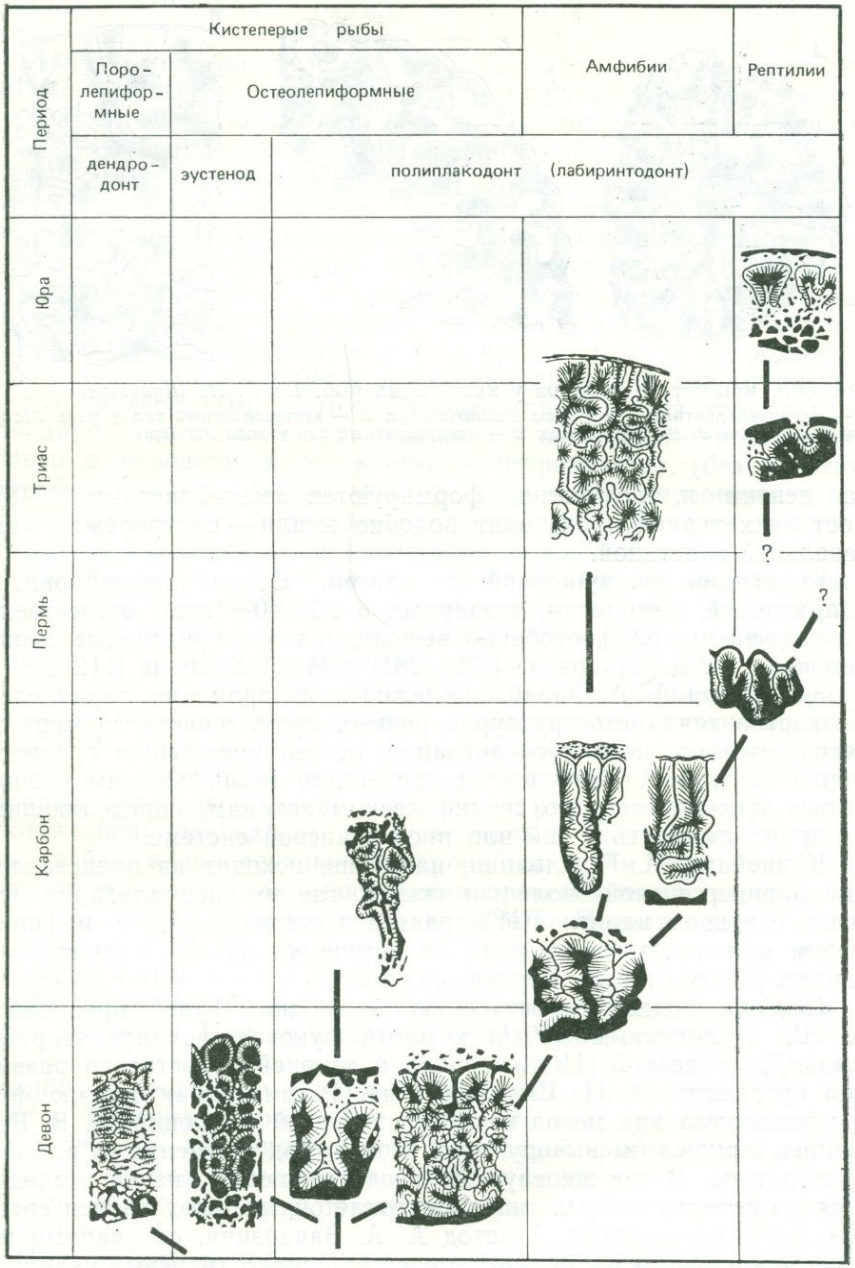


Рис. 70. Распространение типов складчатых зубов во времени и направления их филогенеза. *По Г. П. Шультце*

вторение стадии, — писал он, — совсем не означает, что трубчатая кость млекопитающих проходит последовательно стадии онтогенеза рыб и рептилий» [894, с. 307]. Основным модусом преобразований костной и хрящевой тканей А. В. Румянцев, считал анаболию. Детальное изучение развития и дефинитивной микроструктуры преформированных хрящем костей у представителей разных классов позвоночных [2073] показало, что эволюция костей может происходить не только путем анаболии, но и путем девиации за счет коррелятивных связей между хрящевой, костной и миелоидной тканями. А. Н. Северцов признавал за гистогенезами и определенную специфику в их постоянстве и устойчивости, обусловленную определенной автономностью тканевых систем.

А. В. Румянцев относил к автономным системам хрящевую ткань, которую рассматривал как систему низшего порядка. Автономность и свойство самодифференцировки тканей трактуется им в качестве древнего приобретения. При этом А. В. Румянцев обращал внимание на автономность клеток внутри тканей и автономность тканей внутри органов, что расценивалось как необходимые предпосылки эволюционного усложнения на тканевом уровне. Хрящ и кость, согласно этому исследователю, в пределах подтипа позвоночных подчиняются исключительно общим филогенетическим и морфологическим закономерностям, тогда как на уровне беспозвоночных в развитии этих тканей обнаруживается параллелизм. Хрящ и кость, развиваясь у позвоночных путем эволюционных дифференцировок из скелетной мезенхимы, преобразуются в тесном взаимодействии по пути постепенной замены хряща костной тканью в эндоскелете. Такая замена происходит в результате специфических морфогенетических влияний, исходящих от самого хряща.

А. В. Румянцев, как и многие другие отечественные ученые, не разделял бытовавшие долгое время в сравнительной анатомии и палеонтологии представления о хряще как о деградации костной ткани.

Разная степень автономности тканей отмечалась и И. И. Шмальгаузеном [1187]. В частности, им признавалась автономность покровных тканей, которая обеспечивалась их перестройками преимущественно по пути архаллаксисов, т. е. качественных изменений зачатков в онтогенезе при относительной редкости рекапитуляции. Отсюда следует относительная лабильность автономных тканевых систем.

Новые фактические материалы по эволюции скелетных тканей в палеонтологических рядах позвоночных позволяют внести некоторые дополнения и уточнения в существующие концепции тканевого уровня.

Соотношение экзо- и эндоскелета. Центральное место в палеогистологических исследованиях позвоночных занимает вопрос о соотношениях между экзо- и эндоскелетом, а в конечном счете — к проблеме соотношений между хрящевой и костной тка-

нями в онто- и филогенезе. До недавнего времени под экзоскелетом (дермоскелетом) подразумевались все наружные скелетные образования, а под эндоскелетом — все внутренние скелетные части в интерпретации К. М. Бэра [1290], предложившего термины «наружный» и «внутренний» скелет. Мнение об отсутствии хряща в экзоскелете было общепринятым.

А. Н. Северцов [925, 931], как и К. Гегенбаур [1630], признавал, что хрящ в филогенезе появился раньше кости.

Э. А. Стенше [2328, 2329] и его последователи считали, что у предков современных эласмобранхий в эндоскелете имелась кость и что костный эндо- и экзоскелеты возникли одновременно.

В конце концов сложилась компромиссная точка зрения [185, 381, 894, 1496, 1973]: хрящ и кость в филогенезе появились независимо друг от друга (хрящ — в эндоскелете, кость — в экзоскелете); при этом кость в эндоскелете появилась позже.

В тканевом составе экзоскелета позвоночных в процессе их длительной эволюции происходили изменения; количественные соотношения между хрящевой и костной тканями в эндоскелете также не были постоянными (рис. 71).

Определенный диссонанс в проблему соотношений между хрящевой и костной тканями внес К. Паттерсон [2070]. Его критические замечания по поводу применения специалистами различного профиля одной и той же терминологии к костным образованиям кажутся вполне справедливы, хотя трудно согласиться с его формулировкой, что «хрящ имеется в дермоскелете». К. Паттерсон назвал три источника существующих недоразумений: 1) термины употребляются в работах, касающихся разных уровней организации: тканевого — в гистологической литературе, органного (мембранные и хрящевые кости) и систем органов (дермальный скелет) — в анатомической литературе; 2) под дермальными и мембранными костями подразумевается одно и то же; 3) термины «хрящевые» и «энхондральные кости» используются как синонимы.

Для обозначения костей-органов К. Паттерсон предложил использовать следующие понятия [2070].

1. Хрящевые кости — кости, преформированные в хряще и оссифицирующиеся в онтогенезе путем развития перихондрального кольца или диска на поверхности хрящевой модели. Позже они могут оссифицироваться периостально или энхондрально и могут развивать во время роста мембранную кость.

2. Дермальные кости — кости, не преформированные в хряще, лежащие на базальной мембране вблизи эктодермы и несущие на своей поверхности дентин и (или) эмалеподобные образования, а также «гомологичные» [1791] им кости (тека и эпитека черепах, броня броненосцев и т. д.). У млекопитающих и птиц дермальные кости могут переходить в адвентиционный хрящ.

3. Мембранные кости — кости, которые развиваются в мезодерме без онто- и филогенетической связей с эктодермой.

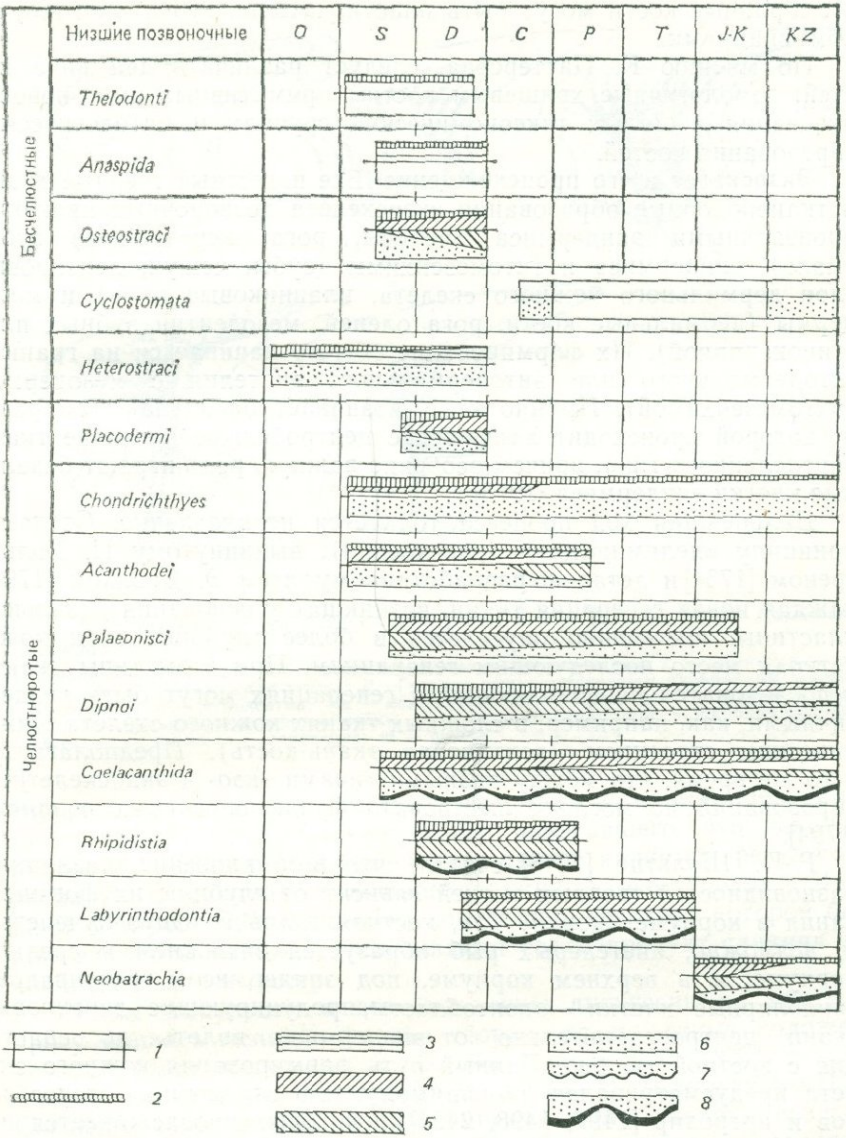


Рис. 71. Схема эволюции скелетных тканей в эндо- и экзоскелете низших позвоночных по новейшим палеонтологическим и неонтологическим данным. *По Э. И. Воробьевой* (с уточнением В. Н. Каратаюте-Талимаа и дополнениями В. П. Пегеты).

1 — экзоскелетные (сверху) и эндоскелетные (снизу) ткани; *2* — дентин и его разновидности; *3* — аспидин; *4* — костная ткань (экзо); *5* — костная ткань (эндо); *6* — хрящевая ткань; *7* — резорбция хрящевой ткани; *8* — костная ткань энхондрального происхождения

Мембранные кости могут быть пластинчатыми, губчатыми или их комбинациями.

По мнению К. Паттерсона, следует различать два вида костей: гомологичные хрящевым костям примитивных рыб; новообразования в малых таксономических группах и патологические образования костей.

Экзоскелет и его происхождение. Все известные твердые ткани и тканеподобные образования экзоскелета позвоночных являются производными эпидермиса (волосы, рога, кератиновые зубы, эмаль), эпидермиса и эктомезенхимы (зубы, чешуи, дентиновые слои дермального кожного скелета, плавниковые лучи) и мезодермы (дермальные кости, рога оленей, мезодентин зубных пластинок дипной). Их формирование обычно начинается на границе эктодермального или энтодермального эпителия с мезодермой (эктомезенхимой). Именно здесь возникает базальная мембрана, от которой происходит дальнейшее центробежное развитие ткани определенного типа, причем особенно важную роль играют базальные клетки эпидермиса [1973].

Дальнейший ход процесса толкуется неоднозначно. Согласно принципу «деляминации» (расслоения), выдвинутому Н. Хольмгреном [1754] и детально разработанному затем Э. Ярвиком [1794], каждая новая генерация ткани, возникшая у основания базальной пластины, постепенно опускается в более глубокие слои кожи, уступая место последующим генерациям. При этом типы тканей в последовательно появляющихся генерациях могут быть неидентичными, как, например, в сложных тканях кожного скелета с циклическим строением (дентиновая ткань-кость). Предполагается в то же время, что между разными типами экзо- и эндоскелетных образований не могло существовать фундаментальных различий [1794].

Г.-П. Шультце [2248] считал, что возникновение различных разновидностей твердых тканей зависит от глубины их формирования в кориуме (коже). Так, костная ткань в чешуе лучеперых и, возможно, кистеперых рыб образуется в нижнем и среднем кориуме, а в верхнем кориуме, под эпидермисом, развиваются униполярные клетки — одонтобласты, продуцирующие дентиновые ткани центростремительно от эпидермиса вплоть до срастания с костной тканью. Данный путь формирования кожного скелета предусматривался, по-видимому, и в отношении гетерострако в и артродир [1497, 1498, 2484], у которых прослеживается независимое развитие поверхностного и более глубоких слоев панциря.

Уже более 100 лет привлекает внимание исследование закономерностей формирования и эволюции кожного окостенения — экзоскелета. В отличие от монофилетической теории происхождения чешуи [1732] Е. К. Гудрич [1656], учитывая данные У. К. Вильямсона [2494] о наличии в чешуях разных рыб различных компонентов, развил теорию о полифилетическом происхождении чешуй, получившую впоследствии наименование теории

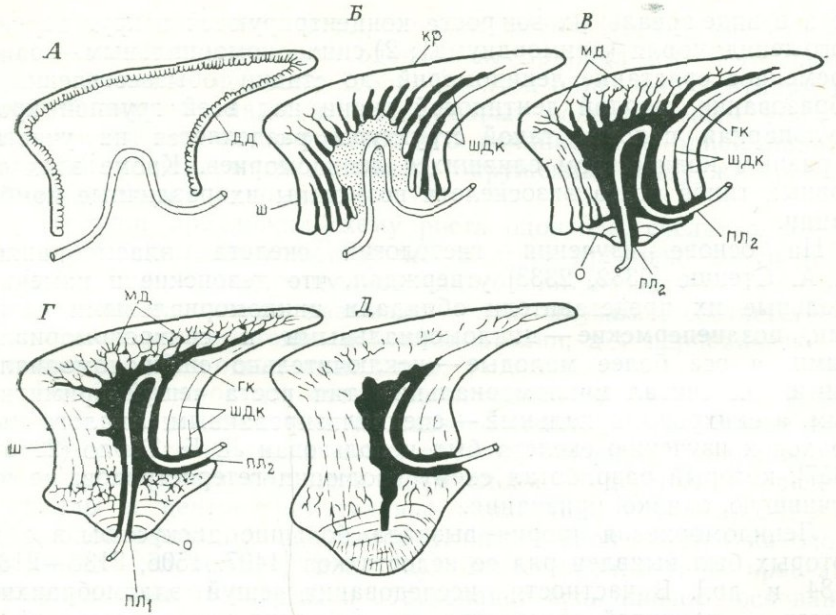


Рис. 72. Онтогенез чешуи *Elegestolepis grossi* Kar.—Tal. *По В. Н. Каратаюте-Талимаа.*

А — папиллярная стадия; *Б* — ювенильная стадия без основания; *В* — ювенильная чешуя с основанием; *Г* — взрослая чешуя; *Д* — старая чешуя с заросшим пульпарным отверстием в основании; *дд* — дуродентин; мд — мезодентин; $пл_1$ — пульпарное отверстие в основании; $пл_2$ — пульпарное отверстие шейки; гк — главный канал; шдк — широкие дентиновые каналы, кр — крона; о — основание; ш — шейка

Вильямсона—Гудрича. Вместе с тем долгое время преобладала точка зрения Э. А. Стенше [2329], полагавшего, что чешуйный покров в линии телодонты—гетеростраки является результатом распада (редукции) сплошного кожного окостенения. Позже Д. В. Обручев [761] обосновал концепцию, согласно которой большие элементы панциря представляют собой продукт слияния плакоидных чешуй и тессер.

Новым импульсом к возобновлению дискуссии по этому вопросу явилась лепидомориевая теория, краеугольные положения которой были высказаны Б. Ф. Матвеевым [630, 1930], в завершенном же виде она была сформулирована Н. Хольмгреном [1754]. Согласно этой теории, образование костного скелета позвоночных связано с первичными элементами экзоскелета — лепидомориями, формирующимися в кориуме на начальных стадиях гистогенеза вокруг петли кровеносного сосуда и состоящими из дентиновой кроны, базальной пластинки и пульпарной полости (рис. 72). Возникновение разнообразных типов чешуй и тессер объясняется сращением разного числа лепидомориев, которое может протекать двумя путями: 1) цикломориальным — лепидомории срастаются в основании последовательно, их пульпарные полости остаются самостоятельными, а новые первичные элементы экзоске-

лета в виде ареальных зон роста концентрируются вокруг первичного лепидомория (примордиума); 2) синхрономориальным — одновременное срастание лепидоморий до стадии обызвествления и образование твердой дентиновой ткани над всей группой крон. Пульпарная полость такой структуры разделяется на участки с разным количеством слившихся лепидомориев. Кроме этих основных типов роста экзоскелета возможны их различные комбинации.

На основе изучения гистологии скелета эласмобранхий Э. А. Стенше [2332, 2333] утверждал, что девонские и каменноугольные их представители обладали цикломориальными чешуями, позднепермские — цикломориальными и синхрономориальными, а все более молодые — исключительно синхрономориальными. Он считал цикломориальный тип роста чешуй примитивным, а синхрономориальный — специализированным. Аналогичный подход к изучению скелета был использован Л. Б. Тарло [2355—2357], который разработал схему эволюции гетеростраков, не получившую, однако, признания.

Лепидомориевая теория вызвала большие дискуссии, в ходе которых был выявлен ряд ее недостатков [1497, 1506, 2136—2138, 2484 и др.]. В частности, исследования чешуй эласмобранхий, тессер и панцирей гетеростраков, артродир, актиноптеригий и других групп показали, что в процессе эволюции кожных окостенений у этих первичноводных животных происходила как ассимиляции, так и распад элементов панциря. В этой связи цикломориальный тип роста не следует считать более примитивным, чем синхрономориальный. Находки в верхнем силуре Тувы [1814], а позже и в нижнем силуре (лландовери) Иркутского амфитеатра[1] чешуй эласмобранхий, представляющих простые лепидомории, синхрономориальных чешуй гетеростраков в нижнем ордовике Шпицбергена [1351] и Австралии [2170] и аналогичных чешуй эласмобранхий в нижнем девоне Подолии и Шпицбергена [471, 1660], обнаружение большого разнообразия типов роста чешуй постпермских селяхий [2136, 2137] и палеозойских кроссоптеригий [186] позволили опровергнуть приведенные выше представления Э. А. Стенше и Л. Б. Тарло о единых линиях со сменой типов роста.

Дальнейшая разработка лепидомориевой теории связана с разграничением стадий развития экзоскелета и выделением ассимилятивной и регрессивной фаз в его эволюции [2035, 2040 и др.]. Согласно этим представлениям, степень ассимиляции кожного скелета, наблюдаемая у различных групп низших позвоночных, достигнута независимо и вне соответствия уровню их организации, причем фаза регрессии скелета сопровождалась обычно увеличением подвижности животных.

Для обозначения составных структур кожного скелета, так называемых «кожных зубов» (дотетраподного уровня) введен тер-

[1] Данные Л. И. Новицкой и В. Н. Талимаа.

мин «одонтод» [2035, 2040], широко используемый гистологами. Следует подчеркнуть, что одонтод не принадлежит к озублению и не выполняет функции зубов. Одонтод образован дентином или дентиновыми тканями и часто покрыт поверхностным эмалеподобным слоем. Формирование его начинается с одной папиллы мезенхимальных мягких тканей, окруженных снаружи эпителиальным слоем эпидермиса.

Т. Эрвиг предложил схему роста одонтода, согласно которой развитие одонтода может осуществляться ареально и суперпозиционно. Чешую, состоящую из одного или нескольких одонтодов и костного основания, называют «одонтодиумом»; соответственно различают монодонтодии и полиодонтодии, а у периодически растущих чешуй — одонтокомплексы.

Наиболее простым путем происходило, по-видимому, формирование плакоидных чешуй (монодонтодия) у телодонтов [472]. Началом этого процесса могла служить закладка поверхностного слоя дуродентина под базальным слоем эпидермиса в пределах папиллы и центростремительное нарастание слоев ортодентина у телодонтиформных или мезодентиноподобной ткани у катопориформных телодонтов (рис. 73). Далее происходило врастание чешуи в слой мезодермы и образование аспидинового основания, в котором располагались шарпеевские волокна, соединявшие чешую с кожей. Для такого наиболее примитивного типа чешуи характерны постоянные размеры на протяжении онтогенетического развития (нерастущая чешуя). После отмирания (выпадения) чешуи на ее месте происходила закладка более крупной чешуи следующей генерации.

Другим примером монодонтодия с костным основанием может служить чешуя эласмобранхий типа *Elegestolepis* (см. рис. 72), рост которой происходил как центростремительно, так и центробежно [1814]. Это типичные нерастущие чешуи, возникшие над сосудистой петлей, состоящие из кроны, шейки и основания, обладающие пульпарной полостью и двумя пульпарными отверстиями — базальным и шейным. После закладки дуродентинового поверхностного слоя формирование ортодентиновой и мезодентиновой (?) тканей кроны шло центростремительно. Позже, на определенном этапе развития кроны, закладывалось небольшое костное основание и дальнейший его рост происходил уже центробежно в глубь мезодермы. После зарастания базального пульпарного отверстия чешуя отмирала и выпадала так же, как у телодонтов.

Концепция одонтода успешно применена и при исследовании чешуй акул, в которой различают нерастущие (простые лепидомории и синхрономориальные) и растущие (цикломориальные) чешуи [2133, 2134, 2136, 2137].

Чешуи акантодов можно рассматривать как своеобразный одонтокомплекс суперпозиционного и отчасти ареального типов роста. Закладка эмбриональной чешуи происходила на границе эпидермиса и мезодермы. Крона образована слоями мезоденти-

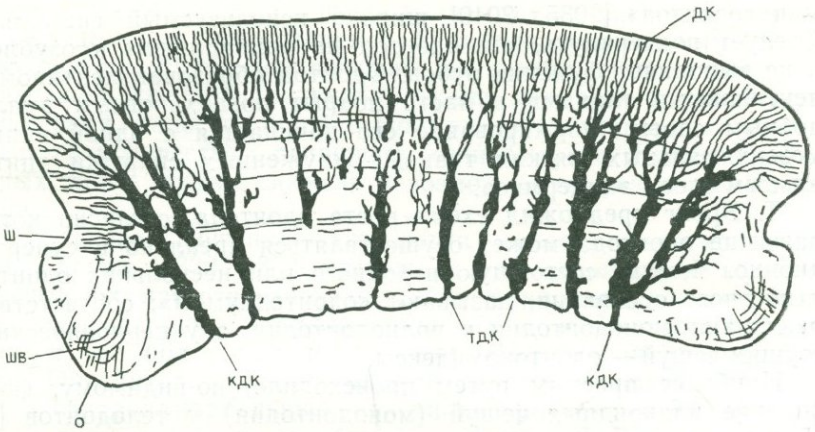


Рис. 73. Строение мезодентиноподобной ткани в чешуе катапоридного телодонта *Katoporus timanicus* Kar.-Tal. Вертикальный продольный срез чешуи. *По В. Н. Каратаюте-Талимаа.*

ш — шейка; о — основание; д к — дентиновые канальцы; тдк — толстый дентиновый канал; кдк — краевой дентиновый канал; шв — шарпеевские волокна

новой ткани и дуродентина, а основание — клеточной или бесклеточной костной тканью, иногда пронизанной восходящими сосудистыми каналами [137, 1679]. У некоторых родов акантодов в кроне развита сложная система поровых и слизистых каналов. Рост чешуй происходил центробежно путем образования новых концентрических слоев поверх существующих.

Определенный вклад в разработку лепидомориевой теории внесли сравнительные исследования разных групп гетеростраков [752], показавших, что формирование цикломориальных тессер подвержено индивидуальной изменчивости, определяется свойствами дермального покрова и что бугорки на гребешках скульптуры некоторых гетеростраков (у птераспид), объясняемые как первичные лепидомории, являются на самом деле вторичными образованиями.

Эволюция экзоскелета. О филогенетической последовательности экзоскелетных твердых тканей не существует единого мнения. Так, Т. Эрвиг [2035] полагает, что первична костная ткань, а дентин и аспидин (бесклеточная кость) — ее производные. Ряд других исследователей [894, 1496, 1973, 2358] считают дентин и дентиноподобные ткани исходными в эволюции. Установлено, в частности, что панцирь ранне- и среднеордовикских гетеростраков состоит из ортодентина и аспидина. Недавние находки В. Н. Каратаюте-Талимаа в основании силура Сибирской платформы плакоидных чешуй трех типов (логаниидного, характерного для наиболее древних телодонтов, а также акантодного и эласмобранхиевого, в частности чешуи *Elegestolepis*) послужили основанием для пересмотра увеличения возраста мезодентиноподобной ткани и аспидина. Кроме того, находки чешуй данного

типа указывают на возможность появления всех крупных групп бесчелюстных и рыб, по-видимому, уже в кембрии и даже, возможно, в докембрии.

Высказано предположение, что древние экзоскелетные ткани, обнаруживая разнообразие состава, находились на стадии незаконченной дифференциации, которая происходила независимо в разных группах [185].

Эволюцию экзоскелетных тканей изучали многие специалисты (А. П. Быстров, Д. В. Обручев, Т. Эрвиг, В. Гросс и др.), большинство из которых исходной группой в развитии стволов бесчелюстных считают телодонтов в широком смысле — позвоночных, покрытых дискретными элементами кожного скелета. Иначе говоря, подразумевается, что «...древнейшие позвоночные не имели окостенений во внутреннем скелете, а наружный состоял из дискретных чешуек, пластинок и отдельных кожных зубов» [764, с. 343]. По А. В. Румянцеву [894], основной филогенетический ствол по характеру тканевых перестроек скелета включал в восходящем порядке следующие группы: остракодермы — акантоды — антиархи — эласмобранхии — кроссоптеригии — дипнои — амфибии (стегоцефалы) — рептилии — маммалии. Соответственно он различал и стадии гистогенеза скелета, причем в качестве боковой ветви рассматриваемого ствола выделял актиноптеригии — хондростеи — голостеи — телеостеи.

В свете новейших представлений соотношение гистогенезов экзоскелета бесчелюстных имеет вид пучка ветвей, сходящихся на нециклостомных позвоночных типа телодонтов [752], которые должны рассматриваться, таким образом, в качестве сборной группы.

Работа А. В. Румянцева [894] подводила итоги эволюционных исследований гистоструктуры экзоскелета разных групп позвоночных как ископаемых, так и современных. Автор пришел к выводу, что развитие дентина у всех позвоночных происходит одинаково. Дентиноподобные ткани у рыб развиваются самостоятельно, в то время как у высших позвоночных — только во взаимодействии с покровным эпителием.

Плакоидные чешуи телодонтов и панцирь гетеростраков, по классификации А. В. Румянцева [894], следует причислить к дентиновой стадии гистогенеза.

В чешуйчатом покрове телодонтов присутствуют дентиновые ткани: ортодентин — у телодонтиформных; мезодентиноподобная ткань — у катопориформных; дуродентин, тонким слоем покрывающий снаружи крону чешуи. Основание же чешуй образовано своеобразной бесклеточной костной тканью — аспидином. Катопоридный (логаниидный) тип чешуй считается наиболее древним. Телодонтиды, появившиеся в середине силура, продолжали существовать до позднего девона.

Кожный скелет анаспид образован только аспидином. Панцирь гетеростраков с поверхности орнамента покрыт дуродентином и ортодентином, а в желобках между элементами орнамента,

а также в среднем и базальном слоях состоит из аспидина. В случае редукции панциря ортодентиновый слой утрачивается. Микростроение панциря (число и форма панцирных каналов, наличие ретикулярного слоя) у гетеростраков изменчиво на всех таксономических уровнях. В ходе эволюции наблюдается вытеснение призматических камер в канцеллярном слое губчатой тканью и гистоструктуры приобретают подчас «псаммостеидный» облик [753]. У псаммостеид, как известно, установлено присутствие плеромина.

В экзоскелете остеостраков установлены мезодентин и костная ткань. В хрящевой мозговой коробке каналы и полости выстланы костной тканью. Редукция экзоскелета происходила путем утраты наружного мезодентинового слоя и отчасти костного среднего слоя. Это соответствует следующей стадии гистогенеза: включению остеоцитов в твердую ткань и образованию грубоволокнистой костной ткани. К этой стадии можно относить и кожный скелет акантодов, в котором присутствует грубоволокнистая костная ткань.

Среди плакодерм выделяются две группы: 1) ренаниды, петалихтииды и примитивные артродиры, которые характеризуются развитием в верхнем скульптурном слое семидентина [2043], а в среднем (губчатом) и базальном (изопединовом) слоях — грубоволокнистой костной ткани; 2) антиархи и те из артродир, у которых все три слоя панциря состоят из грубоволокнистой костной ткани.

На следующей стадии гистогенеза, характерной для геологически поздних артродир, происходила редукция семидентина и включение кровеносных сосудов в грубоволокнистую костную ткань губчатого слоя с образованием первичных остеонов. Кроме того, у некоторых петалихтиид и ренанид, например *Plourdosteus canadensis* (Woodw.), наблюдается перихондральное окостенение по всему эндоскелету и частичное обызвествление (сферическое) хрящевой мозговой коробки [1499, 2033].

В кожном скелете дипной и кроссоптеригий (саркоптеригий), хорошо различаются три слоя: верхний — ортодентиновый (иногда косминовый), средний и базальный — костный [194].

В ходе эволюции дипной и кистеперых происходила последовательная редукция дентиновых образований поверхностного слоя, вплоть до полного их исчезновения. Механизм этой редукции, также как и механизм формирования и смены поверхностного слоя в онтогенезе, остаются до конца неясными и служат поводом для дискуссий.

По всей видимости, эти механизмы, сохраняя определенную общность, претерпевали вместе с тем эволюционные преобразования, которые происходили параллельно и неравномерно в разных филумах [191]. При этом могло сохраняться примитивное состояние (например, у поролепидных кистеперых) либо развитие могло идти как у остеолепидных кистеперых по пути усложнения и обеспечения многообразия этих механизмов.

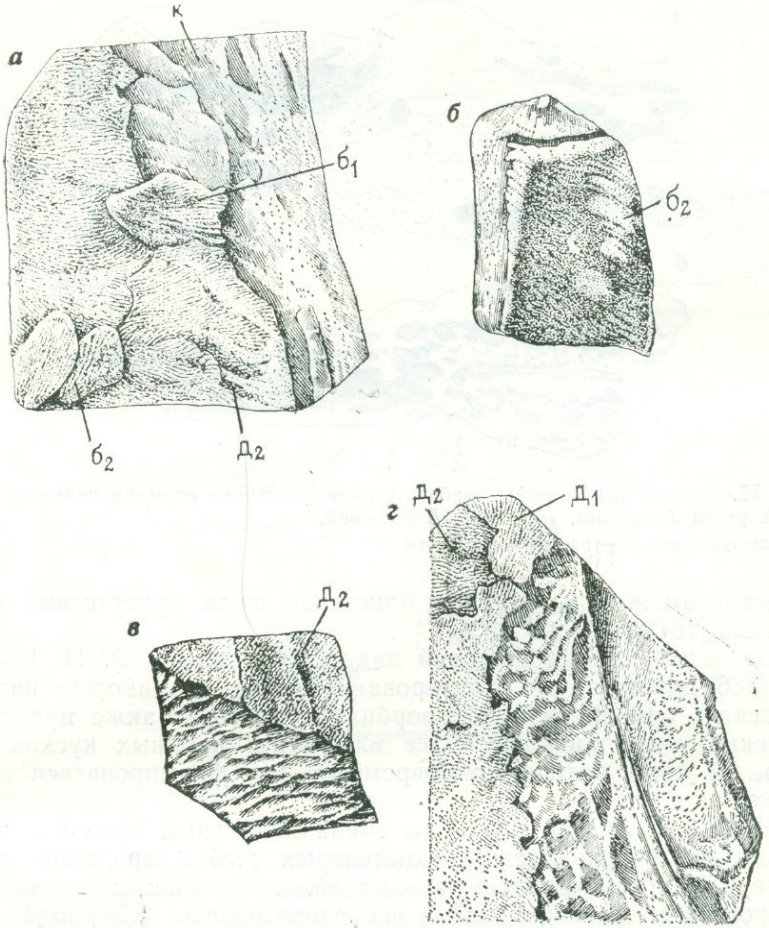


Рис. 74. Развитие и смена паркета дентина. *По Э. И. Воробьевой.*

а — на фрагменте кости *Thysanolepis*: $б_1$, $б_2$ — блистеры, $д_1$, $д_2$ — старый и более новый паркет, к — кость; *б* — чешуя остеолепид с «блистерами» — $б_2$; *в* — залегание молодого косминового паркета ($д_2$) на поверхностном костном слое у остеолепид; *г* — захождение молодого косминового паркета под старый у остеолепид

Предполагается [1678], что паркет у поролепид появлялся к моменту завершения роста рыб. У остеолепид в отличие от поролепид косминовый паркет образовывался, по-видимому, неоднократно, подвергаясь в течение жизни полной или частичной редукции — «линьке» [1793]. В качестве закладок нового космина рассматривают своеобразные вздутия — «блистеры», среди которых различают погруженные и поверхностные. Высказываются, однако, сомнения в значимости блистеров для замещения паркета. Ряд исследователей [1394, 1679] связывают блистеры с регенерацией (залечиванием повреждений) либо считают их лишь имитацией формирования косминового паркета. Оспаривается

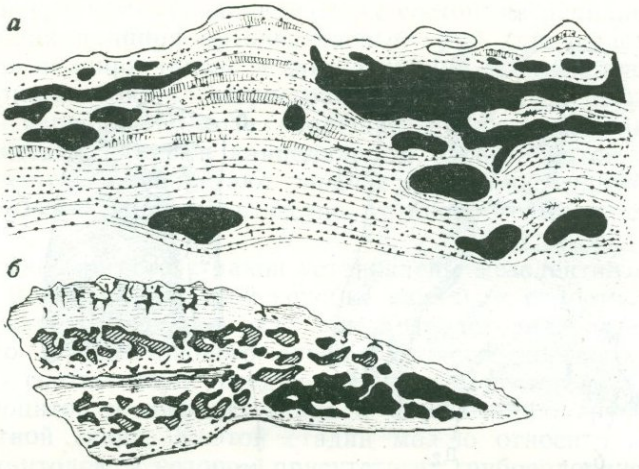


Рис. 75. Разные типы смены трабекулярного костного слоя на челюсти кистеперой рыбы *Jarvikina*. *По Э. И. Воробьевой.*
а — «шелушение»; *б* — расслаивание кости

также возможность слияния блистеров из-за присутствия дуродентина [1679].

На основании наблюдений над остеолепидами Э. И. Воробьева [186] полагает, что формирование нового косминового паркета протекает одновременно с резорбцией старого, а также путем «шелушения» — отслаивания более или менее крупных кусков паркета, на месте которых одновременно мог формироваться новый паркет.

Можно допустить [191], что смена покровных костей и чешуй в онтогенезе рипидистных кистеперых рыб (поролепид и остеолепид) обеспечивалась взаимодействием разных механизмов морфогенеза: формированием последовательных генераций костных зубов с последующей их резорбцией, формированием костного паркета по цикломориевому и синхроморивому типам; локальной резорбцией (рис. 74, *а*) паркета и его замещением с помощью «блистеров» (см. рис. 74, *б*); периодическим сбрасыванием паркета путем полной или частичной «линьки» с одновременным либо последовательным развитием нового паркета на поверхности костей (см. рис. 74, *в, г*), локальным отслаиванием — «шелушением» косминового и костного слоев (рис. 75, *а*); развитием дополнительных окостенений над покровными костями по принципу деляминации (см. рис. 75, *б*).

Здесь мы встречаемся, очевидно, с параллелизмами в развитии покровных скелетных образований у разных групп позвоночных и со сходными явлениями «переноса» приложения морфогенетических процессов с космина на кость и далее вглубь с последовательным увеличением масштаба самого процесса; распространением с поверхностного костного слоя на глубинные мезенхим-

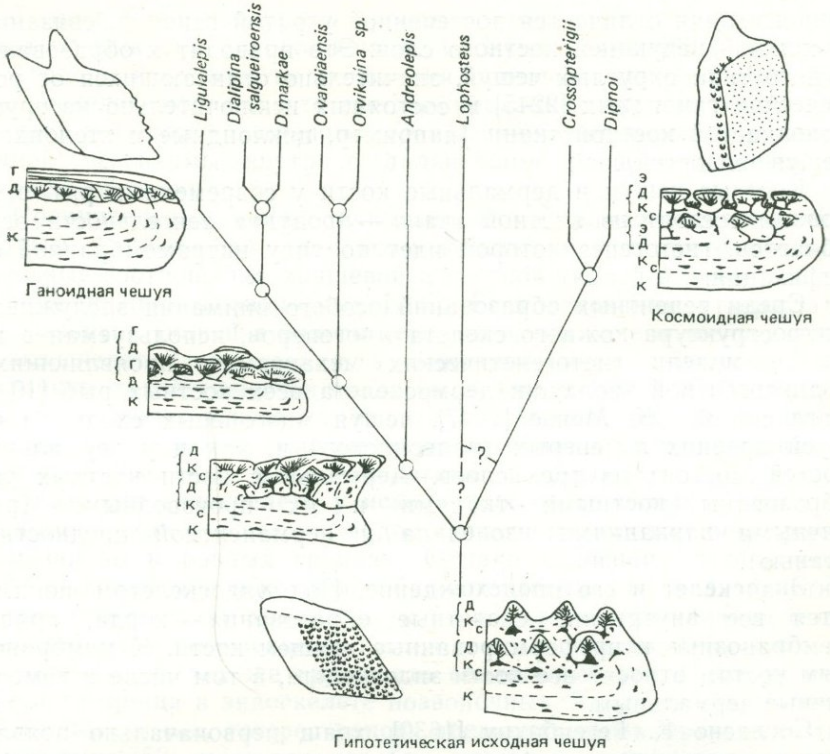


Рис. 76. Схема образования космоидной и ганоидной чешуи. *По Г.-П. Шультце.* к — костная ткань; $к_с$ — космин; д — дентин; г — ганоин; э — эмалеподобная ткань

ные и эктомезенхимные по происхождению слои в результате индуктивных взаимодействий между их клетками.

У амфибий (стегоцефалов) поверхностный слой кожных костей состоит из грубоволокнистой костной ткани зонарной структуры, а в губчатом и базальном слоях появляются вторичные остеоны и типичная пластинчатая кость. А. В. Румянцев [894] рассматривает строение экзоскелета амфибий и рептилий как особую стадию гистогенеза.

В основании боковой ветви рассматриваемого эволюционного ствола находятся актиноптеригии, которые выводятся обычно от общих предков с кистеперыми [894]. Исходной для древних костных рыб признана ромбическая чешуя с дентиновыми бугорками на поверхности (см. рис. 74, *б*). Чешуя такого типа дивергировала в космоидную, характерную для остеолепидных и поролепидных кистеперых и дипной, и ганоидную, характерную для лучеперых рыб, в которой постепено появлялись все более мощные слои ганоина (рис. 76).

В дальнейшем развитии ганоидных чешуй редуцируется дентин, а ганоин располагается непосредственно на кости. Следу-

ющая стадия отличается постепенной утратой ганоина, связанной с сильной редукцией костного слоя. Это приводит к образованию нового типа округлых чешуй, значительно отличающихся от ромбических ганоидных [2245] и состоящих исключительно из грубоволокнистой костной ткани (например, циклоидные и ктеноидные чешуи телеостей).

Костные чешуи и дермальные кости у современных рыб в основном состоят из костной ткани — продукта деятельности остеобластов, гистогенез которой идет по типу интрамембранной оссификации.

Среди рецентных образований особого внимания заслуживает микроструктура кожного скелета многоперов, используемая в качестве модели гистогенетических механизмов, проявляющихся в дивергентной эволюции дермоскелета всех костных рыб [1947]. Согласно Ф. Ж. Менье [1947], чешуя многоперых сходна с чешуей древних лучеперых (палеонисков) и, как и у дермальных костей, состоит из трех слоев. Дермальные кости костных рыб образованы костными тканями и их производными (различными вариациями изопедина и перманентной предкостной тканью).

Эндоскелет и его происхождение. Под эндоскелетом понимаются все внутренние скелетные образования — хорда, хрящи, мембранозные и преформированные хрящем кости. К мембранозным костям относят все кости эндоскелета, в том числе и гомологичные дермальным.

Согласно К. Гегенбауру [1630], хрящ первоначально появляется в эндоскелете, а кость — несколько позже в экзоскелете. В ходе эволюции кости экзоскелета погружаются в эндоскелет, приходят в соприкосновение с хрящем и начинают его вытеснять, что в конечном итоге приводит к образованию замещающих костей.

Неонтологи [1512] и палеонтологи [1784, 2502], работавшие в те же годы, что и К. Гегенбаур, выдвинули предположение об упрощении костного эндоскелета путем его редукции и замещения хрящевым. Это представление легло в основу работ Э. А. Стенше [2328, 2329], полагавшего, что кость и хрящ в эндоскелете являются одинаково древними и что в эволюции имело место вытеснение в эндоскелете кости хрящем. А. С. Ромер [2174], напротив, считал хрящ эмбриональным приспособлением, а сохранение его у взрослых — примером неотении.

Современники Э. А. Стенше [925, 926, 931, 1318] были сторонниками взглядов К. Гегенбаура. Правильность предположения последнего о возможности погружения дермальных костей в филогенезе в эндоскелете подтверждалась палеонтологическими находками. Как это ни парадоксально, но получены они были самим Э. А. Стенше [2328], изучившим редукцию дермального скелета у немакропеталихтиидных артродир. Позже он гомологизировал дермальные кости плакодерм с эндоскелетными костями костных рыб [2330].

Теория К. Гегенбаура о происхождении костного эндоскелета была возрождена и дополнена А. В. Румянцевым [894], который, не отрицая возможности вхождения отдельных покровных костей в эндоскелет, полагал, что преформированные хрящем кости возникли в результате активного перемещения поверхностной скелетогенной мезенхимы внутрь с дальнейшим распространением ее в хрящевой ткани.

Сравнительный анализ ископаемых материалов по первичноводным позвоночным дает возможность прежде всего выявить основные соотношения хрящевой и костной тканей в экзо- и эндоскелете низших позвоночных [185]. Есть основания утверждать, что развитие тканей в эндоскелете, несмотря на его тесную связь с экзоскелетом, протекало в известной мере самостоятельно. Источник такой самостоятельности отмечался еще А. В. Румянцевым: «Можно допустить, что из скелеточной мезенхимы выделялись две нерезко отграниченные камбиальности: хрящевая и костная», т. е. эндо- и экзоскелетные системы» [894, с. 231].

Эволюция эндоскелета у ископаемых позвоночных. Эволюция скелетных тканей в экзо- и эндоскелетах происходила асинхронно и мозаично в разных группах. Однако у низших позвоночных прослеживаются и некоторые общие тенденции. К числу их относится преобладание хрящевой ткани в эндоскелете древних форм и постепенное замещение ее костью у геологически более поздних представителей тех же групп, что свидетельствует в пользу первичности хряща в эндоскелете позвоночных. Так, у большой группы бесчелюстных, гетеростраков, предполагаемых предков челюстноротых [752], мозговая коробка вместе с нерасчлененным висцеральным скелетом и посткраниальный скелет были образованы исключительно хрящом (см. рис. 71). Полностью хрящевым был эндоскелет у большинства панцирных рыб. Некоторые исследователи полагают даже, что хрящ эндоскелета имел более длительную историю, чем кость экзоскелета, т. е. древние позвоночные не имели дермальных окостенений. Была выдвинута гипотеза [1619], согласно которой скелетные ткани первоначально несли сенсорную функцию, формируясь в голове провертебрат вокруг органов чувств, и лишь вторично приобрели опорную функцию.

Древнейшая (из ордовика) находка хряща описана Т. Эрвигом [2033] как принадлежащая гетеростракам. Л. Б. Халстид (Тарло) в 1968 г. обратил внимание на сходство этой ткани с глобулярным обызвествленным хрящем у современных акул [2359]. Он классифицировал ее как хрящ со сферической кальцификацией полагая, что это древнейшая скелетная ткань позвоночных. Преформированная хрящом кость в эндоскелете древних бесчелюстных (остеострак) и артродир появляется первоначально в виде тонкой перихондральной выстилки поверхностей мозговой коробки и некоторых элементов позвонков, а также по ходу каналов, проникающих в хрящ черепа и посткраниального скелета рыб. Эндохондральная оссификация эволюционно рассматривается как более позднее образование [1973]. Так, у боль-

шинства древних силурийских акантодов мозговая коробка сплошь покрыта перихондральной выстилкой. У геологически более поздних каменноугольных форм череп состоит из серии окостенений, разделенных хрящом (например, у рода *Acanthodes*). Наиболее рано окостеневает у них висцеральный скелет и эндоскелет плечевого пояса. Акантодов иногда приводят как пример группы, где редукция экзоскелета у поздних представителей компенсируется усилением окостенений эндоскелета.

В ряду костных рыб (двоякодышащих и древних лучеперых — палеониксов и кистеперых) к середине палеозоя (в позднем девоне) череп состоит из монолитных двух-трех окостенений. Хряща в черепе очень мало, он представлен лишь в области контакта этих окостенений (например, в ушной и затылочной фонтанели у палеониксов) и локально — в носовой капсуле у кистеперых рыб [186]. Висцеральный скелет также, как правило, окостеневает. Процесс окостенения в посткраниальном скелете у позвоночных обычно отстает от окостенения черепа. Например, у поздних акантодов в осевом скелете преобладает хрящ (слабое окостенение невральных дуг и позвонков). На более поздних этапах эволюции у костных рыб, за исключением рецентных хондростей, отмечается усиление окостенения посткраниального скелета, протекающее независимо в разных линиях.

В более поздней истории первичноводных и низших наземных позвоночных наряду с прогрессирующей оссификацией имело место также вторичное увеличение хряща в скелете. Количественные соотношения кости и хряща могли быть различными, и в целом увеличение хряща в эндоскелете носило мозаичный характер. Например, главные отличия древнейших тетрапод от рипидистных кистеперых состоят в слиянии черепных блоков и наличии охрящеваний в этмоиде. В конце палеозоя у амфибий начинает преобладать хрящ в черепе, что, однако, сочетается у них с обычным присутствием костных позвонков. У целакантов в карбоне—перми в отличие от девонских их представителей с двублочным костным эндокранием последний в значительной степени становится хрящевым с отдельными окостенениями; позвоночник остается хрящевым (костные позвонки найдены лишь в хвостовой области у древних форм). Начиная с перми, у этих рыб помимо окостеневших невральных и гемальных дуг встречаются также костные ребра. Однако у целакантов-лаугиид, напротив в раннем триасе отмечаются окостенения мозговой коробки в области межглазничной перегородки и отико-окципитального отдела.

Сходство с целакантами в общих тенденциях к раннему появлению кости, а затем к повторному увеличению количества хряща на поздних этапах филогенеза обнаруживают также дипнои. Сравнительно полное окостенение черепа в девоне сменяется у них постепенно на уровне современных видов столь же полным охрящеванием: в черепе сохраняются только две преформированные хрящом кости в ушной области; посткраниальный скелет уже

начиная с триаса преимущественно хрящевой, тогда как девонские дипной имели массивные костные кольцевидные позвонки.

У многих лучеперых рыб, за исключением рецентных хондростей, наблюдается обратный процесс: начиная с мезозоя, прослеживается увеличение костной ткани в осевом скелете и хряща — в эндокрании. Хрящ преобладает в эндоскелете у глубоководных кистеперых рыб. По сравнению с палеонисками хрящ преобладает у них в этмоидной области и исчезает между окостенениями ушного и затылочного сегментов, вступающих в шовные соединения. На некоторых участках черепа на месте хряща развиваются соединительно-тканные мембраны (межглазничная перегородка) и эндоскелет вытесняется дермальными костями (ушная область и крышка черепа).

Многие морфологи [1319, 1797, 1958, 2174, 2208] склоняются к восприятию хряща как эмбриональной адаптации, обеспечивающей в силу пластичности наиболее благоприятные условия роста. Сохранение хряща дефинитивно, а также вторичное увеличение количества хряща в эволюции разных групп расценивается с этих позиций как отрицательная анаболия тканей [185, 813] в эндоскелете, что связывается с водным образом жизни анамний. Однако попытка отыскать адаптивный смысл этого явления — связь с механическими нагрузками, равновесием, плавучестью [2208] — мало что дает для выявления самого механизма и его причин. Связь с водным образом жизни может быть здесь чисто морфогенетической.

Процесс гистологической «эмбрионализации» путем отрицательной анаболии мог прогрессировать в ходе эволюции (с охватом ранних стадий онтогенеза), что имеет место, по-видимому, у дипной, целакантов, древних лучеперых и амфибий. Однако это отнюдь не сопровождалось превращением черепа анамний в эмбриональный. Процессы кажущейся «хондрификации» у дипной и хрящевых ганоидов при отсутствии у них настоящей энхондральной оссификации, с одной стороны, и у целакантов и амфибий при наличии у них типичной энхондральной оссификации [2073], с другой, — явления различной природы.

Таким образом, можно заключить, что хрящ и кость в эндоскелете позвоночных с самых первых этапов их эволюции образуют целостную и динамичную тканевую систему, коррелятивно связанную с экзоскелетом и обладающую определенной автономностью и способностью к самоорганизации. Развитие этой системы в процессе эволюции первичноводных позвоночных идет дивергентно и мозаично по пути последовательного замещения хрящевой ткани костной, обеспечивающей общее упрочнение эндоскелета, что нередко сопровождается редукцией экзоскелета.

Критический анализ сведений по микроструктуре хряща и преформированных хрящом костей у ископаемых позвоночных [185, 1690, 2033, 2328] позволяет отметить не только тенденции в усложнении структуры этих образований, но также и некоторые параллелизмы в рядах позвоночных.

Формы	*Состав эндоскелета*
Antiarchi	Хрящ [185]
Первые Acanthodii, некоторые Arthrodira	Обызвествленный хрящ [185]
Поздние Acanthodii, Arthrodira	Перихондральная костная манжетка [2328, 185]
Chondrichthyes	Обызвествленный хрящ [2033]
Amphibia	Костная ткань энхондрального происхождения [42, 1691]
Reptilia	Перихондральная костная манжетка и костная ткань энхондрального происхождения [2162, 2163]

Оссификация эндоскелета, как и формирование сходных типов микростроения зубов, происходит параллельно в разных филумах, демонстрируя, таким образом, принцип параллелизма дивергентных изменений гистологических структур В. П. Михайлова и А. А. Брауна [116]. Увеличение хряща в эндоскелете, прослеживающееся на более поздних этапах эволюции ряда групп позвоночных, ведет к кажущейся обратимости тканевых преобразований, отражая вместе с тем специфичность тканевого уровня. Осуществляясь по принципу отрицательной анаболии, эта «хондрификация» может рассматриваться как своего рода деспециализация, которая открывает новые пути и возможности для дальнейших преобразований отдельных структур в эволюции [185]. Асинхронность и мозаичность переходов в близких филумах (от преобладания хрящевой ткани в скелете к преобладанию костной ткани) и в то же время параллелизмы в этих процессах между разными группами, а также независимое достижение сходных структурных состояний в экзо- и эндоскелете как в близких, так и в филетически удаленных линиях — все вместе взятое заставляет с большой осторожностью относиться к попыткам создания естественной системы хрящевой и костной тканей в рядах позвоночных. Более того, как показывают наблюдения над эволюцией экзо- и эндоскелетных тканей среди первичноводных позвоночных [186, 189], использование особенностей микростроения скелетных тканей при реконструкции филогенезов и диагностике возможно лишь в сочетании с другими морфологическими признаками, доказывающими таксономическую принадлежность находок.

Можно выделить несколько путей формирования элементов костного эндоскелета [815].

1. Погружение дермальных костей внутрь тела [1630, 2328, 2330].

2. Образование костных тел позвонков вокруг хорды:

а) без участия хрящевой ткани — у костных рыб и некоторых амфибий [114] (Считалось [1948], что в данном случае имеет место выпадение хрящевой стадии. По мнению В. Г. Борхвардта [114], образование перихондральных костных манжеток без участия хряща у костных рыб и некотрых амфибий первично);

б) с участием хрящевой ткани — у всех тетрапод, за исключением некоторых амфибий.

3. Образование перихондральных костных манжеток вокруг

хрящевых моделей, в результате чего возникли преформированные хрящом кости:

а) без настоящей энхондральной оссификации у хрящевых ганоидов и двоякодышащих (Р. У. Хайнс [1691] считает этот способ вторичным. По В. П. Пегете [814], это явление первично;

б) с последующим замещением хрящевой ткани костной, типичной энхондральной оссификацией, но без костномозгового кроветворения — у костных ганоидов, костистых рыб, многоперых, кистеперых и некоторых амфибий;

в) с энхондральной оссификацией и костномозговым кроветворением — у некоторых амфибий и всех амниот.

Не преформированные хрящом кости эндоскелета всех позвоночных вне зависимости от их положения в системе развиваются очень сходно, на что в свое время обратил внимание еще А. Келликер [1840]. Способ развития мембранных костей получил название интрамембранной оссификации [1129].

В местах, где в будущем будет развиваться кость, обособляются остеогенные участки мезенхимы, что выражается в увеличении числа и толщины коллагеновых волокон. Мезенхимные клетки оттесняются волокнами к периферии. Эти клетки в это время имеют звездчатую или веретеновидную форму. Затем они округляются, а их отростки утолщаются и соединяются с подобными отростками соседних клеток. Таким путем остеогенные клетки превращаются в остеобласты, которые продуцируют основное вещество костной ткани. В клеточной костной ткани всех позвоночных остеобласты окружаются органическим матриксом костной ткани и превращаются в остеоциты. В очень молодой бесклеточной костной ткани некоторых костистых рыб остеобласты могут также замуровываться, приобретая сходство с остеоцитами клеточной кости [1972]. В дальнейшем развитие клеточной и бесклеточной костей идет за счет надкостницы (периоста). В результате периостального остеогенеза образуется грубоволокнистая костная ткань [2462; см. табл. 6]. В клеточных костях остеобласты замуровываются органическим матриксом костной ткани, а в бесклеточной кости в этот момент остеобласты исчезают. Заметить разрушение остеобластов очень трудно и поэтому создается впечатление, что остеобласты периоста «отступают» от бесклеточного костного матрикса [1972]. Возможно, что таким путем формировался аспидин у агнат.

Образовавшаяся грубоволокнистая костная ткань у позвоночных может разрушаться, на ее месте формируется скорлуповая (пластинчатая) костная ткань [2462; см. табл. 6].

Развитие хряща и преформированных хрящом костей в онтогенезе у современных позвоночных. Попытки проследить усложнение микроструктуры преформированных хрящом костей предпринимались неоднократно [894, 1311, 1327, 1539, 1880].

Сравнительное исследование [2073] этих костей в ряду позвоночных (круглоротых, хрящевых рыб, хрящевых ганоидов, двоякодышащих, костистых рыб, амфибий, рептилий, птиц, метате-

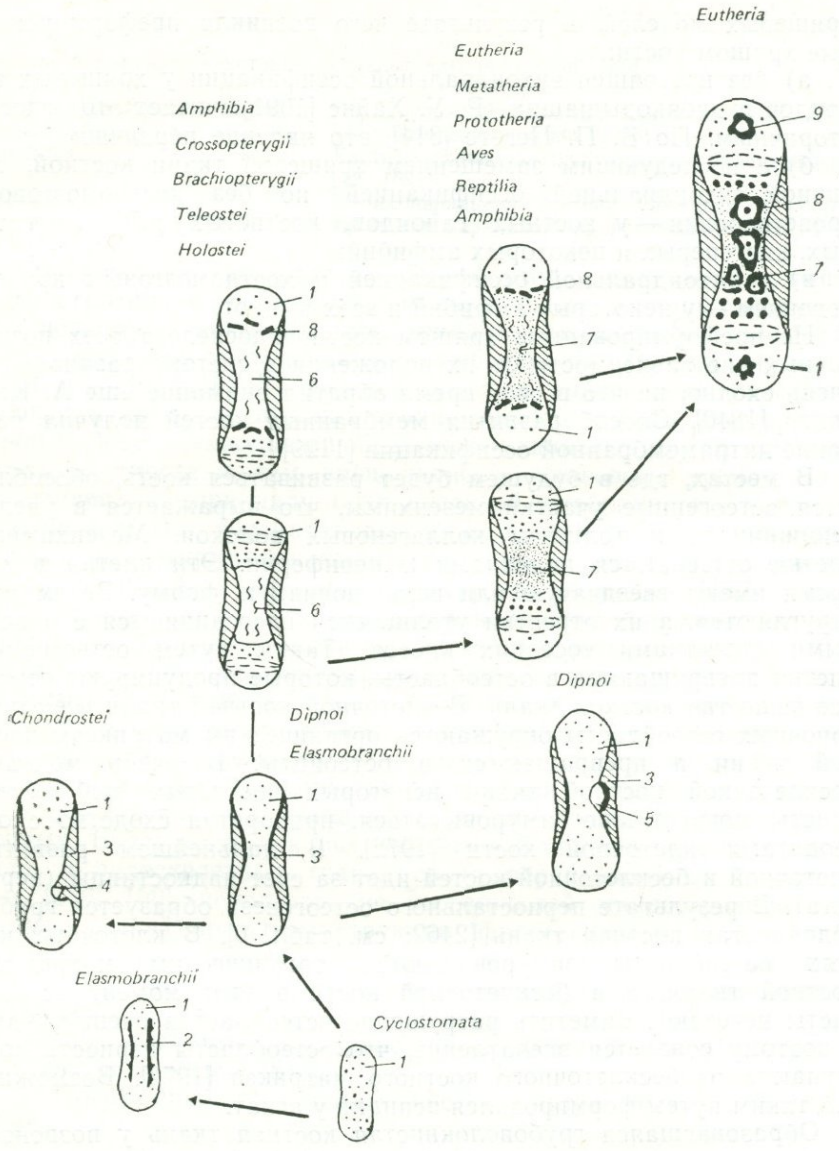


Рис. 77. Усложнение микроструктуры преформированных хрящом костей в онтогенезе современных позвоночных. *По В. П. Гегете.*

1 — хрящевая ткань; *2* — локальная кальцификация хряща; *3* — перихондральная костная манжетка; *4* — примитивная энхондральная оссификация; *5* — локальная резорбция хряща; *6* — медуллярная полость; *7* — миелоидная ткань; *8* — трабекулы энхондральной костной ткани; *9* — вторичный центр оссификации

рий и эутерий) позволило выявить усложнения в их микроструктуре, которые происходят путем анаболии и девиации (рис. 77).

Эндоскелет современных круглоротых в течение всей жизни остается хрящевым. Хрящ круглоротых богат хондроцитами и беден основным веществом. В онтогенезе хрящевых рыб элементы эндоскелета проходят две стадии: хрящевой закладки и локальной кальцификации хряща. Хрящ хрящевых рыб богат основным веществом. Перихондральные костные манжетки описаны в нейральных дугах собачьей акулы [2074].

У двоякодышащих (лепидосирен и неоцератод) преформированные хрящом кости проходят также две стадии — хрящевой закладки и перихондральной костной манжетки, а у протоптеруса еще и третью стадию — локальной резорбции хряща.

У хрящевых ганоидов различают три стадии: хрящевой закладки, перихондральной костной манжетки и примитивной энхондральной оссификации (разновидность периостальной). При примитивной энхондральной оссификации костная ткань образуется вокруг каналов, заходящих из перихондральной костной манжетки в хрящ, преформировавший кость [812]. Хрящ при этом не теряет своей непрерывности по всей длине кости. Образование костной ткани по ходу каналов, проникающих в хрящ, было отмечено ранее у ископаемых агнат и гнатостомат [2328, 2329].

Преформированные хрящом кости костистых рыб в онтогенезе проходят четыре стадии: 1) хрящевой закладки; 2) перихондральной костной манжетки; 3) образования медуллярных полостей вследствие резорбции хряща; 4) энхондральной оссификации. У мелких представителей костистых рыб описаны только первые две стадии [1691].

Первая и вторая стадии сходны у костных ганоидов и многоперых, а также у двоякодышащих, хрящевых ганоидов и костистых рыб, а дефинитивная микроструктура этих костей у костных ганоидов, многоперых и кистеперых (латимерия) соответствует морфологическим характеристикам четвертой стадии костистых рыб. По-видимому, преформированные хрящом кости упомянутых рыб в онтогенезе также проходят четыре стадии.

У амфибий известны два способа развития преформированных хрящом костей. Древний, такой же как и у костистых рыб (по способу анаболии), и более прогрессивный. При втором способе в образующейся медуллярной полости на третьей стадии (девиации) появляется кроветворный костный мозг, который сохраняется и на четвертой стадии энхондральной оссификации.

Амниоты унаследовали последний способ развития костей от амфибиеобразных предков. Их кости в онтогенезе проходят стадии хрящевой закладки, перихондральной костной манжетки, образования медуллярных полостей вследствие резорбции хряща и начала миелогенеза, энхондральной оссификации [1]. Третья

[1] В. П. Пегета и М. В. Бевольская показали, что в онтогенезе длинных костей нанду энхондральная оссификация предшествует миелогенезу.

и четвертая стадия у большинства Eutheria начинаются почти одновременно.

При сравнении конечных стадий развития преформированных хрящом костей в ряду современных позвоночных обнаруживаются такие же закономерности в усложнении их дефинитивной микроструктуры, как и в их онтогенезе [2073]:

Формы	*Тканевой состав эндоскелета*
Cyclostomata	Хрящевая ткань (необызвествленная)
Chondrichthyes	Хрящевая ткань (локально обызвествленная)
	Костная ткань перихондрального происхождения (?)
Chondrostei	Хрящевая ткань; костная ткань результат перихондральной и примитивной энхондральной оссификации (модификация перихондральной)
Dipnoi	Хрящевая ткань; костная ткань — результат перихондральной оссификации (у лепидосирена и неоцератода)
	Хрящевая ткань локально резорбирована, костная ткань перихондрального происхождения (у протоптеруса)
Holostei	Остатки хряща, преформировавшего кость; костная ткань перихондрального, периостального и энхондрального происхождения, образование медуллярной полости вследствие резорбции хряща
Brachiopterigii	
Teleostei	
Crossopterigii	
Amphibia	У части тот же тканевой состав, что и у предыдущей группы; у остальных помимо остатков хряща, костной ткани перихондрального, периостального и энхондрального происхождения в медуллярной полости обнаруживается кроветворный костный мозг
Reptilia	Остатки хряща; костная ткань перихондрального, периостального и энхондрального происхождения, кроветворный костный мозг в медуллярных полостях
Aves	
Prototheria	
Metatheria	
Eutheria	

Перихондральная (соответственно периостальная) часть преформированных хрящом костей у всех позвоночных независимо от их положения в системе развивается удивительно сходно (по типу интрамембранной оссификации), на что обращали внимание уже давно [1840]. Сравнение стадий онтогенеза преформированных хрящом костей с дефинитивной микроструктурой хряща у современных и ископаемых позвоночных позволяет утверждать, что закономерности усложнения их микроструктуры в онто- и филогенезе идентичны [2073].

Эндохондральная оссификация проявляется в образовании трабекул костной ткани на остатках резорбированного хряща, преформировавшего кость, причем у низших и у высших позвоночных костная ткань эндохондрального происхождения всегда тонковолокнистая.

Усложнение микроструктуры посткраниального осевого скелета. В осевом скелете позвоночных представлены элементы различного происхождения. Преформированные хрящом кости черепа, нейральные и гемальные дуги позвоночника формируются таким же путем, как и другие скелетные элементы, развивающиеся на хрящевой основе.

В развитии же тел позвонков имеются особенности, связанные с наличием хорды. Но хорда, как и необызвествленный хрящ, в ископаемом состоянии не сохраняется. Поэтому отношения между хордой и хрящевыми либо костными элементами осевого скелета реально прослеживаются только на неонтологическом материале [113, 114].

У современных бесчерепных и круглоротых хорда сохраняется в течение всей жизни и несет хрящевые нейральные дуги. Среди современных эласмобранхий известны формы, у которых нет тел позвонков (наиболее примитивные), и формы с хрящевыми телами позвонков [114]. У современных эласмобранхий (кладодонтиды и хибодонтиды) осевой скелет представлен также исключительно хордой [2210].

У хрящевых ганоидов и современных двоякодышащих тела позвонков отсутствуют. В то же время у ископаемых двоякодышащих имелись хорошо развитые тела позвонков в виде костных амфицельных дисков с маленькими отверстиями для хорды или без них [194]. Г. П. Шультце в 1971 г. пытался найти хрящевую ткань в телах позвонков ископаемых двоякодышащих. Т. С. Вестолл и С. М. Эндрюс [1276] полагают, что хрящевые элементы могли присутствовать в позвонках многих ископаемых кистеперых рыб. В то же время у современного представителя кистеперых (латимерии) тел позвонков нет.

По представлениям В. Г. Борхвардта [113], тела позвонков в эволюции разных групп костных рыб (за исключением панцирной щуки) возникали сразу костными, причем хрящевая стадия полностью отсутствовала на всех стадиях онтогенеза. По его мнению, хрящевая стадия появляется только у тетрапод.

Проведенная ревизия структуры позвонков у ископаемых рипидистных кистеперых [195] дает возможность предполагать, что морфогенез позвонков у древних рыб отличается большой пластичностью и их формирование происходило, согласно гипотезе Ж. Лаерма [1861], под значительным влиянием механических нагрузок, связанных с локомоцией в водной среде. С переходом к тетраподам происходила принципиальная перестройка позвоночника, которая могла идти по пути значительных изменений в онтогенезе. Вместе с тем механизм взаимоотношений между хрящевой, костной и миелоидной тканями в развитии элементов позвонков на уровне амниот принципиально, по-видимому, не отличался. Поэтому усложнение микроструктуры в телах позвонков тетрапод в онто- и филогенезе могло происходить путем анаболии и девиаций, по А. Н. Северцову.

Гистоструктура и развитие скорлупы яиц. Твердая скорлупа яиц зауропсид слагается карбонатом кальция: у птиц, динозавров, крокодилов, чешуйчатых и ринхоцефалов — в форме кальцита; у черепах — в форме арагонита; в малых количествах присутствует и карбонат магния [1344, 2400, 2062]. Минеральная составляющая скорлупы пронизана сетью органического матрикса, имеющего мукополисахаридно-протеиновый состав [1561, 1960, 2400].

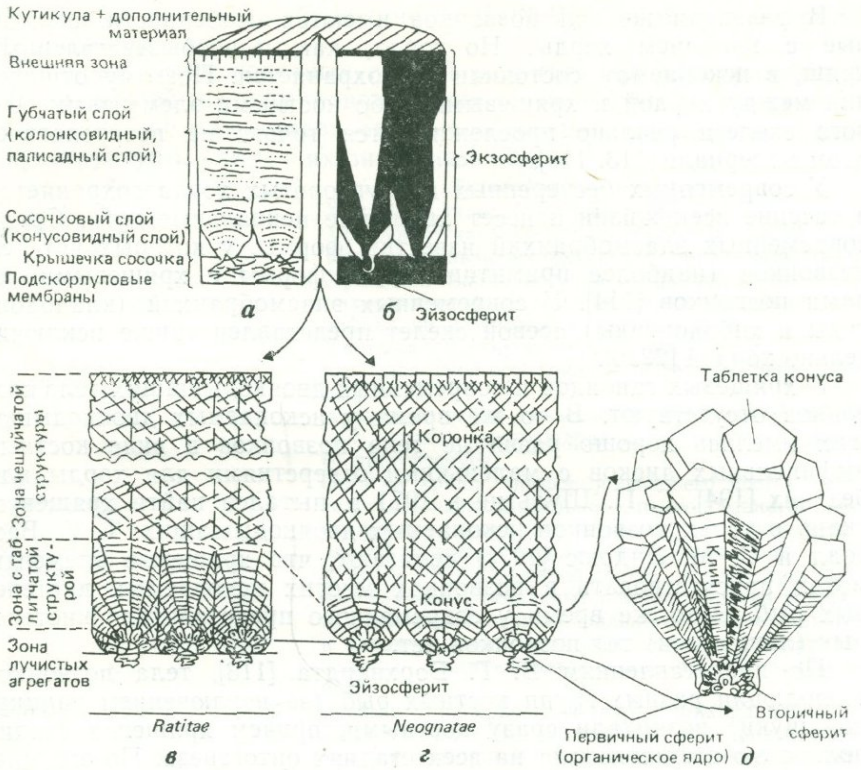


Рис. 78. Микроструктура скорлупы яиц. *По Х. К. Эрбену* с изменениями.

Строение скорлупы яиц птиц в радиальном сечении под оптическим микроскопом: *а* — в неполяризованном свете; *б* — в поляризованном свете; *в, г* — схема микроструктуры скорлупы яиц бескилевых и килевых птиц по данным СЭМ; *д* — трехмерное изображение структуры сосочка (крышечки сосочка и конуса); внутри крышечки сосочка — первичный сферит, окруженный лучистыми кристаллитами, горизонтальная исчерченность клиньев означает слои прироста; в пределах клина субмикроскопические элементы достраиваются до многоугольных таблеток

В строении скорлупы яиц на радиальном (поперечном) сечении в зависимости от методов изучения традиционно подчеркивается либо ее горизонтальная (параллельно линиям прироста), либо вертикальная (вдоль направления прироста) структурированность (рис. 78). При исследовании в световом неполяризационном и сканирующем электронном микроскопах скорлупа яиц птиц (модельный объект) отчетливо делится на горизонтальные слои (см. рис. 78, *а, в*) — сосочковый (нижний) и губчатый (верхний). Губчатый слой выявляется в той или иной степени как морфологически «целое» образование; сосочковый слой состоит из отчетливых отдельностей (сосочков, или конусов), слагаемых радиирующими субъединицами — «клиньями» (см. рис. 78, *г*). При исследовании шлифов в поляризованном свете скорлупа яиц подразделяется на вертикальные единицы — экзосферитты, внутри которых выявляются субъединицы, одновременно затухающие при вращении столика микроскопа в скрещенных николях;

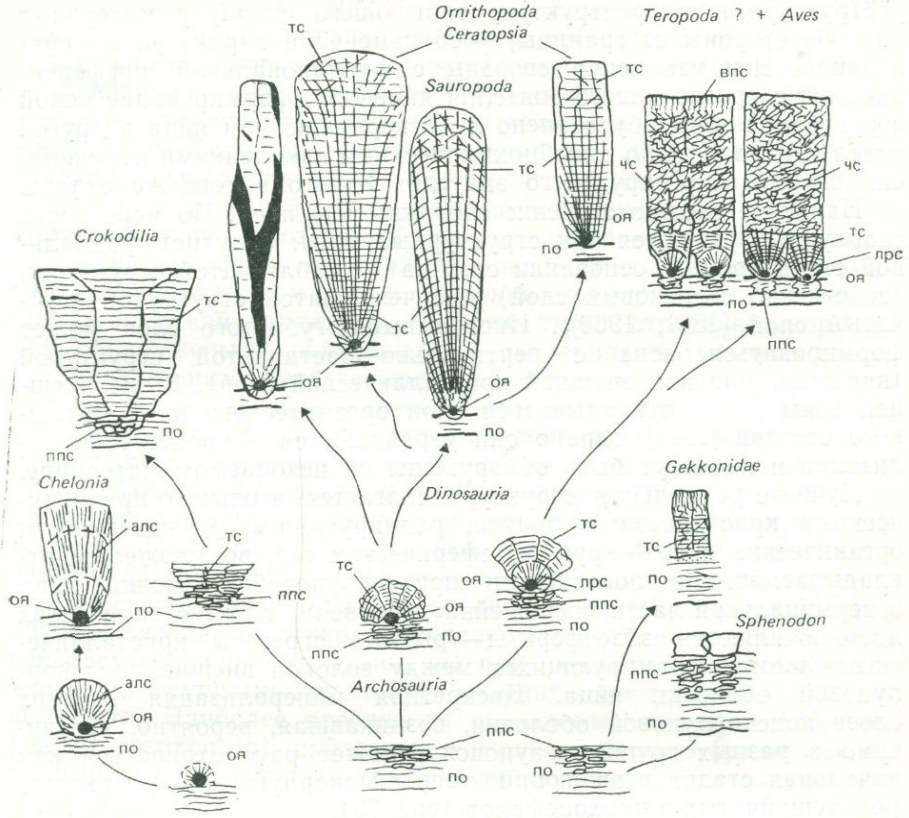


Рис. 79. Эволюционные преобразования в структуре скорлуповой оболочки яйца у зауропсид (тонким контуром показаны гипотетические стадии). *К. Е. Михайлов*, оригинал.

Структуры: алс — арагонитовая лучистая, впс — вертикально-пластинчатая, прс — лучисто-радиальная (кальцитовая); ппс — первичная пластинчатая, тс — таблитчатая, чс — чешуйчатая (слагает губчатый слой); оя — органическое ядро; по — подскорлуповая оболочка (кожистая оболочка у лепидозавров)

горизонтальная стратификация скорлупы, напротив, совершенно не прослеживается (см. рис. 78, *б*).

Эти два аспекта структурированности скорлупы, строго говоря, отражают разные физические свойства объекта и говорят о двойственности его природы. Выявляемая поляризационными и дифракционными методами кристаллография материала скорлупы яиц *не связана с морфологическими особенностями биогенного* минералообразования и потому малоинформативна для изучения скорлупы в таксономическом и филогенетическом аспектах. Напротив, горизонтальная стратификация скорлупы на зоны (слои) с разными типами структуры, обнаруживаемая в СЭМ, отражает биологически детерминируемые особенности минерализации. Границы между структурными зонами свидетельствуют о перерывах в минерализации; отсутствие преемственности в мик-

роструктуре и макроструктуре слагающего скорлупу материала (по обе стороны от границы) — об изменении характера минерализации. Эти изменения связаны с функциональной дифференциацией секретирующего эпителия яйцевода: формирование новой структурной зоны обусловлено либо перемещением яйца в другой отдел яйцевода, либо цитобиохимическими изменениями в функционировании секретирующего эпителия одного и того же отдела.

Наиболее сложно строение скорлупы яиц птиц. По мере роста скорлупы образуются три структурные зоны: с лучисто-радиальной структурой (в основании сосочка), с таблитчатой структурой (собственно сосочковый слой) и с чешуйчатой структурой (губчатый слой [1561, 1960]). Иногда выше губчатого слоя может формироваться зона с вертикально-пластинчатой структурой (внешняя зона или внешний кристаллический слой). Выше внешней зоны могут откладываться слои органического или смешанного состава [1344], однако они утрачиваются в процессе фоссилизации и не могут быть обнаружены на ископаемом материале.

Лучисто-радиальная структура слагается игольчато-призматическими кристаллами кальцита, радиирующими от поверхности органических ядер — крупных сферических тел, во множестве откладываемых на поверхности подскорлуповой оболочки яйца в терминальной части «перешейка» яйцевода. Ниже органических ядер появляются эйзосфериты — рыхлые агрегаты кристаллических пластин, формирующихся между волокон внешней подскорлуповой оболочки яйца. Дискретная минерализация верхних слоев подскорлуповой оболочки, возникавшая, вероятно, независимо в разных группах зауропсид, может рассматриваться как начальная стадия в эволюции твердой скорлупы яиц у архозавров, чешуйчатых и ринхоцефалов (рис. 79).

Собственно сосочковый и губчатый слои (большая часть скорлупы) формируются у птиц уже в следующем за «перешейком» отделе яйцевода — «скорлуповой железе». Таблитчатая структура, слагающая «клинья» сосочка, представлена плотно спрессованными стопками пластинчатых агрегатов кальцита (см. рис. 78, *г*). Губчатый слой, сложенный чешуйчатой структурой, представляет собой совершенно новое образование в эволюции скорлуповой оболочки яйца. Кроме скорлупы яиц птиц он обнаружен в скорлупе яиц некоторых меловых динозавров (вероятно, тероподов). «Орнитоидное» строение скорлупы яиц, свойственное птицам и тероподам, характеризует наиболее прогрессивную из трех линий филогенеза скорлуповой оболочки яйца у архозавров.

Совершенно особый тип строения скорлупы яиц характерен для зауропод, орнитопод и цератопсов. У этих динозавров вся скорлупа представлена одной структурной зоной (с таблитчатой структурой), формирующейся непосредственно выше органического ядра. Вертикальная отдельность скорлупы морфологически представляет собой здесь веер тонких радиирующих «клиньев» (эта зона целиком аналогична зоне «клиньев» в скорлупе яиц птиц). В пределах этой линии филогенеза скорлуповой оболочки

яйца разным группам динозавров свойственны разные варианты строения скорлупы, отличающиеся морфологическими особенностями экзосферитов и строением поровых каналов [1003, 1004].

Совершенно особое строение скорлупы яиц (третья линия филогенеза скорлуповой оболочки у архозавров) характерно для крокодилов. Крупные массивные «клинья» также сложены здесь исключительно таблитчатой структурой; отсутствует не только зона с лучисто-радиальной структурой, но и органическое ядро [1561]. Независимо от архозавровой линии зауропсид появилась скорлупа яиц у черепах: она сложена арагонитом и не имеет гомологичных архозавровым типам строения гомологичных элементов кристаллической структуры. Особые типы строения скорлупы яиц обнаружены у ринхоцефалов (гаттерия) и гекконов [2062].

Значительный интерес представляет многослойная скорлупа яиц динозавров из верхнемеловых отложений в Южной Франции. Строение этой скорлупы рассматривалось как патология, повлиявшая на исчезновение обитавших в меловое время на территории Южной Франции динозавров [1559, 1561]. В последнее время многослойную скорлупу яиц не связывают с проблемой вымирания. Подобные патологии известны у черепах и вызываются задержкой кладки яиц в яйцеводе до следующего цикла овуляции.

Не все рептилии откладывают яйца с твердой скорлупой. Яйца ящериц (исключая гекконов, гаттерию), змей и, вероятно, ряда ископаемых групп имеют (имели) лишь кожистую оболочку с отдельными группами кристаллов кальцита (или без них) на поверхности. Наиболее древние из ископаемых яиц рептилий (вероятно, текодонтов), найденные в верхнем триасе Африки, также, видимо, имели кожистую, эластичную оболочку.

* * *

Исследование гистогенезов твердых тканей экзоскелета у представителей разных групп позвоночных имеет большое значение для их классификации, систематики и использования в биостратиграфии. Во избежание ошибок важно не только установить степень родства между группами, но и проследить направленность и закономерности развития гистологических особенностей эволюции. Результаты изучения экзоскелета позвоночных все более широко применяют в геологической практике. Использование мелкофрагментного материала для корреляции отложений (в особенности континентальных) с каждым годом все более расширяется. Особенно успешно в стратиграфии используют элементы экзоскелета (чешуя, зубы, дискретные части панциря, фрагменты костей таких групп, как телодонты, гетеростраки, акантоды, кистеперые, стегоцералы, ископаемые рептилии).

Исключительно важную роль играют микроостатки экзоскелета позвоночных при расчленении и корреляции разнофациальных раннепалеозойских отложений (в первую очередь, прибрежно-морских, дельтовых и лагунных). При помощи химической препаровки из этих отложений удается получить массовый и

разнообразный материал фосфатного состава. В процессе его обработки, как правило, ведутся микроструктурные исследования и на их основе определяется таксономическая принадлежность остатков. Большое значение при этом имеет выяснение принципов роста кожных окостенений у разных групп низших позвоночных. Если остатки экзоскелета (например, чешуи бесчелюстных и рыб) представлены разными возрастными стадиями, то удается проследить их онтогенетическое развитие. В частности, удается восстановить те изменения, которые происходили с момента закладки чешуи в кориуме до ее дефинитивного состояния. Это дает возможность установить тип роста чешуи, связав его с систематическим положением. Исследования такого направления в сочетании с морфологическими и учетом топографической изменчивости чешуйного покрова позволяют приблизить искусственную классификацию, разработанную на основе дискретных частей экзоскелета, к естественной.

Правильное определение родовой и видовой принадлежности микроостатков дает возможность успешно применять их при выделении дробных стратиграфических подразделений и разработке зональной стратиграфии.

2.5. МИКРОСТРУКТУРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ПАЛЕОБОТАНИКЕ

Термин «гистология» почти не употребляется в ботанике и палеоботанике, хотя Э. Гофман [1746] и назвала свою книгу «Палеогистология растений». Гораздо употребительнее термин «анатомия растений», означающий любое микроструктурное исследование — от ультраструктуры клеточных стенок до расположения тканей в органе. В последние десятилетия отмечается все большее сближение анатомии и морфологии растений, хотя самостоятельность обеих дисциплин еще сохраняется в вузовских программах, библиографических рубрикаторах, названиях лабораторий и в других случаях. Показательно, что в учебниках и сводках по анатомии растений приводятся сведения об общем облике органов, т. е. об их морфологии, а в аналогичных изданиях по морфологии все больше места отводится изложению микроструктуры органов.

Прогрессирующее слияние анатомии и морфологии, наблюдаемое при изучении и современных, и ископаемых растений, отчасти связано с тем, что само разграничение макро- и микроструктурных признаков очень условно. Например, жилкование листа может интерпретироваться по-разному. Даже если считать общее расположение жилок макроморфологическим (эпиморфологическим) признаком, то все равно для изучения наиболее тонких жилок и поведения жилок у края надо прибегать к микроструктурным (микроморфологическим) исследованиям. У ископаемых растений о расположении жилок порой приходится судить по упорядоченности эпидермальных клеток. Если же мы хотим просле-

дить ход жилок из стебля в лист, то это будет уже классический пример анатомического исследования.

Тем не менее можно привести аргументы и в пользу самостоятельности анатомии и морфологии растений в некоторых существенных отношениях. В теле высшего растения, как любого другого многоклеточного организма, с большей или меньшей четкостью намечается иерархизация структуры, образующая ряд «органы — ткани — клетки — внутриклеточные структуры (вплоть до молекулярных)». Соответственно уровням этой иерархии можно обособить и области исследования — морфологию (точнее, органологию), гистологию (анатомию), цитологию и молекулярную биологию. Иногда разграничение задач между этими дисциплинами вполне возможно. Нас может интересовать листорасположение, формулы которого устанавливаются безотносительно к анатомическим признакам листьев и стебля. Гистологическим (анатомическим) будет исследование признаков вторичной древесины, когда общая архитектоника ствола опускается. Цитологические исследования на палеоботаническом материале выполняются тогда, когда производится сравнение поровости трахеид у разных растений и прослеживается эволюция этого признака.

Самостоятельность макро- и микроморфологического исследования сохраняется в палеоботанике и по ряду других причин. Палеоботаник нередко вынужден ограничиться макроморфологическим исследованием, если микроструктура остатков не сохранилась. В микроструктурном исследовании иногда нет необходимости (если точное определение систематического положения остатка возможно и без того) или возможности (в условиях производственной определительской работы). Некоторые исследования, наоборот, не затрагивают область макроморфологии. Так, при изучении обломков вторичной древесины мы ограничиваемся микроструктурными признаками.

Разграничение макро- и микроморфологических признаков и соответственно морфологии и анатомии особенно условно при изучении микроскопических остатков или органов, имеющих микроскопические размеры. Так, споры и пыльца в приведенной выше иерархии структур могут рассматриваться и как органы (когда они уже высеялись из спорангиев или когда мы имеем в виду мегаспоровую мембрану семени), и как клетки (когда они находятся на стадии спороцитов). Заметим, что в отечественном реферативном журнале «Ботаника» принято помещать рефераты по строению спор и пыльцы в рубрику «Морфология». Расположение корневых органов вроде бы должно входить в предмет морфологии. Однако когда речь идет о микроскопических ризоидах моховидных, то их расположение описывается вместе с микроструктурными признаками, что определяется не какими-либо принципиальными соображениями, а просто применением микроскопической техники.

Из-за тесной связи морфологии и анатомии в ботанике нет смысла здесь рассматривать все аспекты анатомических исследо-

ваний ископаемых растений, так как тогда пришлось бы повторять многое из того, о чем сказано в главе, посвященной морфологическим исследованиям. Поэтому ниже рассмотрены лишь вопросы, касающиеся собственно микроструктурных исследований в палеоботанике.

Ископаемые растения стали объектом анатомического исследования на заре развития палеоботаники. Когда Р. Гук пришел к выводу, что окаменелости, внешне сходные с древесиной, действительно являются таковой, то он опирался прежде всего на микроструктурные признаки. Клеточная структура ископаемых растений нередко хорошо видна просто в сильную лупу. Поэтому не удивительно, что анатомические признаки некоторых ископаемых растений отмечались в описаниях и включались в иллюстрации ранних палеоботанических работ. В публикациях 30-х годов прошлого века мы находим уже довольно много анатомических сведений. Специально анатомией ископаемых растений первым занялся Г. Уитхэм, применивший технику изготовления тонких шлифов. Соответствующие его публикации относятся к 1831 и 1833 гг. С тех пор в литературе регулярно появлялись статьи и даже монографии, специально посвященные той же теме. Уже тогда палеоботаникам стало ясно, насколько расширяется представление об ископаемых остатков растений, если удается изучить их анатомическую структуру. Анатомические признаки довольно быстро проникали в диагностику многих вымерших таксонов. Дальнейшая история анатомических палеоботанических исследований изложена в книгах Г. Н. Эндрьюса [1274] и Э. Гофман [1746]. Сейчас технические средства, позволяющие изучать микроструктуру растительных остатков, весьма обширны. Кроме традиционных, введенных еще в прошлом веке методов мацерации фитолейм и изготовления шлифов и пришлифовок, сейчас применяют разнообразные другие методы — приготовление пленочных оттисков и латексных слепков, разные способы травления остатков, электронную микроскопию и др. [683, 2370].

Поскольку литература по анатомии растительных остатков необозримо велика, мы остановимся только на наиболее общих вопросах — на смысле микроструктурных исследований, их возможностях и ограничениях. Общий смысл микроморфологических исследований можно свести к следующим основным положениям.

1. Многие типы органов могут быть установлены лишь путем анализа анатомических признаков. Так, без обращения к этим признакам невозможно различить у зигоптеридиевых папоротников стебли, филлофоры и черешки. Само по себе взаимное расположение этих частей в теле растения не позволяет их разграничить. Без проведения анатомических исследований легко совершить крупные морфологические ошибки. Спорофиллы плауновидных на отпечатках бывают очень сходными с семенными чешуями хвойных. Оба типа органов нередко смешивались. Пластинка спорофилла имитировала семенную чешую, спорангий — семя, и наоборот. Можно легко принять ложный ствол некоторых папорот-

ников, сложенный компактно расположенными черешками и воздушными корнями (иногда те и другие заключены в паренхимную массу), за настоящий ствол. Случалось, что окатанные обломки таких ложных стволов принимались за стробилы. В этих случаях простейшее анатомическое исследование позволяет вскрыть или предотвратить ошибку.

2. Микроструктурные исследования резко расширяют круг признаков растительных остатков, делают наши знания несравненно более полными.

3. Перед палеоботаникой стоит непреходящая задача установления прижизненной связи частей, встречающихся в захоронениях дисперсно. Микроморфологические признаки широко используют как маркеры, указывающие на принадлежность разных частей (например, листьев и фруктификаций) одним и тем же растениям (см. 1.4.).

4. Поскольку изменения в морфологических интерпретациях и установление новых признаков (в том числе касающихся общего облика растений, реконструированного с помощью маркеров) так или иначе ведут к таксономическим следствиям, микроморфологические исследования стали непременным условием полноценного таксономического анализа. Многие группы ископаемых растений вообще не поддаются систематизации без привлечения микроморфологических признаков. Таковы моховидные, многие папоротники и голосеменные. Основные диагностические признаки родов ископаемых моховидных — это микроструктура листьев и талломов. Бывали случаи, когда остатки мхов относили по эпиморфологическим признакам к хвойным и плауновидным. Без изучения микроструктурных эпидермально-кутикулярных признаков листьев нельзя надежно определить многие роды цикадовых, гинкговых, хвойных и других групп. Точное определение и систематизация папоротников требует знания микроструктуры спорангиев и спор, а в некоторых случаях — черешков, филлофоров и стеблей. В палеоботанике от микроструктурных исследований зависит не только морфология, но и номенклатура растений. Остатки одних и тех же растений могут обозначаться разными родовыми и видовыми названиями в зависимости от того, известна или нет их микроструктура (см. 4.1).

5. Поскольку точная диагностика растительных остатков связана с микроморфологическими исследованиями, последние приобретают непосредственное практическое значение всюду, где необходима точная диагностика, т. е. в стратиграфии, палеобиогеографии, палеогеографии, палеоэкологии, тектонике и других дисциплинах. Нередко случается, что группы растений, имевшие незначительное стратиграфическое значение, приобрели статус важных руководящих ископаемых после того, как их остатки были изучены микроструктурно и систематика была соответственно существенно усовершенствована. Таковы листья верхнепалеозойских кордаитантовых Ангариды, мезозойских гинкговых чекановскиевых и хвойных.

Некоторые микроструктурные признаки могут служить хорошими индикаторами той среды, в которой произрастали растения. Общеизвестно значение слоев (колец) прироста и особенно их отсутствия как показателя климатических условий (слои прироста отсутствуют только у растений несезонного экваториального климата). Многолетние манокси́лические стволы известны только в безморозном климате. По воздушным полостям в корнях можно судить о сильном обводнении местообитаний. Перечисленные признаки относятся к микроструктурным. Можно еще упомянуть кseроморфные признаки кутикулы, которые не обязательно прямо указывают на сухость местообитаний и нуждаются для экологической интерпретации в учете дополнительных признаков, таких, как макроморфология листьев и побегов, структура захоронений и др.

7. Изучение микроструктуры растительных остатков имеет большое значение для выяснения материнского вещества и условий образования угольных пластов. В этих случаях изучают микроструктуру остатков в угольных почках и непосредственно в угле.

Естественно, что микроструктурные исследования возможны далеко не всегда. Нередко встречается растительный остаток настолько плохой сохранности, что никакими методами изучить его микроструктуру невозможно, особенно если это только отпечаток на грубой породе. Однако очень часто могут быть изучены хотя бы какие-то микроструктурные признаки, в особенности относящиеся к поверхности листа или иного органа. Оттиски клеток отпечатываются на породе, видны на угольной корочке (фитолейме) или покрывающей ее кутикуле. Реже встречаются остатки с минерализованными внутренними тканями. Применяемая в этих случаях палеоботаническая техника заключается, во-первых, в специальной обработке растительных остатков для «проявления» скрытых структур (мацерация, изготовление срезов, травление и др.) и, во-вторых, в специальной технике наблюдения бывших изначально или выявленных в ходе обработки структур (световое или электронное микроскопирование, фотографирование в различных лучах и др.).

Сейчас нельзя назвать ни одной микроморфологической особенности растений, которая заведомо никогда не сохраняется и потому никогда не будет известной палеоботаникам. Степень полноты сохранности микроструктур бывает поразительной (рис. 80). Могут сохраняться даже такие внутриклеточные структуры, как тилакоиды хлоропластов и хромосомы [1368, 2012]. Кажется очевидным, что сохранение столь тонких структур возможно лишь в исключительно благоприятных тафономических условиях. Действительно, такие тонкие детали удавалось наблюдать лишь в очень немногих случаях. Однако вполне вероятно, что сохранение очень тонких структур более обычно, но мы просто еще не нашли средств эти структуры выявлять. На такую возможность указывают недавние исследования высокометаморфизованных уг-

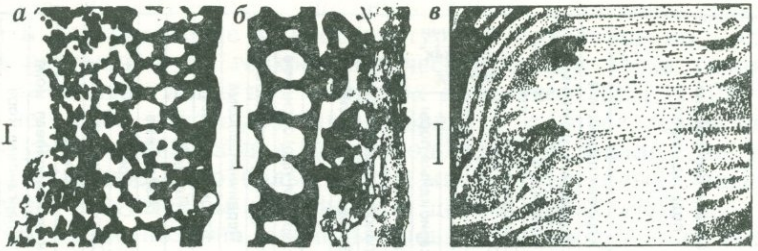


Рис. 80. Сохранность ультраструктуры растений в ископаемом состоянии:
а — предпыльца *Dolerotheca formosa* Schopf (*Trigonocarpales*); поперечный разрез экзины с альвеолярной структурой; *б* — такая же предпыльца, показана внешняя часть экзины с сохранившимися остатками тапетальной мембраны; *в* — строение хлоропласта из миоценового листа *Betula*, сохранилась мембранная система; на *а*, *б* линейка 1 мкм, на *в* — 100 нм; рис. *а*, *б* по фотографиям из *Т. Н. Тейлора*, *в* — из *К. М. Никласа* и *Р. М. Брауна*

лей с помощью метода ионного травления [485]. В углях, в которых обычными углепетрографическими методами не обнаруживается практически никаких первичных структур растительных остатков, ионное травление выявляет весьма тонкие детали. Это не только форма и расположение клеток, но и внутриклеточные органеллы, включая плазмодесмы между клетками. Вполне возможно, что в дальнейшем удастся применить ионное травление и для менее метаморфизованных углей, а также для изучения микроструктуры фитолейм на отпечатках, не поддающихся обычным микроструктурным методам изучения.

Каким образом сохраняются наиболее тонкие структуры растений, пока неизвестно. Впрочем, переход в ископаемое состояние и более грубых структур во многом непонятен [2235]. Лучше всего казались изученными процессы преобразования клеток и тканей в углях, но, как показало применение ионного травления, в действительности эти процессы были поняты неправильно.

Серьезные ограничения в применении микроструктурных методов — деформация растительных остатков, их сильное сплющивание, нередко сопровождаемое боковым смещением, перекристаллизация внутренних частей растений, коррозия органического вещества и другие вторичные процессы. Материал может пострадать и по вине людей от отсутствия должной осторожности при сборах и хранении образцов. Случается, что фитолейма или минерализованная корочка теряется, а остается только отпечаток растения.

Изучение микроструктуры растительных остатков связано и с трудностями в интерпретации наблюдений. Требуется разобраться в типах клеток и тканей, их взаимном положении, в изменении микроструктуры по всему остатку. Далее надо разобраться в таксономическом, экологическом или ином значении выявленных признаков. В общем, здесь палеоботаник сталкивается с теми же вопросами, что и при интерпретации макроморфологических признаков. Микроструктуры столь же подвержены сложной изменчивости, так же часто проявляют параллелизм и конвергенцию, что и макроструктуры. Конвергенция микроструктур может быть уди-

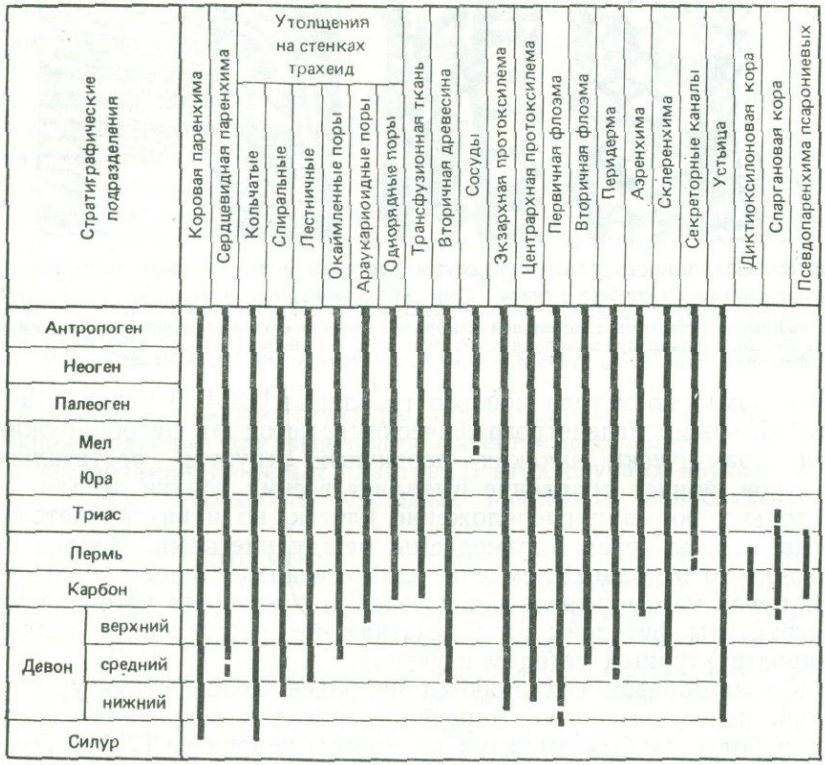


Рис. 81. Стратиграфическое распространение отдельных типов клеток и тканей высших растений. *По Х. П. Бенке, У. Г. Челонер, Н. Ширин, Э. Гофман*

вительно полной. Например, даже с помощью электронной микроскопии не удается выявить признаки, отличающие тонкую организацию (строение мешка, микрогаметофита и др.) пыльцевых зерен каллистофитовых (класс Ginkgoopsida) и некоторых хвойных (класс Pinopsida). Независимость возникновения столь сходной структуры совершенно очевидна, так как у общих предков обоих классов была несравненно более примитивная пыльца, неотличимая от спор споровых растений. С другой стороны, тонкие микроструктурные признаки могут обнаруживать непонятное разнообразие в некоторых таксонах, хотя в других таксонах те же признаки очень устойчивы. Так, распределение проводящих пучков очень изменчиво в семезачатках покрытосеменных и весьма устойчиво у семезачатков голосеменных. Некоторые эпидермальные признаки изменчивы у палеозойских и устойчивы у современных хвойных. Когда не удается прямо сопоставить микроструктурные особенности ископаемых и современных растений, палеоботаникам приходится вводить нейтральные описательные термины (например, «клетки с темным содержимым»).

Одной из интересных проблем будущих исследований можно считать распределение микроструктурных признаков по всей системе растений и по геохронологической шкале. Пока такая работа выполнена лишь для немногих признаков [1301, 1419, 1746]. Тем не менее некоторые закономерности распределения микроструктурных признаков в геохронологической шкале уже выявлены. Оказалось, что большинство микроструктурных признаков, свойственных высшим растениям в целом, появляется еще в девоне. В более поздние периоды вновь появляются лишь сравнительно сильно специализированные признаки (например, торус в окаймленных порах трахеид вторичной древесины известен лишь с юры; бабочковидная кутинизация замыкающих клеток — с перми; протосаккатная организация пыльцы — с карбона, рис. 81).

2.6. ПАЛЕОБИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ И ПАЛЕОБИОХИМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Начало исследованиям химического состава организмов и их скелетных частей положено В. И. Вернадским в связи со сформулированными им общими положениями биогеохимии о роли живого вещества в эволюции материи. Основополагающее значение имели труды А. П. Виноградова [171, 172], посвященные изучению химического состава морских организмов, работы Я. В. Самойлова [906], Ф. У. Кларка и Уиллера [1428], обосновавших применение биогеохимической методики к изучению палеонтологических объектов. Палеонтологические проблемы геохимического изучения растительных остатков, выдвинутые С. А. Ивановым [416] и В. А. Успенским [1085], получили в дальнейшем существенное развитие [1385, 2011], хотя более интенсивно это направление прогрессировало в рамках геохимии органического вещества (см. 2.7).

Несмотря на более чем полувековую историю, палеобиогеохимия все еще переживает трудный и противоречивый период становления. Несомненно, остаются справедливыми основные общетеоретические постулаты биогеохимии: 1) каждый биологический таксон обладает специфичностью своего химического состава; 2) в химическом составе каждого организма находит свое отражение геохимическая обстановка среды его обитания.

Вместе с тем необходимо признать, что в настоящее время отсутствуют теоретические научные обоснования, которые позволяли бы объяснить конкретные пути формирования специфичности химического состава организмов, уровень специфичности содержания отдельных элементов и соединений, биологические и физико-химические механизмы влияния среды на формирование химического состава различных частей и тканей организмов. Эти вопросы оказались значительно более сложными, чем представлялось вначале, и эмпирические материалы, накопленные к настоящему времени, пока не дали на них определенных ответов. Иссле-

дования химического состава ископаемых остатков организмов призваны учитывать влияние еще одного фактора — процессов фоссилизации, геохимические закономерности которых также известны мало.

В соответствии с тремя названными факторами, обусловливающими состав анализируемых ископаемых скелетных остатков (влияние физиологии организмов, влияние среды и влияние диагенеза в широком смысле), палеобиогеохимия формулирует свои задачи: исследование геохимической эволюции организмов, геохимических параметров среды прошлого и геохимических особенностей постседиментационных процессов. Недооценка хотя бы одного из этих факторов или переоценка любого из них, даже приводя на первых порах к видимому успеху, оборачиваются в конечном итоге ничтожной научной отдачей и могут привести к дискредитации всего научного направления.

Сложность интерпретации данных химического состава наглядно может быть проиллюстрирована историей исследований изотопного состава кислорода в биогенных карбонатах. Соотношение легкого (^{16}O) и тяжелого (^{18}O) изотопов кислорода, входящего в состав карбонатов, осажденных из воды, в соответствии с физико-химическими расчетами [2413] зависит от температуры воды. Эта термодинамическая зависимость, подкрепленная эмпирическими и экспериментальными данными об изотопном составе кислорода биогенных карбонатов раковин моллюсков, лежит в основе палеотермометрии [1942, 2144]. В 50—60-е годы нашего столетия изотопная палеотермометрия завоевала всеобщее признание, были выполнены многочисленные исследования, проведены палеоклиматические построения для многих промежутков геологического времени. Осложняющим моментом считалась лишь возможность диагенетического перераспределения изотопов, от чего можно избавиться подбором анализируемого материала хорошей сохранности.

В дальнейшем, однако, было показано влияние на изотопный состав кислорода раковинных карбонатов изотопного состава вод, в которых обитали организмы, строящие карбонатный скелет. Колебания изотопного состава кислорода воды в различных водоемах сказывались на изотопном составе биогенных карбонатов настолько сильно, что значительно перекрывали влияние температурного фактора. В тех случаях, когда была возможность внести соответствующие коррективы, палеотемпературные определения по биогенным карбонатам могли быть выполнены. В большинстве же случаев параметры изотопного состава вод древних водоемов оставались неизвестными, и палеотемпературные определения были сомнительными [1045].

В 70-е годы появились данные о том, что на изотопный состав кислорода биогенных карбонатов оказывают влияние также особенности физиологии организмов, образующих карбонатный скелет. В одинаковых условиях разные организмы накапливают стабильные изотопы кислорода в различных соотношениях, которые

при пересчете на температуру обитания дают весьма различные значения [258]. Все это существенно подорвало доверие к изотопной палеотермометрии, привело к сокращению исследований в этом направлении. Причиной сложившегося положения явилась переоценка влияния одного фактора — среды — и недооценка влияния биологических особенностей организмов.

Вместе с тем существенно увеличившаяся сложность и неоднозначность интерпретации изотопных данных вовсе не должны приводить к отказу от таких исследований. Более того, это открывает возможности для использования изотопного состава кислорода биогенных карбонатов не только и, возможно, не столько для палеотермометрии, но и для выявления биологических особенностей организмов и их эволюции, величина ^{18}O становится комплексным показателем физиологических факторов и геохимических параметров среды [491, 1045]. Причем данные по изотопному составу кислорода могут быть правильно истолкованы только при совокупном анализе с данными по изотопному составу углерода — другого основного элемента карбонатных скелетов. Пути поступления этих элементов в скелет при его минерализации в значительной степени общие, хотя если изотопный состав кислорода в большей степени зависит от физико-химических условий среды (температуры, гидрологического режима), то изотопный состав углерода более чувствителен к биологическим факторам. Изотопный состав углерода, содержащегося в углекислом газе и углекислоте, растворенных в воде и идущих на построение скелета организмов, зависит от его происхождения. Углерод, прошедший через биологический цикл, имеет более легкий изотопный состав.

Комплексные исследования по совокупному изотопному составу кислорода и углерода дают полноценные сведения для палеоокеанологического анализа, а на более детальном уровне исследований — для решения вопросов таксономии [491].

Изотопный состав углерода из органического вещества ископаемых, помимо хорошо известного применения для радиометрических датировок по радиоактивному изотопу ^{14}C, используют и в палеобиологических целях. Отношение стабильных изотопов $^{13}C/^{12}C$ в органической фазе ископаемых костей применяют для определения характера диеты (растительной, животной, смешанной) древнечетвертичных животных и людей.

Как можно видеть, достаточно сложно обстоит дело даже с наиболее распространенными элементами, входящими в скелетные остатки организмов, — элементами, для которых имеются теоретически достаточно точно обоснованные физико-химические модели их поведения при образовании минеральной фазы скелета.

В составе карбонатных скелетов многих организмов, помимо основных элементов (Ca, O, C), обычно устанавливается присутствие около десятка малых элементов и элементов-примесей (Mg, Sr, Mn, Fe, Ba, Si, Ti, Cu и др.). Для всех этих элементов нет пока теоретических обоснований их присутствия в скелетном

веществе, неизвестны причины и механизм их поступления и участия в построении скелета, а для многих неизвестно и место, которое они занимают в системе минерально-органического комплекса (скелета). Таким образом, строгая трактовка причин изменения содержания этих элементов в настоящее время не подкреплена теоретическими физико-химическими или биохимическими моделями. Тем не менее благодаря большому числу проведенных и проводящихся исследований некоторые эмпирические закономерности в распределении малых элементов и элементов-примесей в карбонатных скелетах многих организмов установлены и используются при таксономических, филогенетических и палеогеографических построениях.

В первую очередь это относится к магнию и стронцию, которые присутствуют в карбонатных скелетах постоянно, причем в относительно больших количествах. Кроме того, ясно и их место в минеральной фазе скелетного вещества: как и в неорганически осажденном карбонате кальция они могут замещать кальций в кристаллической решетке минерала. В связи с этим и подтверждая это, установлено, что в органогенных кальцитах содержание магния выше, чем в органогенных арагонитах, тогда как в содержании стронция картина обратная. Пожалуй, единственным исключением является состав кальцитовых ростров некоторых белемнитид, в котором количество магния соответствует его содержанию в «нормальном» кальците, а содержание стронция достигает значений, характерных для «нормального» арагонита. Причиной этого могут быть либо особенности физиологии белемнитид, позволяющие им образовывать кальцит с аномально высоким содержанием стронция, либо особенности диагенеза ростров данной группы организмов.

К настоящему времени опубликовано большое количество работ, в которых анализируется и интерпретируется содержание магния в карбонатных скелетах разных групп организмов. Эти интерпретации преследуют две цели, как и палеобиогеохимические исследования вообще: выяснение таксономической специфичности и зависимости содержания данного элемента от факторов внешней среды. Вместе с тем в очень немногих работах приводятся результаты комплексных исследований и еще меньше таких работ, где анализируются закономерности диагенетического перераспределения магния в скелетных остатках.

Таксономическая специфичность. Содержание магния в кальцитовых скелетах беспозвоночных колеблется в широких пределах (от 12 % до десятых долей процента). В арагонитовых скелетах пределы содержания магния существенно меньше. Высокомагнезиальный кальцит (содержание магния >3 %), который, в сущности, представляет собой специфическую минеральную фазу, встречается в скелетах иглокожих. В челюстном аппарате морских ежей установлено самое высокое содержание магния, что заставляет предполагать присутствие протодоломита, т. е. существенных изменений в кристаллической решетке минерала. Если рассматри-

вать данные о содержании магния в совокупности по крупным филумам беспозвоночных, то можно отметить, что в целом по средним содержаниям для них характерна определенная специфичность, хотя внутри каждого из типов наблюдаются значительные колебания. При сравнении представителей, скелеты которых обладают одной и той же минералогической формой карбоната (низкомагнезиальный кальцит, высокомагнезиальный кальцит, арагонит), можно констатировать наличие тенденции к понижению содержания магния и повышению высоты организации группы.

Если рассматривать само присутствие магния, замещающего ионы кальция в решетке кальцита и арагонита, как «примесь» или как неизбежную статистическую «ошибку» при формировании «чистого» минерала, то отмеченная тенденция может трактоваться, по предложению Ю. Одума, как следствие совершенствования обменных процессов, усиления внутреннего гомеостаза и как «прогресс» биологического минералообразования. Вероятное филогенетическое следствие — выработка критериев примитивности — продвинутости эволюционного процесса. Уровень специфичности при применении этого критерия у разных групп неизвестен. Имеются данные по близким видам планктонных фораминифер, свидетельствующие о том, что виды-потомки отличаются от предкового вида пониженным содержанием магния.

Наиболее последовательные попытки изучения вариаций содержания магния и стронция в целях таксономии и филогении с построением на этой основе вариантов биогеохимической классификации проведены на мезозойских и кайнозойских брахиоподах [564, 759]. По биогеохимическим характеристикам внутри типа выделяются две группы: фосфатная и карбонатная. В свою очередь фосфатная группа подразделяется на протеиново-фосфатную (отряд Lingulida) и протеиново-фосфатно-карбонатную (отряд Discinida) подгруппы, а карбонатная — на карбонатную с низким ($<1\%$) содержанием магния (отряд Rhynchonellida, преобладающее большинство представителей отряда Terebratulida) и карбонатную с высоким ($>1\%$) содержанием магния (отряд Craniida, надсемейство Thecideoidea и семейство Megatheridae, условно относимые к отряду Terebratulida) подгруппы.

Сопоставление данных спектрального анализа раковин в филогенетических рядах некоторых групп юрских, меловых и палеогеновых замковых брахиопод позволило выявить определенные тенденции в изменении их химического элементарного состава, в частности понижение содержания магния и повышения содержания стронция [563, 612].

Приведенными весьма общими сведениями в настоящее время, по-видимому, исчерпываются возможности использования информации о содержании магния для таксономии и филогении, которая может быть получена с помощью сравнительно простых аналитических методов. Дальнейшее развитие этого направления потребует иных методов исследований, которые позволят получать

более точные и воспроизводимые результаты, а также непременной статистической обработки.

Многие группы как современных, так и ископаемых скелетных организмов остаются пока не изученными даже на этом первом, аналитическом уровне.

Содержание магния, стронция и других элементов в скелетах и факторы внешней среды. Остановимся прежде всего на так называемом «кальций-магниевом методе» палеотермометрии, исходной посылкой которого служат общие соображения о положительной корреляции содержания магния в карбонатных скелетах морских беспозвоночных с температурой воды, основанные на эмпирических наблюдениях, согласно которым в скелетах тропических форм содержание магния относительно выше, чем в скелетах холодноводных организмов.

Начало применению этого метода было положено работой Т. С. Берлин и А. В. Хабакова [79], в которой показана корреляция данных, полученных по изотопам кислорода и по кальций-магниевому отношению в проанализированных образцах, приведена первая эмпирическая формула для пересчета на температуру водной среды. Простота и экспрессивность рассматриваемого метода благоприятствовали его применению для анализа массового материала. Этому способствовал и упоминавшийся выше кризис в изотопной палеотермометрии.

Исследования кальций-магниевого отношения получили в нашей стране заметное развитие. Были, в частности, выполнены палеоклиматические реконструкции для обширных пространств юга СССР в юре, в мелу и палеогене [823, 1245]; в работе [823] этот метод использован для определения температурных условий обитания современных морских моллюсков.

В то же время ни термодинамических расчетов, ни успешных экспериментальных наблюдений, показывающих характер зависимости и возможности использования кальций-магниевого метода пока нет. Не проводилось и серьезного его обсуждения, остаются неясными приемы, с помощью которых удается получать правдоподобные значения палеотемператур по различным скелетным остаткам и часто по единичным их образцам. В целом для дальнейшего применения данного метода необходимо получить его однозначное теоретическое и экспериментальное обоснование.

Аналогичное магнию положение с использованием для таксономических, филогенетических и палеоэкологических реконструкций складывается и в отношении стронция. Особенности геохимического поведения стронция в биогенных карбонатах изучались, пожалуй, больше, чем магния. Результаты неоднократно подвергались обобщению и обсуждению, пересматривались основные заключения [173, 1226, 1510, 2022, 2399]. Большой научный резонанс вызвали работы Х. Лоуэнстама [1898], изучавшего в сравнительном аспекте распределение стронция в раковинах современных и ископаемых брахиопод и гастропод. Он пришел к выводам, что начиная с карбона отношение Ca/Sr в раковинах брахиопод оста-

валось постоянным и может использоваться для анализа изменений содержания стронция в океанах. Х. Лоуэнстам полагал также, что концентрация стронция в водах океана в течение указанного времени также была неизменной.

В другой работе Х. Лоуэнстама [1899] приведены данные сравнительного изучения отношения Ca/Sr в арагонитовых раковинах каменноугольных, меловых и современных гастропод. По его данным, содержание стронция в этих раковинах с течением времени уменьшалось. Это трактовалось как проявление биогеохимической эволюции, имевшей ту же направленность, что и общая тенденция к дискриминации элементов-примесей у более эволюционно развитых групп. Сходная тенденция была обнаружена при изучении арагонитовых раковин цефалопод [1697]. Все эти данные были подвергнуты проверке и по другим материалам. При этом были получены как неопределенные, так и противоположные результаты, не подтверждающие указанную тенденцию. Так, проверка идеи о «стронциевой эволюции», проведенная на обширной выборке раковин меловых и кайнозойских (в том числе и ныне живущих) гастропод и пелеципод [2120], показала, что если у арагонитовых раковин эта тенденция присутствовала, то у кальцитовых, наоборот, количество стронция с течением времени возрастало. Установленные различия авторы расценили как результат диагенетических процессов, считая диагенетическим артефактом и саму «биогеохимическую эволюцию».

При исследовании распределения Mg, Sr, Fe, Mn, Ba в неперекристаллизованных раковинах неогеновых, ископаемых четвертичных и современных моллюсков было замечено, что коррелятивные связи в содержании названных химических элементов у ископаемых и современных форм одного и того же вида существенно неодинаковы. Таким образом, палеоэкологические реконструкции на основе биогеохимических данных по перечисленным элементам-примесям должны проводиться с большой осторожностью [1476, 2449]. Очевидно, что это предостережение должно относиться к использованию в таксономических и филогенетических построениях и других элементов-примесей.

Выводы, основанные на изучении химического элементарного состава ископаемых скелетных остатков, не могут считаться доказательными и заслуживающими доверия, если они опираются только на общие соображения и не подкреплены специальным рассмотрением особенностей диагенеза и других вторичных изменений анализируемого материала и оценкой степени достоверности исходных данных.

Наиболее изучено в диагенетическом процессе, по-видимому, поведение стронция [1224]. Следует внимательно отнестись к идее автора указанной выше работы о существовании «закрытых систем» карбонатного диагенеза, в которых может сохраняться первичное соотношение элементов.

Время «простых» палеобиогеохимических исследований, некритического валового набора аналитических данных и выводов,

основанных на общих соображениях, прошло (это, однако, не снимает с повестки дня проведение таких работ вообще).

Дальнейшие исследования могут развиваться по нескольким направлениям, среди которых в первую очередь нужно назвать фундаментальные экспериментальные и теоретические исследования, которые позволили бы сформулировать модель, объясняющую пути поступления элементов-примесей в скелетную ткань, определяющую их место и форму присутствия в минерально-органическом комплексе биогенных минералов. Работы должны проводиться в комплексе с экспериментальными исследованиями процесса биоминерализации. В настоящее время сделаны лишь первые попытки в этом направлении. Здесь необходимо овладение методами экспериментальных биохимических исследований и базой для их проведения.

Другая важнейшая область исследований — изучение геохимических закономерностей поведения элементов-примесей в процессе диагенеза. Это должно привести к созданию новых методических основ палеобиогеохимии, к пониманию того, что могут и чего не могут дать аналитические материалы по составу скелетообразующих минералов. Судя по результатам исследований распределения малых элементов в скелете различных видов современных *Nautilus*, выполненных самыми совершенными методами, межвидовые различия в их содержании чрезвычайно невелики [1902]. В связи с этим необходимо весьма тщательное изучение как химических [1476], так и микроструктурных [2201] изменений в анализируемом материале.

Вместе с тем, по-видимому, остается рациональным и продолжение региональных палеобиогеохимических работ с набором больших массивов корректных аналитических данных при условии четкой постановки задач, объективной оценки степени достоверности аналитических результатов с обязательной их статистической обработкой. Не состав единичной раковины, а групповой показатель, характеризующий целое захоронение, «популяцию», должен стать основой исходных данных. Такой показатель позволит правильно оценить характер диагенеза [1476]. Совокупный анализ состава элементов-примесей и изотопного состава кислорода позволит оценить степень диагенетического воздействия и стать критерием сохранности.

Несомненный интерес для реконструкции кислородного режима в палеоморях представляет предложенный в последние годы метод изучения распределения редкоземельных элементов (РЗЭ) в ископаемых фосфатных скелетных остатках (зубах, костях, конодонтах). Метод основывается на том, что относительное содержание легких и тяжелых лантаноидов существенно зависит от условий кислотно-щелочности среды, через которую проходит содержащий их минерал.

В водах, богатых кислородом, относительное содержание церия и лантана («цериевая» аномалия) меньше, чем в бескислородной обстановке. Исследование распределения РЗЭ в кальций-

фосфатном веществе конодонтов, чешуй и зубов рыб по всему разрезу фанерозоя позволило показать [2504] общие тенденции в изменении «цериевой» аномалии и соответственно кислородного режима в морях геологического прошлого (рис. 82).

Палеобиохимические исследования. Изучение органической составляющей скелета ископаемых беспозвоночных начало интенсивно развиваться после того, как П. Абельсон[1] [1208, 1251, 1252] показал сохранение в скелетных остатках различных организмов достаточно больших количеств органического вещества. От него это направление и получило наименование палеобиохимического (палеобиохимии).

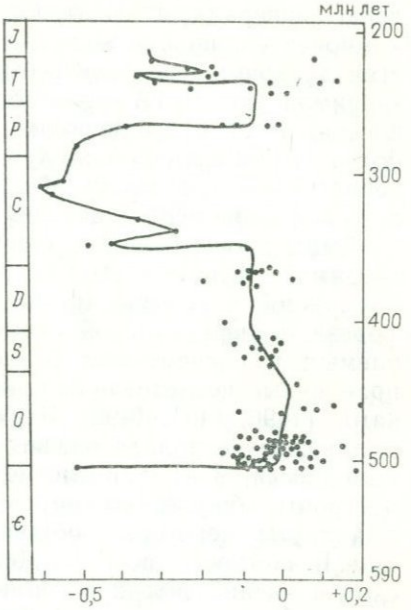


Рис. 82. Схема изменения «цериевой аномалии» ($Ce_{а\ пот} = \log \frac{3 - Ce_n}{27La_n + Nd_n}$), вычисленной по содержанию редкоземельных элементов в апатитовом материале скелетных остатков аппарата конодонтов из выборок разного геологического возраста. *По Дж. Райт.*

Более отрицательные значения (сдвиг кривой влево) отвечают окислительным условиям среды захоронения остатков; положительная аномалия свидетельствует об аноксидных условиях

Органическое вещество скелета представлено в основном протеинами, гликопротеинами и полисахаридами (обычно хитином). Органическое вещество распределяется между кристаллическими слоями, между отдельными кристаллами и внутри их (см. 2.1, 2.2). Такая «упаковка» скелетного органического вещества защищает его от непосредственного воздействия разрушающих факторов среды и способствует сохранению в ископаемом состоянии. Это в свою очередь открывает возможности изучения ископаемых остатков биохимическими методами, применяемыми к исследованию современных форм, что вселило надежды на установление особенностей биохимической эволюции организмов и на ископаемом материале. Осознание этих перспектив стимулировало изучение закономерностей образования минерализованного скелета, вылившееся в новое комплексное научное направление,— исследования по проблемам биоминерализации (см. 2.1, 2.2).

В многочисленных работах 60-х и начала 70-х годов нашего столетия, выполненных в основном на моллюсках, было показано, что органическое вещество скелета определяет нуклеацию, рост, минералогическую форму, структурное и морфологическое оформ-

[1] Нередко транскрибируется с английского как Эйбельсон.

ление минеральной фазы. Органический матрикс скелета многокомпонентен, полное количество его фракций в скелете и их состав до конца еще не известны. В нем присутствуют ЭДТА-растворимая и ЭДТА-нерастворимая части, каждая из которых в свою очередь неоднородна. Первоначально полагали, что наиболее информативной и лучше сохраняющейся является ЭДТА-нерастворимая фракция. Именно она и привлекла в первую очередь внимание исследователей.

Были проведены многочисленные работы по изучению нерастворимой фракции ЭДТА методами аминокислотного анализа (бумажной и газовой хроматографии после гидролиза), электрофореза и инфракрасной спектроскопии на многих группах ископаемых и современных беспозвоночных [51]. Наиболее целенаправленные исследования принадлежат Е. Т. Дегенсу с сотрудниками [1490, 1491, 1492]. Изучение современных и кайнозойских моллюсков позволило выявить определенные эволюционные закономерности в аминокислотном составе нерастворимой фракции, построить «биохимические древа» для исследованных форм. Были выдвинуты некоторые общие положения биохимической эволюции. В частности, по Е. Т. Дегенсу, расхождение филумов моллюсков и членистоногих от общего аннелидного предка выразилось в увеличении протеиновой фракции у моллюсков и полисахаридной (хитиновой) — у членистоногих. Была предложена биохимическая модель [1927], объясняющая «взрывное» появление минерализованных скелетов в начале кембрия освобождением взаимосвязанных боковых цепей полярных аминокислот и присоединением к ним катионов и анионов, образовавших кристаллическую решетку минеральной фазы. В результате детальных электронно-микроскопических исследований нерастворимой фракции различных слоев раковин моллюсков была установлена их морфологическая специфичность для разных классов данного типа беспозвоночных [1446, 1667, 1668, 2437].

Однако достаточно скоро стало ясно, что ни электронно-микроскопические морфологические данные, ни результаты аминокислотного анализа нерастворимой фракции, ни изучение общего аминокислотного состава органического вещества скелета организмов не дают той информации, которую можно было бы последовательно использовать в таксономических, эволюционных и палеоэкологических построениях. Было показано, что «палеопротеины» скелета быстро и сильно изменяются после смерти организма и его захоронения. Количество аминокислот и аминосахаров очень быстро уменьшается, а в качественном их составе происходит утеря той незначительной видоспецифичности, которая установлена у современных форм (среди скелетных коллагенов современных позвоночных из 1000 аминокислотных остатков видоспецифичен состав и расположение в полипептидной цепи лишь 20 аминокислот). В течение уже первых тысячелетий после захоронения состав органического вещества (если он не был изменен до захоронения) на уровне валового состава аминокислот стано-

вится совершенно одинаковым у самых отдаленных организмов, вариации состава не коррелируют ни с систематикой, ни с геологическим возрастом. При этом процесс изменения состава является самопроизвольным внутренним «автопроцессом», который был назван М. Флоркеном «палеоизацией» [1586], чтобы отличать его от процесса диагенеза, обусловленного влиянием внешней среды.

По-видимому, закономерным результатом палеоизации является образование меланоидных комплексов, которое «уравнивает» состав палеопротеинов независимо от их происхождения. В таком виде органическое вещество становится устойчивым, сохраняется неопределенно долго, но непригодно для целей таксономии и филогении.

Другое следствие палеоизации скелетных протеинов — рацемизация входящих в их состав аминокислот, которая может, вероятно, происходить и без нарушения полипептидной цепи. Аминокислоты, образованные живыми организмами, находятся исключительно в *L*-форме. Но уже в течение десятков тысячелетий часть из них переходит в *D*-форму, свойственную «неживым» аминокислотам. Этот самопроизвольно протекающий процесс рацемизации имеет линейную направленность, что привело к созданию на его основе метода абсолютных возрастных датировок, который «работает» в пределах, по меньшей мере, голоцена, где он может дополнять и конкурировать с радиоуглеродным методом [1268, 1289].

Очевидно, следует согласиться с общим выводом о том, что нерастворимое органическое вещество скелетных остатков ископаемых во всех случаях «палеоизовано» и не соответствует первоначальному органическому веществу. Его изучение методами аминокислотного анализа не может дать результатов для прослеживания таксономической специфичности и биохимической эволюции. На процесс палеоизации накладываются, кроме того, изменения, вызванные условиями захоронения, диагенеза и катагенеза вмещающих пород. Органическое вещество ископаемых остатков скелета может, таким образом, быть важным показателем преобразования пород и его изучение имеет важное значение в геохимии органического вещества [340].

Новые перспективы палеобиохимических исследований открылись совершенно неожиданно и были связаны с изучением органических компонентов ЭДТА-растворимой фракции скелета и применением более совершенной аналитической техники. Работами П. Вестброка и Е. В. де Йонга с сотрудниками и других специалистов [1399, 1485, 1597, 2468] в экстрактах из ЭДТА-растворимой фракции скелетных остатков позднемеловых белемнитов, аммонитов, бивальвий (пелеципод) и яиц динозавров было обнаружено присутствие компонентов, которые сохранили антигенные свойства. Это означало, что исследователи получили в руки ископаемые протеиновые молекулы, сохранившие биологическую активность, т. е. полную исходную структуру и конформа-

цию. Применение обычных и усовершенствованных для анализа наноколичеств вещества иммунологических методов [1903] позволяет проводить полное сравнение молекул различных групп ископаемых и современных форм. Имеются данные о том, что эти протеины обладают выраженными кальций-связывающими свойствами, что заставляет предполагать их непосредственное участие в биохимических механизмах биоминерализации. Такие протеины (сравнительно небольшой молекулярной массы) выделены из раковин современных и ископаемых устриц и из яиц динозавров.

Эти исследования, несмотря на трудности выделения и очистки исчезающе малых количеств вещества, интенсивно развиваются. Показано достаточно большое разнообразие рассматриваемых протеинов, часть из которых обладает иммунными свойствами, а часть принадлежит к группе Са-связывающих протеинов; начаты работы по расшифровке первичной последовательности аминокислот в полипептидной цепи этих протеинов с помощью самой совершенной (секвекторы) молекулярно-биологической техники. Трудности, стоящие перед исследователями, образно сравниваются с работой по расшифровке текста на порванной и смятой странице, испачканной и склеенной битумообразными продуктами палеоизации. Однако эти трудности на современном этапе развития молекулярно-биологических методов очистки и микроанализа представляются разрешимыми. Перспективы использования ископаемых остатков для прослеживания эволюции на молекулярном уровне обнадеживающие.

Комплексное изучение ископаемых остатков представителями разных научных дисциплин и разнообразными методами становится насущной потребностью палеонтологии, а палеонтологические материалы и построения входят в сферу интересов самых передовых научных отраслей, что поднимает палеонтологию на уровень экспериментальных наук.

2.7. МОЛЕКУЛЯРНАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Идея о расширении рамок классической палеонтологии была высказана в 1923 г. одним из основоположников биогеохимии Я. В. Самойловым, который писал: «Наша современная палеонтология в своих обширных и глубоких достижениях базируется на ископаемых морфологических остатках организмов, я мыслю палеонтологию биохимическую, которая открывала бы нам существование организмов (может быть, совершенно не известных нам морфологически) исключительно по их биохимическим особенностям...» [907, с. 118]. Эта мысль Я. В. Самойлова значительно опережала свое время и не могла быть практически реализована из-за отсутствия точных методов исследований, но она оставила заметный след в науке и способствовала развитию не только органической геохимии и палеонтологии, но и палеофизиологии (см. 1.6).

Возникновение молекулярной палеонтологии связано с именем лауреата Нобелевской премии М. Кальвина. В статье «Молекулярная палеонтология» [1402], а затем в монографии «Химическая эволюция» [1403, русский перевод — 460] им были сформулированы основные положения молекулярной палеонтологии как направления исследований биогенных органических соединений («молекулярных ископаемых») в докембрийских породах, лишенных морфологических палеонтологических остатков. Очевидно, что молекулярная палеонтология возродила на современном, качественно значительно более высоком уровне научно-технического прогресса предвидение Я. В. Самойлова.

Современные успехи биоорганической химии и хемотаксономии организмов, широкое изучение органических соединений в осадочных породах и в составе горючих ископаемых, выяснение закономерностей фоссилизации и последующих преобразований захороненных биомолекул привели к расширению круга объектов молекулярной палеонтологии и областей ее применения.

Предпосылки возникновения молекулярной палеонтологии. Вторая половина XX в. характеризуется бурным развитием наук, занимающихся изучением вещества на молекулярном уровне. Ярким выражением этого явилось возникновение в середине 50-х годов молекулярной биологии — новой области естествознания, приведшей к революции в познании живой природы.

Молекулярная биология проложила дорогу новому подходу к изучению явлений жизни — исследованию элементарных биологических процессов на уровне молекул биополимеров и предельно простых систем [42]. Успехи молекулярной биологии в изучении процессов жизнедеятельности на уровне молекулярных структур и молекулярных взаимодействий [63] доказали биохимическую общность всех организмов и единство их происхождения, функционирование на молекулярном уровне не только управляющих организменных и биоценотических, но и эволюционно-генетических систем сложных организмов.

Переход на молекулярный уровень познания органических соединений в геологических объектах связан как с развитием методов идентификации органических соединений, так и с переносом достижений в выяснении химического состава биологических объектов и процессов их функционирования из неонтологии в палеонтологию. Подобную тенденцию отмечал еще в 1917—1918 гг. Я. В. Самойлов, который считал, что «настало время для расширения палеонтологических исканий в сторону раскрытия прошлой жизни в ее биохимических проявлениях. Палеонтология биохимическая (физиологическая), естественно, должна пользоваться и другими методами изучения, чем палеонтология морфологическая, а именно — геохимическими методами» [907, с. 91].

Предвидение Я. В. Самойлова оправдалось лишь в 50-х годах нашего столетия, когда внедрение современного молекулярного уровня в исследования ископаемых остатков организмов привело в первую очередь к обособлению в качестве самостоятельной

научной дисциплины палеобиохимии, возникшей на стыке палеонтологии, биохимии, молекулярной биологии и геохимии органических соединений.

Термин «палеобиохимия» был предложен Я. В. Самойловым [907]. Хотя исследования в этой области начались еще в 1908 г. [501], современный уровень в палеобиохимии был достигнут благодаря классическим работам Ф. Абельсона, опубликованным в 1954—1961 гг. В качестве двух основных направлений в палеобиохимии Ф. Абельсон [1] наметил рассмотрение сравнительной биохимии современных организмов с палеонтологической точки зрения и изучение состава органических веществ в ископаемых остатках организмов и в углеродсодержащих породах.

По определению Ч. М. Колесникова, «...в самом широком понимании палеобиохимия — это биохимия живого вещества биосферы Земли минувших геологических эпох. Конечной целью палеобиохимии в таком ее понимании является стремление изучить на молекулярном уровне происхождение и закономерности эволюции живого вещества, а также оценить влияние его на ведущие процессы, протекающие в биосфере Земли в течение геологической истории» [501, с. 9].

Развитие палеобиохимии привело на рубеже 60-х годов к обособлению в качестве самостоятельных научных направлений органической геохимии [1] и биогеохимии органического вещества [1805], а в конце 60-х годов — к обособлению молекулярной палеонтологии [1402], хотя и после этого длительное время молекулярная палеонтология рассматривалась как одно из направлений палеобиохимии [51, 501, 1925] и геохимии органического вещества [620].

Предмет, объекты и методы молекулярной палеонтологии. М. Кальвин так определил предмет молекулярной палеонтологии: «...в породах, более древних, чем докембрийские, морфологических остатков не обнаружено, и поэтому нам придется иметь дело с «молекулярными остатками», по структуре которых мы можем судить об их происхождении» [460, с. 17].

Развернутую характеристику молекулярных ископаемых привел М. Руттен [895]: «Молекулярные ископаемые — это молекулы биологического происхождения» (с. 191), «...химически распознаваемые остатки биологических соединений» (с. 203), «...это более устойчивые фрагменты крупных органических молекул, ранее входивших в состав организма, а затем распавшихся в процессе фоссилизации» (с. 192). Следует подчеркнуть, что М. Руттен отмечает распознаваемость молекулярных остатков организмов на химическом уровне.

Видимо, начало работ по выделению и идентификации из геологических объектов соединений, имеющих аналоги в живой природе среди биомолекул, связано с именем А. Трайбса, обнаружившего в 1934—1935 гг. порфирины в нефтях и горных породах. Биомолекулы и их геохимические дериваты, идентифицированные в различных геологических объектах, получили самые разные

наименования, отражающие, как правило, различные аспекты геологической судьбы биомолекул. Так, Д. Фокс [1600] назвал каротиноиды, выделенные из морских осадков, «biochemical fossils». Ф. Абельсон [1252] именовал аминокислоты, выделенные из пород, «fossil organic compounds». Название «biological markers» впервые встречается в работе Дж. Эглинтона с соавторами [1777], а «chemical fossils» — в статье Э. Баргхорна, У. Майншайна и Дж. Шопфа [1303] и в обзоре М. Кальвина [1401]; в статье М. Руттена [2195] этот термин использован в несколько ином написании — «chemofossil». М. Кальвин впервые употребил термин «molecular fossils» [1401]. Ал. А. Петров [817] применил название «реликтовые соединения». Наконец, следует упомянуть термин «geochemical fossils», использованный М. Тиссо и Д. Вельте [2387; русск. перевод — 1059].

Перечисленные наименования отражают разный подход к информации, которую несут ископаемые биомолекулы и их геохимические дериваты. Так, термин «biological markers» (в русском переводе — биологические маркеры, метки или метчики, биологические индикаторы, биологически маркирующие) передает взгляд на биомолекулы и их геохимические дериваты как на соединения, характеризующие следы жизнедеятельности в породах различного возраста, особенно докембрийского. Другой аспект — унаследованность структуры от биомолекул — отражен в названии «реликтовые соединения», «реликты», хотя лишь часть из них может считаться в полном смысле истинными реликтами: неизмененными, полностью сохранившимися биомолекулами. Наконец, в названиях «biochemical fossils» (биохимические ископаемые), «chemical fossils» (в русском переводе — химические ископаемые, хемофоссилии), «molecular fossils» (молекулярные ископаемые) и «geochemical fossils» (геохимические ископаемые) выражен историко-генетический подход, т. е. участие биомолекул в геохимических процессах захоронения исходного биологического материала и его сохранность в геологических объектах на химическом (молекулярном) уровне. Все эти названия определяют ископаемые органические соединения как предмет молекулярной палеонтологии, но вместе с тем отражают судьбу биомолекул, вырванных геохимическими процессами из биотического круговорота углерода в те или иные эпохи существования биосферы, т. е. имеют четко выраженный биогеохимический характер.

Место «молекулярных остатков» как предмета палеонтологии можно определить в сравнении с традиционно изучаемым палеонтологическим материалом. Согласно В. В. Друщицу [342], материалом для палеонтологии служат любые сохранившиеся в слоях Земли остатки организмов или следы их жизнедеятельности, называемые окаменелостями, или фоссилиями. Поэтому последовательность морфологически различимых фоссилий «макрофоссилии — микрофоссилии — нанофоссилии» естественно дополнить хемофоссилиями — остатками органических соединений организмов, распознаваемыми на химическом молекулярном уровне [286].

Термин «хемофоссилии» предпочтительнее упомянутых выше терминов, поскольку показывает не только химический уровень сохранности и распознаваемости ископаемого биологического материала, но и роль химических изменений исходных биомолекул.

Молекулярная палеонтология фиксирует «молекулярные остатки» в тех или иных геологических объектах. В современной палеонтологии молекулярные ископаемые, или хемофоссилии, рассматриваются как одна из форм сохранности палеонтологических объектов, как следы жизнедеятельности организмов прошлых геологических эпох. В связи с этим молекулярную палеонтологию можно рассматривать не только как раздел палеобиохимии, изучающий преимущественно докембрийскую эволюцию, но и как раздел палеонтологии, анализирующий остатки организмов на молекулярном уровне в осадочных породах любого возраста (не только в докембрийских). До настоящего времени объем понятия «молекулярная палеонтология» еще не определился, о чем свидетельствует статья Б. Раннегара «Molecular palaeontology», опубликованная в журнале «Palaeontology» в 1986 г. Б. Раннегар отнес к молекулярной палеонтологии такие палеобиохимические, по существу, направления исследований, как изучение органических молекул в остатках ископаемых организмов, биоминерализация, изучение филогении белков.

Вместе с тем уже достаточно ясно может быть выражена специфика молекулярной палеонтологии, связанная с рассмотрением молекулярных ископаемых как палеонтологического материала, несущего обычную палеонтологическую информацию (например, об организмах прошлого и палеобиоценозах, об условиях накопления осадков и т. д.). Молекулярные ископаемые позволяют опознать на химическом уровне как метаболиты, так и молекулярные остатки различных организмов палеобиоценозов (от автотрофов до гетеротрофов-деструкторов), уцелевшие в процессах биодеструкции и захоронившиеся в осадках. Поэтому можно считать, что в самом широком понимании молекулярная палеонтология изучает молекулярные следы жизнедеятельности организмов прошлых геологических эпох с целью суждения по молекулярным остаткам об эволюции живого вещества и биосферы.

Методы исследований «молекулярных ископаемых» отличаются от традиционных для палеонтологии методов и в настоящее время базируются на достижениях газовой хроматографии и масс-спектрометрии, особенно компьютерной хроматомасс-спектрометрии и пиролитической техники в комплексе с другими современными методами молекулярного анализа [784, 1059]. При современном уровне техники аналитических работ хемофоссилии — биологически маркированные соединения — могут быть выделены и определены даже в тех случаях, когда материнские организмы полностью распались, а органические вещества рассеялись, и их содержание во вмещающих породах, возраст которых насчитывает сотни миллионов и даже более 2,5 миллиардов лет, крайне невелико.

Специфика исследования молекулярных ископаемых позволяет, по мнению И. С. Барскова, считать, что «исследования в области молекулярной палеонтологии лежат вне собственно палеонтологии и являются, скорее, отраслью химии и геохимии органических веществ» [51, с. 6]. Это отражает расширение рамок классической палеонтологии по предмету и методам исследований, сближение ее с органической геохимией — современной крупной отраслью геохимии.

Образование хемофоссилий. Хемофоссилии, по Н. Б. Вассоевичу, А. Н. Гусевой и И. Е. Лейфману [149], — это ископаемые биомолекулы, их опознаваемые фрагменты и генетические аналоги, являющиеся составной частью разновозрастных и разнофациальных осадков, пород и горючих ископаемых.

Хемофоссилии выясненной структуры в составе ископаемых остатков организмов, осадков, пород и горючих ископаемых относятся к самым разным классам органических соединений — углеводородам, кислородным и азотным соединениям, как низко-, так и высокомолекулярным. Составу хемофоссилий посвящена обширная литература. Особо следует отметить статьи в журнале «Geochimica et cosmochimica Acta» и в трудах Международных конгрессов по органической геохимии, обобщения в монографиях «Органическая геохимия» [784], Б. Тиссо и Д. Вельте [1059] и Дж. Ханта [1121].

Хотя в современных осадках выявлены хемофоссилии, генетически связанные со всеми классами биосоединений (углеводами, белками и другими азотсодержащими соединениями, лигнинами и родственными ароматическими соединениями, липидами и родственными соединениями), особая роль принадлежит соединениям липидно-липоидной природы. Эти соединения — биосинтезированные производные жирных кислот (липиды) и изопреноидов (липоиды) — содержат мало функциональных групп, вследствие чего сохраняют при разных способах фоссилизации особенности своей молекулярной структуры. Выяснение условий образования, сохранности и эволюции хемофоссилий как ископаемых органических соединений изначально биогенного генезиса [284, 286, 571, 572] показало, что существование и сохранность хемофоссилий обусловлены особенностями молекулярной структуры биомолекул, условиями их фоссилизации и последующего преобразования в стратисфере.

Еще В. И. Вернадский отмечал, что «нужно... принимать во внимание особые химические свойства углерода, между которыми наиболее характерным является устойчивость его органических природных соединений в термодинамических земных условиях. Они изменяются в них лишь очень медленно...» [164, с. 141]. Это связано с тем, что основные элементы молекулярной структуры органических соединений — углеродный скелет, стереохимическая конфигурация, функциональные группы и другие — устойчивы в широком диапазоне условий осадочной толщи. Следствием устойчивости углеродного скелета является сохранение органиче-

скими соединениями молекулярной индивидуальности в различных агрегатных состояниях, в том числе в растворах (например, при миграции), что коренным образом отличает их от неорганических соединений.

Молекулярная структура биомолекул обусловлена их физиологической ролью в живых организмах и определяет поведение биомолекул в пищевых цепях экосистем. Направленность изменений биомолекул вне синтезировавших их организмов связана с их трофической ценностью, и поэтому состав биомассы, подвергающейся фоссилизации в субаквальных осадках, в значительной степени определяется интенсивностью потребления первичной биопродукции гетеротрофами — консументами и деструкторами. Ими в первую очередь используются первичные вещества, такие, как белки, запасные углеводы, основные компоненты жиров (триглицериды кислот и сложные липиды), способные вовлекаться в основной обмен веществ самых различных организмов. Благодаря этому происходит избирательное накопление разнообразных вторичных веществ в пищевых цепях гетеротрофов. Это касается как низкомолекулярных соединений (н-алканы, 2- и 3-метилалканы, сложные эфиры восков, стероиды, терпеноиды и др.), так и биополимеров (структурные углеводы, лигнины, кутины, суберины, спорополленины и др.), выполнявших в растениях опорные, защитные и регуляторные функции.

Закономерности поведения биомолекул при фоссилизации и на последующих этапах литогенеза изучаются молекулярной биогеохимией — разделом общей биогеохимии, рассматривающим в качестве предмета исследования геохимическую историю биомолекул [150, 152, 571, 572].

Фоссилизация органического вещества представляет собой биогеохимический процесс, широко распространенный в геологическом времени и пространстве и связанный с общим характером биосферных процессов.

Уход биомолекул — основной формы нахождения атомов углерода в живом веществе — из биотического круговорота углерода путем захоронения в осадочных отложениях связан с тем, что этот процесс является одним из звеньев в механизме саморегулирования биосферы, определяющем уровень содержания кислорода в атмосфере Земли. Как писал В. И. Вернадский, «...углерод своим выходом из жизненного цикла создает и поддерживает в механизме биосферы явление огромного первостепенного значения, так как только этим путем создается возможность для существования в биосфере соответствующих масс свободного кислорода...» [164, с. 208]. Это положение получило подтверждение в работах Н. Н. и Н. Н. Верзилиных [161], О. П. Добродеева [319] и др.

Н. М. Страхов [1019] показал, что для сохранения и фоссилизации органического вещества субаквальные условия более предпочтительны, чем субаэральные, что обусловлено исключительной ролью воды как среды протекания процессов, приводящих к фос-

силизации органического вещества. Благоприятные для фоссилизации биомолекул условия наступают при высокой обводненности в тех осадках, в которых благодаря жизнедеятельности прокариот-деструкторов создаются условия анаэробиоза, способствующие сохранению части биомолекул от биогенной деструкции. Фоссилизация биомолекул в субаквальных осадках происходит в водных (пресноводных и морских) и некоторых наземных (гидрофации болот) экосистемах. Геологическими процессами биомолекулы в осадках выводятся за пределы породивших их экосистем, включаясь в круговорот углерода в стратисфере.

Фоссилизация органического вещества осуществляется молекулярными механизмами фоссилизации — совокупностью биохимических, химических и коллоидно-сорбционных процессов, которые, обеспечивая ограничение биогенной деструкции, способствуют консервации захороняющихся биомолекул и их вовлечению в состав образующихся осадков [572].

Переход органического вещества в ископаемое состояние происходит на двух уровнях — надмолекулярном (тафономическом) и молекулярном [285]. На тафономическом уровне в субаквальные осадки уходят морфологически различимые остатки организмов, не разрушенных в силу своей биохимической устойчивости (например, захороненные споры, обрывки кутикул и пробковой ткани высших растений) или в результате прекращения деструкционных процессов при неблагоприятных условиях среды (например, остатки древесины и корней растений в торфах, остатки фито- и зоопланктона в осадках зон апвеллинга и зон сероводородного заражения придонных вод). На молекулярном уровне в осадки переходят продукты распада некромы: во-первых, путем фоссилизации продуктов деструкции биополимера посредством геосинтеза (за счет включения в состав образующихся геополимеров), во-вторых, путем фоссилизации других низкомолекулярных биомолекул, в основном бывших вторичных метаболитов, с сохранением величины молекул (в виде индивидуальных хемофоссилий — неизмененных биомолекул и их геохимических дериватов).

Основные типы химических превращений в зонах седименто- и диагенеза способствуют сохранению углеродного скелета исходных биомолекул [149]. Поэтому хемофоссилии — диагенетические дериваты биомолекул наследуют разнообразные молекулярные структуры биосоединений. Это касается и макромолекул геополимеров, структурными единицами которых являются биомолекулы или их фрагменты.

Эволюция хемофоссилий. Возможность сохранности хемофоссилий в осадках и затем в породах определяется тенденцией изменений органических соединений в направлении образования продуктов, наиболее устойчивых к окружающей физико-химической обстановке.

Условия существования осадка и превращения его в породу (седименто- и диагенез) благоприятны для сохранения многих

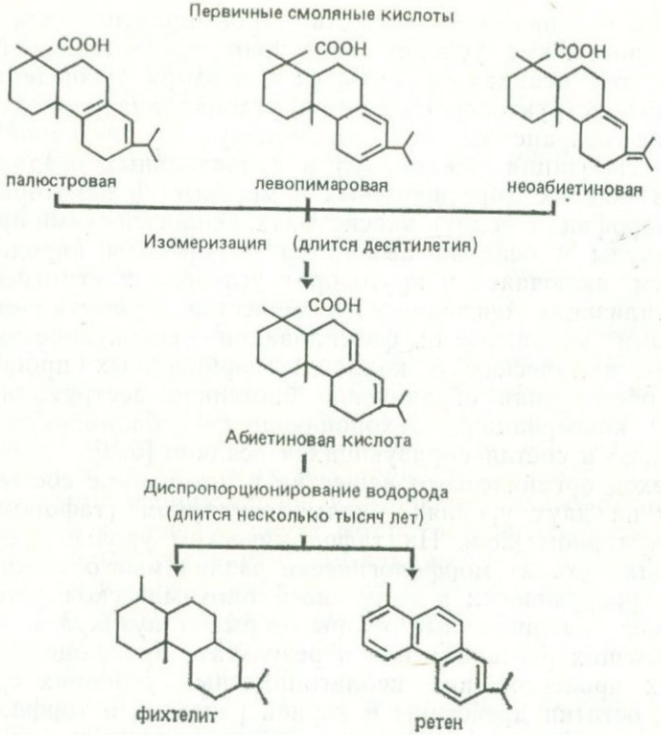


Рис. 83. Превращения смоляных кислот в погребенной сосновой древесине в торфяной залежи. *По А. И. Скригану.*

Указанные химические превращения протекают самопроизвольно с образованием более устойчивых соединений (вначале абиетиновой кислоты, затем углеводородов) и завершаются геологически достаточно быстро, формируя своеобразные органические минералы — ретен (шererит) и фихтелит, структура которых сохраняет углеродный скелет исходных соединений

хемофоссилий любое достаточно длительное геологическое время, особенно в случаях хорошей изолированности от внешних воздействий. На это обратил внимание В. И. Вернадский [164, с. 141], писавший, что «в термодинамических и химических условиях земной коры все природные углеродистые соединения устойчивы, если защитить их от влияния жизни. Соединения, образующие живое вещество — белки, жиры, углеводы, остаются неприкосновенными и изменяются лишь крайне медленно, не утрачивая своего строения при условии изолированности от явлений жизни».

Подобная изолированность характерна, например, для ископаемых скелетных остатков организмов, в которых сохраняются молекулярная структура и конформация белков [51]; для торфов, содержащих практически неизмененными многие компоненты исходных растений — от биополимеров (углеводы, лигнины, кутины, суберины) в морфологических остатках до низкомолекулярных соединений (н-алканы, эстеры восков, стероиды, терпеноиды

и др.), запечатанных в захороненных защитных восках и смолах растений. Но это не мешает развитию самопроизвольно протекающих химических реакций типа диспропорционирования водорода. Эти реакции претерпевают, например, непредельные циклические терпеноиды. Так, первичные смоляные кислоты и абиетиновая кислота (основной компонент смоляных кислот хвойных) превращаются в ретен и фихтелит — минералы, характерные для болотных отложений (рис. 83).

Закономерности преобразования хемофоссилий в условиях осадочной толщи наиболее подробно изучены на примере горючих ископаемых. Известно, что в условиях диагенеза постепенно исчезают унаследованные биополимеры, например лигнины и углеводы в торфах, превращающиеся в геополимеры — гуминовые кислоты. В бурых углях (условия протокатагенеза) отмечена высокая сохранность различных биомолекул липидно-липоидного генезиса, наследующих особенности молекулярно-массового распределения этих соединений в исходных растениях (н-алканы, жирные кислоты, эстеры восков и др., например в богемских углях с возрастом 30—50 млн лет [2499]). Сохраняются частично химически активные центры (непредельные связи, функциональные группы) и даже стереоконфигурация исходных биомолекул, например в пентациклических тритерпеноидах рядов олеанана и гопана [278]. Вместе с тем продолжаются процессы диспропорционирования водорода, прослеживающиеся в рядах ароматизации тритерпеноидов, например при превращениях бетулина — основного компонента коры березы (рис. 84). В этих преобразованиях сохраняется скелет исходных биомолекул, что позволяет установить последовательность их трансформации.

Начиная с подзоны мезокатагенеза, повышенные температуры и катализ приводят к существенной эволюции состава хемофоссилий в направлении образования «нефтяных» форм. Это проявляется в изменении молекулярно-массового распределения хемофоссилий (например, н-алканов), в появлении новых стереоизомерных форм (например, «нефтяных» стеранов и гопанов вместо биологических) в каменных углях (начиная с газовых) и горючих сланцах [279]. Все это происходит вследствие развития процессов деструкции макромолекул фоссилизированного органического вещества, особенно их липидных и липоидных составляющих.

Если же действию повышенных температур подвергается рассеянное органическое вещество, то могут развиваться процессы термокаталитического синтеза новообразований — соединений нефти с качественно новым типом углеродного скелета, несвойственным биомолекулам. Этим отличаются многие соединения нефти и в их числе хемофоссилии, включающие лишь как фрагменты структуры детали углеродного скелета биомолекул. Разнообразие хемофоссилий значительно уменьшается, и уже хемофоссилиям нефти свойственна ограниченность наследуемых типов углеродного скелета биомолекул. В основном это неразветвленные

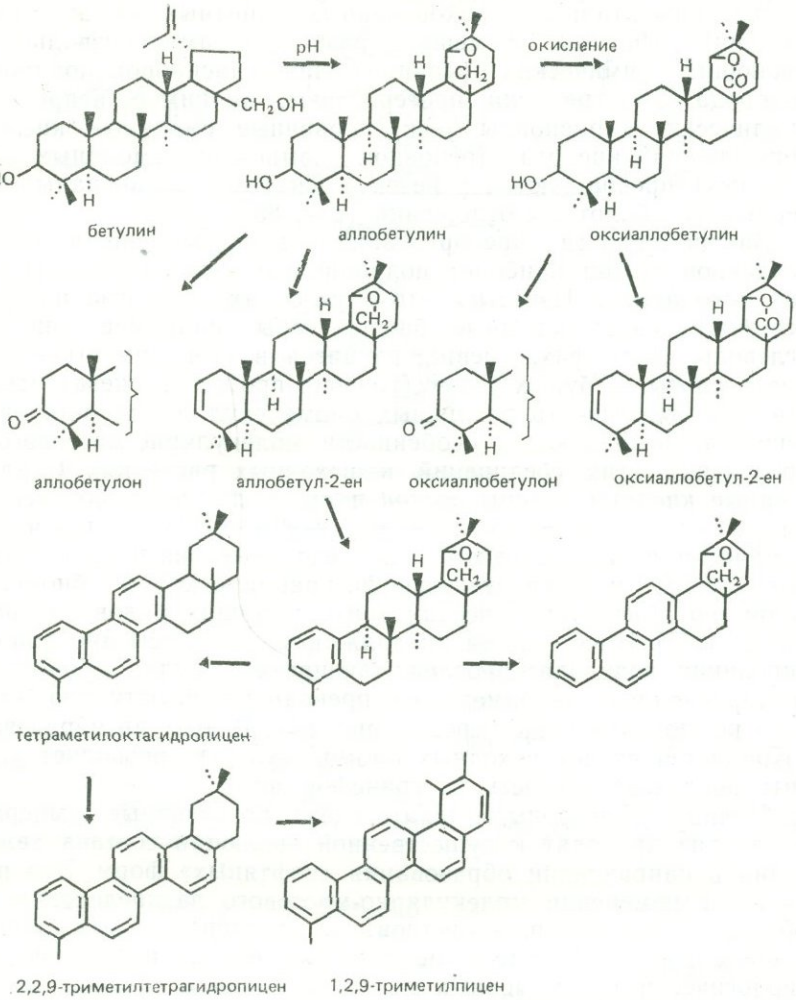


Рис. 84. Бетулин (*Betula* и родственные растения) и продукты его превращения, обнаруженные в богемских бурых углях с возрастом 30—50 млн. лет. *По Н. Г. Голованову, М. Штрейблу и М. Героуту.*

Эволюция исходной химически активной биомолекулярной структуры идет в направлении образования более устойчивых форм; возможная последовательность трансформации показана стрелками

длинные углеродные цепи и цепи типа 2- и 3-метилалканов, изопреноидные цепи, циклы стероидов и терпеноидов и некоторые другие [149]. Для хемофоссилий нефти типичны продукты деструкции различных биомолекул — жирных кислот, фитола, терпеноидов, каротиноидов, стероидов, сохраняющие опознаваемость в качестве фрагментов определенных биомолекул (рис. 85).

Отмеченные закономерности геохимической истории биомолекул позволяют говорить о направленной эволюции хемофоссилий

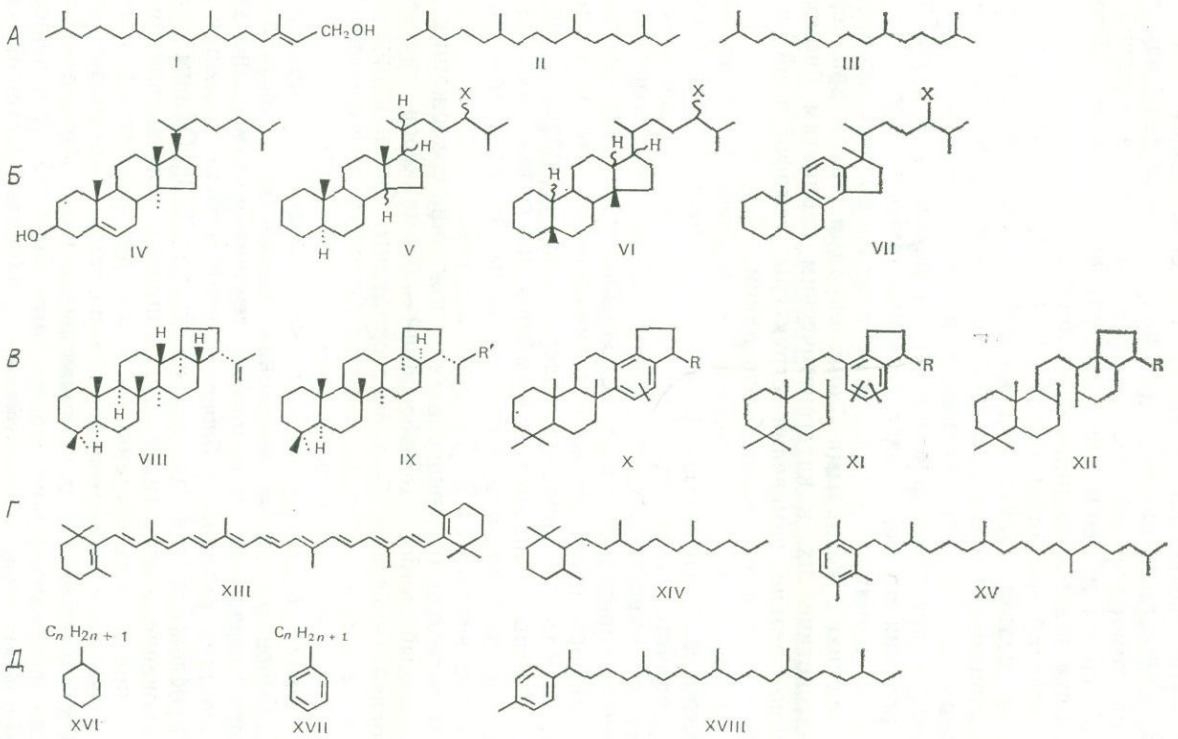
как о процессе изменения их молекулярной структуры после фоссилизации в ходе литогенеза содержащих их отложений и расширении состава и набора хемофоссилий в историческом аспекте — от древнейших докембрийских образований до современных [286]. Они отражают реальные процессы индивидуального развития хемофоссилий под влиянием изменения условий окружающей среды и эволюции растительного мира как основного поставщика захороняющихся биомолекул.

Понятие об эволюции хемофоссилий важно потому, что хемофоссилии нельзя считать «химическими окаменелостями», т. е. сохраняющимися неизменными в ископаемом состоянии. Напротив, хемофоссилии как органические соединения способны к тем химическим превращениям, которые вызваны сменой условий их существования по мере литогенеза вмещающих пород. При этом возможны довольно существенные изменения хемофоссилий как по сравнению с исходными биомолекулами, так и при переходе от диагенетических к катагенетическим дериватам биомолекул. Особенно резкие изменения структуры хемофоссилий связаны с зоной катагенеза, с нефтеобразованием.

Несмотря на все эти изменения, «узнаваемость» хемофоссилий как соединений изначально биогенной природы и как биомаркеров сохраняется достаточно долгое время независимо от степени литогенеза вмещающих отложений. Даже хемофоссилии зоны катагенеза, претерпевающие постепенное обеднение биогеохимической информацией, все же сохраняют ее достаточно длительное время, вплоть до перехода содержащих их пород в метаморфиты. Таковы, например, докембрийские отложения, сохранившие такие хемофоссилии, как н-алканы, фитан и пристан в образованиях возраста 2,7—3,1 млрд лет [460].

При переходе от древнейших отложений, содержащих достаточно малый набор хемофоссилий — биомаркеров синезеленых водорослей (*н-алканы, 7- и 8-метилалканы, фитан и пристан*, гопаны и некоторые другие), к более молодым отложениям увеличивается разнообразие типов хемофоссилий, отражающих появление новых биосоединений по мере эволюции органического мира. Основные этапы изменения химического состава растительного мира, как и основные тенденции изменения химического состава различных биосоединений в ходе эволюции растений, прослеживаются достаточно четко [573]. Общим является возникновение новых типов биосоединений при появлении эукариотов, при выходе растений на сушу, при появлении голосеменных, а затем и покрытосеменных растений. Для наземных растений характерно все увеличивающееся разнообразие вторичных веществ, особенно у покрытосеменных растений. Эти вещества — биохимически наиболее стойкие компоненты растений — в первую очередь подвергаются фоссилизации в субаквальных условиях и сохраняются в виде хемофоссилий в осадочных породах.

Хемофоссилии сохраняют на молекулярном уровне хемотаксономические особенности организмов, что важно при сопо-


А
CH2OH
I
II
III
Б
HO
IV
H
X
V
VI
VII
В
VIII
R'
IX
R
X
XI
XII
Г
XIII
XIV
XV
Д
Cn H2n + 1
XVI
Cn H2n + 1
XVII
XVIII

ставительном анализе хемотаксономии современных организмов и палеохемотаксономии.

Интенсивное развитие хемотаксономии за последние два десятилетия определяется той новой информацией, которая дополняет традиционные классификации организмов. «Хемосистематические (или более узко понимаемые хемотаксономические) исследования как новое направление в получении информации о таксонах (видах, родах, семействах и др.) способствуют расширению базиса классификации» [1067, с. 321].

В хемотаксономии бактерий широко используют жирнокислотный состав липидов [706]. У растений в качестве таксономических различий рассматривают наличие и распределение самых разнообразных биомолекул: аминокислот и ДНК, углеводов, фенольных соединений, алкалоидов, длинноцепочных соединений жиров, масел и восков, изопреноидов — терпеноидов, каротиноидов и стероидов. Основное значение имеют вторичные вещества растений. Типичные хемотаксономические различия в растениях существуют на всех уровнях иерархий — от высших таксонов до семейств, родов и видов. Таковы, например, наличие гопаноидов у прокариотов и некоторых эукариотов, а стероидов — у эукариотов [2060]. Распределение н-алканов в водорослях и бактериях сильно отличается от их распределения в высших растениях, содержащих н-алканы C_{23}—C_{35} с сильным преобладанием нечетных гомологов [1699].

Некоторые хемотаксономические различия существуют на уровне типов. Так, 7- и 8-метилгептадеканы характерны только для синезеленых водорослей и отсутствуют в других типах бактерий, зеленых водорослях и высших растениях; пристан и фитан присутствуют у анаэробных нефотосинтезирующих и фотосинтезирующих бактерий и высших растений и отсутствуют у аэробных нефотосинтезирующих бактерий, синезеленых и зеленых водорослей [1699]. Все типы водорослей-эукариотов различаются набором и основными компонентами стеролов [2072] и каротиноидов [1881]. На уровне классов хемотаксономические различия проявляются, например, в различии терпеноидов эфирных масел голосеменных и покрытосеменных растений [9]; на уровне подклассов — в различии алкалоидов однодольных и двудольных покрытосеменных растений. Отмечены различия в жирнокислотном составе жиров и в составе стероидов и каротиноидов на

Рис. 85. Структура некоторых хемофоссилий нефти, связанных происхождением с различными группами липидов и липоидов живых организмов. *По Ал. А. Петрову.*

А — фитол (I) и найденные в нефти фитан (II) и пристан (III); *Б* — холестерин (IV) и найденные в нефти стераны (V): α-стераны (14 αH, 17αH-«биологические») и изостераны (14 βH, 17 βH-«нефтяные»), перегруппированные (структурно-измененные) стераны (VI) и моноароматические стераны (VII); *В* — 17 βH, 21 βH-гопен — 22 (29) (VIII), или диплоптен (синезеленые водоросли, бактерии) и найденные в нефти 17 αH, 21 βH-гопаны (IX), моноароматические гопаны (X), моноароматические 8—14-секогопаны (XI) и 8—14-секогопаны (XII); *Г* — β-каротин (XIII) и найденные в нефти углеводороды каротиноидного типа строения 1,1,3-триметил-2-алкилциклогексаны C_{10}—C_{22} (XIV) и 1,3,4-триметил-2-алкилбензолы C_{10}—C_{30} (XV); *Д* — возможные продукты циклизации н-алкановых и изопреноидных кислот, найденные в нефти: н-алкилциклогексаны (XVI), н-алкилбензолы (XVII), 1-метил-4-алкилбензолы C_{12}—C_{31} с изопреноидной цепью (XVIII)

уровне типов и семейств растений; известна специфичность кутикулярных восков, кутинов, суберинов, лигнинов у разных таксонов наземных растений и др. С эволюцией растений сильно увеличивается специфичность их химизма, достигая у покрытосеменных хемотаксономических различий на уровне семейств, родов и даже видов. Это фиксируется, например, в строении и составе жирных кислот жиров [1073].

Консервативность хемотаксономических признаков растений и других организмов отражает сохранение их химизма на протяжении сотен миллионов лет, о чем свидетельствует идентичность молекулярных ископаемых — остатков ископаемых организмов — и биомолекул тех же организмов, живущих в настоящее время. М. Кальвин [460] приводит в качестве примера способность синезеленых водорослей — как современных, так и древних (из сланцев свиты Соуден, возраст 2,67 млрд лет) — синтезировать 7- и 8-метилгептадеканы $C_{18}H_{38}$. Отмечена идентичность современных и ископаемых (возраст 3,4—3,7 млрд лет) спорополленинов [120].

В этой связи Дж. Эглинтон и М. Кальвин [1207, с. 206] высказали мысль, что «...возможность классифицировать живущие на Земле виды на хемотаксономической или химической основе... можно будет распространить... на вымершие организмы, создав науку, которую можно будет назвать палеохемотаксономией». Придавая огромное значение данным палеохемотаксономии для суждения об эволюции живого на Земле, Э. Брода даже отождествляет палеохемотаксономию с молекулярной палеонтологией. «Можно надеяться, — пишет он, — что... на основе химической палеолетописи будут найдены критерии для классификации разных организмов: иными словами, возникает новая наука — палеохемотаксономия, или молекулярная палеонтология» [119, с. 239].

Информативность хемофоссилий. Хемофоссилии несут информацию, которая может быть названа биогеохимической [284]. Эта информация отражает (сохраняет) структуру оригинала, т. е. биомолекул, в разной степени измененных геохимическими процессами, и позволяет воспроизвести структуру оригинала — исходных биомолекул — по их ископаемым дериватам. Наследование хемофоссилиями биогеохимической информации связано с сохранением углеродного скелета, стереохимических особенностей и других элементов молекулярной структуры биомолекул. Наследование этих элементов и характер их изменения в геохимических процессах обеспечивает сохранение двух видов биогеохимической информации — об исходных организмах и о процессах геохимических трансформаций биомолекул.

Наследование хемофоссилиями информации об исходных организмах базируется на сохранении на молекулярном уровне хемотаксономических особенностей организмов, зафиксированных в наборе и концентрации определенных биомолекул. Часть хемотаксономических особенностей наследуется низкомолекулярными

хемофоссилиями (н-алканы, стероиды, терпеноиды, воски и др.), часть — структурными единицами геополимеров, например остатками жирных кислот [493] и других биомолекул, из которых построены макромолекулы горючих сланцев и других сапропелитов. Поэтому особенности хемофоссилий, в том числе и геополимеров, позволяют говорить об исходных организмах, которым могли принадлежать биомолекулы, ставшие хемофоссилиями после захоронения.

Интерпретация хемофоссилий как индикаторов условий осадконакопления, диагенеза и катагенеза вмещающих отложений подробно обсуждается Б. Тиссо и Д. Вельте [1059]. Она базируется на сопоставлении состава и набора хемофоссилий, степени измененности их структуры по сравнению с исходными биомолекулами, характере новообразований (диагенетических или катагенетических дериватов).

Сохранение хемофоссилиями биогеохимической информации определяет их уникальность как молекулярных следов жизнедеятельности в породах различного возраста, отражающих существование биосфер прошлого, запечатленных в истории осадочных пород. Хемофоссилии в этой связи могут характеризовать эволюцию биосферы в геологической истории Земли и, что особенно важно, различные этапы докембрийской эволюции. Уникальным объектом, содержащим хемофоссилии, являются горючие ископаемые, поэтому изучение хемофоссилий может осветить многие аспекты эволюции горючих ископаемых в истории Земли.

Молекулярная палеонтология докембрия. Последние полвека ознаменовались принципиальным сдвигом в разработке одной из самых фундаментальных проблем естествознания — проблемы происхождения и ранних этапов эволюции жизни на Земле, решительным отходом от умозрительных, нередко фантастических представлений к научному проникновению в сущность сложнейших процессов, протекавших на заре развития нашей планеты. Успехи эти связаны прежде всего с именем А. И. Опарина [778, 779, 780, 782 и др.], создавшего материалистическую теорию самоорганизации материи и положившего начало многочисленным исследованиям, развившим ее краеугольные положения [81, 219, 317, 482, 625, 828, 895, 1112, 1209, 1964 и др.].

Проблема происхождения и ранних этапов развития жизни на Земле чрезвычайно обширна, многогранна и ее разработка требует комплексного подхода. Она привлекает внимание многих естественных наук — органической химии, органической геохимии, молекулярной биологии, биохимии, астрономии, астрофизики, вулканологии, микробиологии, палеонтологии и других, каждая из которых рассматривает определенные ее аспекты. В частности, относящиеся к палеонтологии аспекты освещены в работах Б. С. Соколова [984, 985, 989, 990, 993]. Нуждается данная проблема и в философских обобщениях. Приводимое ниже схематическое изображение хронологической последовательности основных событий в докембрийской эволюции

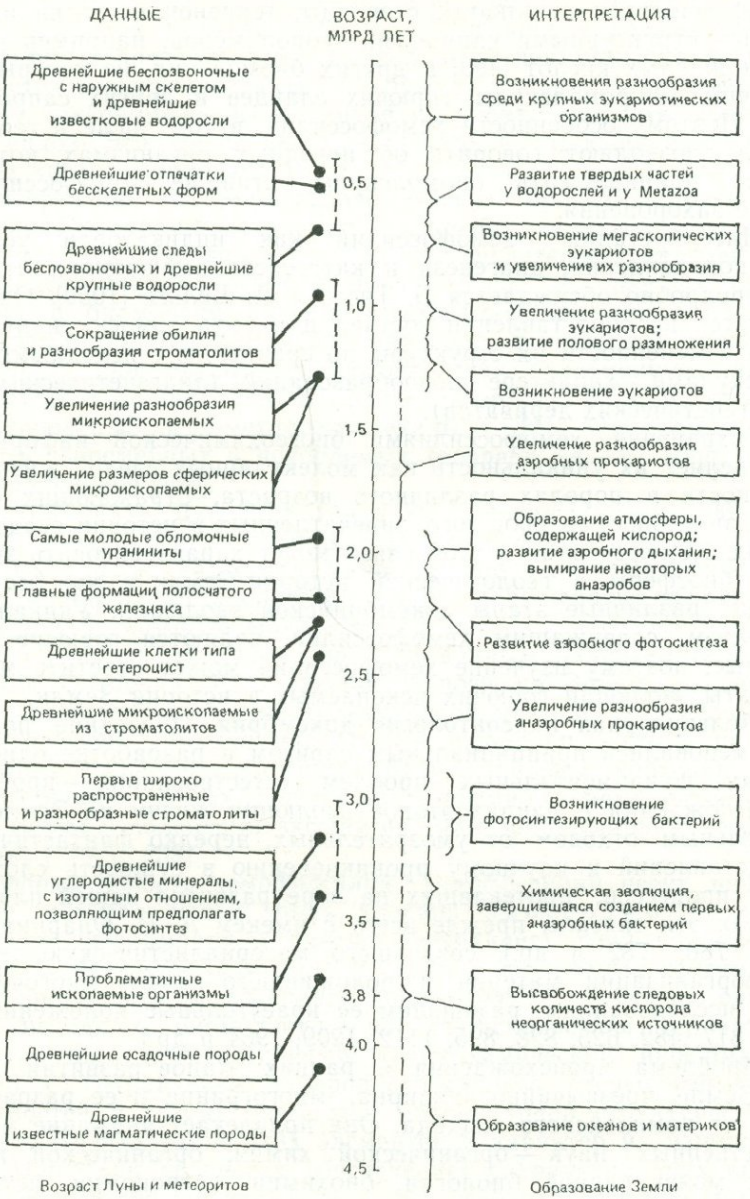


Рис. 86. Хронологическая последовательность главных событий в докембрийской эволюции по данным палеонтологии, петрографии и геохимии, сравнительного изучения метаболизма и биохимии современных организмов. *По Дж. У. Шопфу*

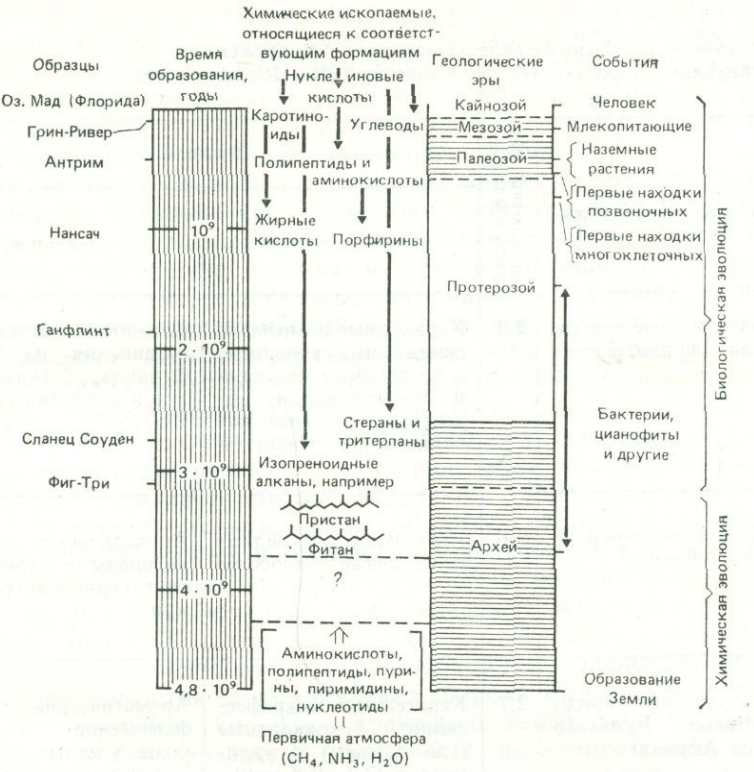


Рис. 87. Геохронологическая таблица химической и биологической эволюции. *По М. Кальвину*

(рис. 86) позволяет получить самое общее представление о месте и роли ряда названных наук в ее познании. Совершенно очевидно, например, что предполагаемый этап химической эволюции не мог бы найти отражения в традиционной палеонтологической летописи, ведущая роль в изучении которой принадлежит наукам, выясняющим механизм и закономерности естественного синтеза веществ определенного состава, в первую очередь белков, послуживших субстратом для перехода от органических соединений абиогенного генезиса к биологической форме материи. При исследовании же этапа биологической эволюции и появлении в земных слоях все более многочисленных, разнообразных и достоверных остатков организмов значение морфологической палеонтологии быстро возрастает (см. 7.2).

Молекулярная палеонтология первоначально сосредоточивала свое внимание на выяснении структуры органических молекул, сохраняющихся в докембрийских и архейских породах, и их эволюции. «Наша конечная цель, — писал М. Кальвин, — состоит в том, чтобы найти границу раздела между небиологическими предшественниками, или субстратами жизни и биологическими

Таблица 6

Химические и морфологические ископаемые, обнаруженные в древнейших породах. *По М. Кальвину, Дж. Шопфу и др.*

Стратиграфические подразделения, породы	Абсолютный возраст, в млрд лет	Фоссилии	
		морфологические	химические
Строматолитовые породы (Южная Африка, Трансваль)	2,3	Коккоидные и нитчатые синезеленые водоросли с клеточными стенками и перегородками; отдельные нити содержат акинеты и гетероцисты	Сложные органические соединения из группы фуранов, бензонитрилов и алифатических нитрилов
Серия Витватерсранд (Южная Африка)	2,6	Нитчатые и коккоидные синезеленые водоросли	Ароматические углеводороды и ароматические сернистые соединения
Строматолитовые породы известняков Булавайо (Южная Африка)	2,7	Керогеновые микрофоссилии: коккоидные (1,2—4,3 мкм) и удлиненные (3,7—9,8 мкм)	Ароматические и алифатические углеводороды, в малых количествах формальдегид и бензонитрил
Свита Фиг-Три	3,1	Эллипсоидальные образования (3—36 мкм)	Ароматические углеводороды и н-алканы
Серия Онферваxт (Южная Африка)	3,7	Округлые и эллипсоидальные тельца (6—196 мкм), вероятно, неорганического происхождения и сферические красновато-коричневые частицы (2—9 мкм) с оболочкой, похожей на двойную стенку	Ароматические углеводороды
Метакварциты (Гренландия)	3,8	Глобулярные графитовые образования, возможно, неорганического происхождения	Метан, возможно, неорганического происхождения

остатками жизни. Нам хотелось бы установить тот период времени, когда органические вещества небиологического происхождения существовали одновременно с веществами, образованными живыми структурами» [460, с. 40]. Сложившаяся у него обобщающая картина изображена на рис. 87. Приводим также дополняющие и уточняющие ее данные (табл. 6).

В первично осадочных (осадочно-метаморфических) породах докембрия органическое вещество биогенного происхождения сохранилось в разных формах: рассеянное органическое вещество пород, горючие сланцы и другие обогащенные углеродом породы (например, шунгиты, битуминозные толщи) и нефти. Для познания докембрийской истории исключительный интерес представляют приуроченность и состав этих образований.

Сопоставляя результаты изучения углеводородов, выделенных из докембрийских сланцев разного возраста, М. Кальвин [460] отметил, что в отложениях Онферваxт (возраст 3,7 млрд лет) молекулярно-массовое распределение н-алканов C_{16}—C_{25} настолько отличается от распределения в более молодых породах, что можно ставить вопрос об этом органическом веществе как смеси абиогенных и биогенных компонентов, т. е. о его приуроченности к переходу от химической к биологической эволюции. Однако Дж. Эглинтон [784] указывает, что подобный однородный ряд н-алканов могут дать биогенные н-алканы под воздействием процессов дегидрогенизации и графитизации органического вещества докембрийских пород. Равномерное распределение н-алканов C_{14}—C_{25} характерно также для кремнистого сланца Фиг-Три (возраст 3,1 млрд лет), но концентрации н-алканов здесь значительно выше, чем в образце из Онферваxт [460].

В более молодых докембрийских сланцах Соуден (2,7 млрд лет), Ганфлит (1,9 млрд лет) и Нансач (1,0 млрд лет) распределение н-алканов, фитана, пристана и других изопреноидов не оставляет сомнения в их биогенном происхождении. В ряде случаев эти соединения могут считаться биомаркерами. Например, в сланцах Соуден идентифицирован изоалкан C_{18} (типа 7- или 8-метилгептадекана), биосинтезированный синезелеными водорослями Nostoc [460].

Можно отметить, что молекулярные ископаемые докембрийских пород подтверждают тезис В. И. Вернадского [165, с. 93]: «...органическое вещество, проникающее все вещество доступной изучению земной коры, все — биогенного происхождения».

В докембрии выделено несколько (6—8) эпох накопления толщ, богатых органическим веществом, имеющих возраст от 3,5 млрд лет до начала фанерозоя [741, 949]. Эпохи накопления богатых органическим веществом сапропелевых осадков проявляются через 200—400 млн лет и приурочены к породам различного возраста: AR_1 (3,7—3,5 млрд лет), AR_2 (3,4—3,1 млрд лет), AR_2—PR_1 (2,7 млрд), PR_1—PR_2 (1,9—1,8 млрд), PR_2—PR_3 (1,6—1,5 млрд), R_1—R_2 (1,3—1,2 млрд), R_2—R_3 (1,0 млрд), V (0,57 млрд) [741].

Возрастные «уровни» накопления этих толщ связывают с важными событиями в эволюции биоса [948] и с основными глобальными эпохами регионального метаморфизма и тектономагматической активизации, в которых шло накопление углекислоты в древних атмосферах, что могло отразиться на эволюции биоса [949].

Основными продуцентами органического вещества в раннем архее считаются анаэробные бактерии, а начиная с позднего архея — фотосинтезирующие синезеленые водоросли и акритархи. Экстремальная биопродуктивность бедных в видовом отношении примитивных водорослей в эпохи сланценакопления при подавленности или высокой изменчивости других групп организмов рассматривается как ответная реакция биосферы на повышение в водной среде обитания концентраций фосфора, урана и других тяжелых металлов [74].

Молекулярная палеонтология и горючие ископаемые. Традиционная проблема влияния исторического развития биоса на состав твердых горючих ископаемых обсуждается в трудах Г. Потонье, А. Н. Криштофовича, В. И. Вернадского, Ю. А. Жемчужникова, Н. М. Страхова, Л. Ш. Давиташвили и других ученых. Выяснение возрастной специфики состава углей на уровне особенностей ботанического состава растений палеозоя и мезозоя, характерное для исследований Г. Потонье [836] и Ю. А. Жемчужникова [366], переходит на современном этапе познания состава твердых горючих ископаемых на уровень изучения элементарных составляющих (микрокомпонентов) углей и горючих сланцев.

Еще В. И. Вернадский [166] высказал общее положение, что в каустобиолитах видно ясное проявление эволюционного процесса. Им же [164, с. 170] было отмечено наличие взаимосвязи состава нефтей и исходных организмов: «нефти происходят из определенных живых организмов, из живого вещества — определенного химического состава, определяющих структуру нефтей». Роль изучения горючих ископаемых для развития палеонтологии четко сформулирована В. Е. Раковским [853, с. 51]: «отложения угольного вещества и нефти являются важным памятником процессов разных геологических эпох; химический состав этих горючих ископаемых позволит в будущем пролить свет на состав растений прежних геологических эпох».

Угли и горючие сланцы. Возрастная специфика микрокомпонентов углей подробно рассмотрена в работах А. В. Лапо [561, 562], Е. М. Файзуллиной и А. В. Лапо [1088]. Подчеркнуты различия, существующие между равноуглефицированными микрокомпонентами групп витринита, лейптинита и фюзинита разного возраста — от палеозойского до кайнозойского — по элементному составу, выходу летучих и смолы полукоксования, т. е. на уровне общей химической характеристики. По данным ИК-спектрометрии показано повышенное содержание алифатических групп в витринитах каменных углей мезозойского возраста

в сравнении с равноуглефицированными углями палеозоя, что связывается с эволюцией углеобразующей растительности [1088]. Можно полагать [573], что эти различия микрокомпонентов обусловлены эволюцией структурных звеньев биополимеров углеобразующей флоры. Однако недостаточная изученность химического состава микрокомпонентов углей, о чем свидетельствует сводка А. В. Лапо [562], не дает пока оснований проверить это предположение на молекулярном уровне.

Интересные данные о возрастной специфике горючих сланцев получены при изучении нерастворимой части их керогенов [493, 1083 и др.]. Поскольку горючие сланцы не подвергались в своей геологической истории деструктивному действию повышенных температур, остатки жирных кислот в составе макромолекул керогенов сохраняют специфику исходных жирных кислот. Так, черты сходства в органическом веществе докембрийских и нижнепалеозойских горючих сланцев объясняются [1083] отсутствием в сравниваемые эпохи резких изменений как в составе исходного для керогенообразования материала, так и в процессах осадконакопления. Вместе с тем длина алифатических цепей — фрагментов макромолекул керогена, т. е. «связанной» формы хемофоссилий, по А. Н. Гусевой и И. Е. Лейфману [573], — отражает специфику исходных жирных кислот водорослей (например, ордовикские кукерситы — синезеленых водорослей, юрские горючие сланцы — диатомовых водорослей), а в случае сноса терригенного материала — и жирных кислот наземных растений в формировании горючих сланцев и сапропелитов мезозоя и кайнозоя [493].

Нефти. Молекулярная палеонтология, как и молекулярная биогеохимия, изучает нефть как объект, содержащий хемофоссилии [151].

Нефти аналогично ископаемым остаткам организмов, осадкам, породам и другим горючим ископаемым содержат много углеводородов и неуглеводородных соединений, относящихся к хемофоссилиям. Согласно Ал. А. Петрову [818, с.41—42], всего в настоящее время в нефти определено до 400 индивидуальных углеводородов состава до C_{40} разных классов и родов, причем «...большинство из определяемых в нефтях углеводородов являются реликтами, т. е. соединениями, явно сохранившими черты строения, свойственные их биологическим предшественникам». Это в первую очередь углеводороды — нормальные алканы, изопреноидные алканы, стераны и тритерпаны (особенно гопаны), несущие в своей структурной и пространственной организации явные черты исходных соединений живого вещества, таких, как н-алканы, длинноцепочные жирные кислоты, фитол, стероиды, каротиноиды и гопаноиды. Ряд кислородсодержащих соединений — кислоты, кетоны, спирты — это производные стероидов, гопаноидов и каротиноидов, также несущие явные черты исходных биомолекул. Большая группа соединений нефти, включая типичные для нефтей гибридные углеводороды и компоненты смол и асфальтенов, содержит элементы структуры биомолекул в каче-

стве фрагментов сложных молекул, образовавшихся как продукты синтеза при нефтеобразовании и не идентичных биомолекулам.

Состав хемофоссилий нефти представляет исключительный интерес для выяснения генезиса вещества нефти[1]. Это связано с тем, что в структуре хемофоссилий заключена информация об их происхождении, т. е. возможно установление генетической связи с биомолекулами-предшественниками. Весь имеющийся материал однозначно свидетельствует о доминирующей роли биосоединений изначально липидно-липоидной природы как исходного вещества в нефтеобразовании, подтверждая правильность теории осадочно-миграционного происхождения нефти. В свете новейших данных нефтеобразование представляет собой длительный стадийный процесс, берущий начало, как это отметил В. И. Вернадский, еще в живом веществе и завершающийся в осадочных породах, содержащих органические вещества, на этапе мезокатагенеза [146].

В хемофоссилиях нефти заключена как хемотаксономическая информация об организмах, составляющих исходный биос палеобассейна осадконакопления, т. е. будущих нефтематеринских толщ, так и информация об условиях геохимической трансформации биомолекул в нефть и о геохимической истории самой нефти. По существу, все показатели состава нефтей, используемые в последнее время при корреляции нефтей между собой и с органическим веществом пород, основаны на количественных соотношениях таких хемофоссилий, как н-алканы, изопренаны (фитан, пристан), стераны, тритерпаны и некоторые другие.

С позиций молекулярной палеонтологии представляет интерес отражение следов жизнедеятельности различных организмов в составе хемофоссилий нефти. Б. Тиссо и Д. Вельте [1059, с. 353] считают, что хемофоссилии как биомаркеры «...могут быть использованы для характеристики, корреляции и восстановления условий осадконакопления так же, как и макро- и микрофоссилии, обычно используемые геологами». Они указывают, что хемофоссилии могут характеризовать основные типы ассоциаций организмов, участвовавших в образовании органического вещества осадков, на уровне вклада фитопланктона, высших растений и микробиальный переработки растительного материала.

Во многих случаях соотношение н-алканов нефти может отразить вклад высших растений (для них типичны гомологи C_{25}—C_{33}) и низших растений (бактерий и водорослей), для которых типичны гомологи C_{15}—C_{19}, часто резкий максимум для C_{17} [1059, 1699]. Как показано рядом исследователей [1334, 1449, 1721, 2104, 2132], высокопарафинистые нефти приурочены обычно к прибрежно-морским и континентальным фациям, где велик

[1] Генезис скоплений нефти до настоящего времени является предметом интенсивных исследований. Сложность природных процессов миграции пока не позволяет однозначно ответить на многие вопросы формирования и переформирования скоплений нефти.

вклад наземной растительности, богатой кутикулярными восками. Считается, что соотношение фитан — пристан одинаково для нефтей, образовавшихся за счет сходного по составу органического вещества, причем доля пристана выше там, где существенней вклад зоопланктона. Такие типичные хемофоссилии, как гопаны, могут быть унаследованы нефтями от прокариотов — синезеленых водорослей и бактерий, участвовавших в переработке автотрофной продукции, хотя синтезируются и некоторыми эукариотами — лишайниками, папоротниками, некоторыми древесными растениями и травами [2060].

Вопросы отражения возрастной специфики хемофоссилиями нефтей достаточно сложны в силу значимости термокаталитических деструкционных процессов в образовании вещества нефти, роли миграции в формировании залежей нефти, в приуроченности залежей нефти к вмещающим отложениям, соотношение которых с предполагаемыми нефтематеринскими толщами может быть различным.

В обобщениях Н. Б. Вассоевича и Г. А. Аммосова [148], А. А. Карцева [476, 477], О. А. Радченко [852], Х. Смита [970] и других ученых показаны тенденции изменения свойств и состава нефтей с возрастом вмещающих отложений (кайнозой — мезозой — палеозой). А. А. Карцев [476] по этим параметрам делит нефти на палеотипные и кайнотипные. По особенностям свойств и группового углеводородного состава нефти выделяют пять мегациклов нефтегазообразования (вендский, ранне- и средне-позднепалеозойские, мезозойский и кайнозойский [785]). По изменению содержания реликтовых углеводородов (н- и изопреноидные алканы, тетра- и пентациклические цикланы) отмечены различия между нефтями кембрийских, девонских, пермских, мезозойских и кайнозойских отложений, что определяется в основном продуктами и условиями седиментации нефтепродуцирующих осадков и согласуется с эволюционными изменениями биосферы [915]. Вместе с тем пока, видимо, нельзя утверждать, что в нефти есть хемофоссилии-реликты, которые четко характеризуют возраст исходной биомассы.

Использование хемофоссилий нефти для реконструкции истории нефтеобразования и геохимической истории нефти в залежи подробно рассмотрено Б. Тиссо и Д. Вельте [1059]. Согласно этим авторам (с. 353), «хотя идентификация хемофоссилий часто требует значительных усилий, получаемые результаты окупают их. Они являются совершенным инструментом при корреляции различных нефтей или нефтепроявлений, обнаруженных в осадочных бассейнах в результате нефтепоисковых работ. Если различные типы нефтей уже выделены, хемофоссилии могут быть использованы для того, чтобы связать эти нефти с соответствующими материнскими породами».

Становится все более ясным, что палеонтологические и биогеохимические исследования на молекулярном уровне конкретизируют многие положения осадочно-миграционной теории обра-

зования нефти и газа. Эти исследования можно считать молекулярной основой учения о генезисе нефти, поскольку в структуре ископаемых молекул заложена информация об их происхождении и геохимической истории. Большое практическое значение исследований вытекает из того, что поиски нефти все больше ведутся на историко-генетической основе, в связи с чем возрастает и значимость той информации, которая сохраняется самим веществом нефти.

Вопросы интерпретации данных о молекулярных ископаемых. В связи со все возрастающей ролью информации, которая заключена в хемофоссилиях, в палеонтологии, в изучении возникновения и эволюции биосферы, в геохимии и биогеохимии горючих ископаемых особое значение приобретают вопросы интерпретации данных о молекулярных ископаемых.

По своему характеру химические ископаемые весьма существенно отличаются от ископаемых морфологических остатков организмов, являющихся традиционными объектами палеонтологических исследований.

Естественно, что дальнейшее развитие молекулярной палеонтологии связано прежде всего с совершенствованием аналитических методов и решением специальных методических проблем изучения хемофоссилий. Основополагающими из них следует считать две проблемы: 1) о сингенетичности хемофоссилий вмешающим породам и их вторичных изменениях и 2) о происхождении — биогенном либо абиогенном — хемофоссилий.

Наиболее важными хемофоссилиями для изучения эволюционных процессов, протекавших в архее и протерозое, считаются углеводороды (н-алканы, фитан, пристан), липиды (жирные кислоты) и пигменты (спорополленин, порфирины), обладающие наиболее высокой стабильностью и достаточно отчетливо выраженными особенностями структуры, отличающими их от других соединений. Имеются данные [2345] о находках в докембрийских водорослях Британской Колумбии «свободных», частично, по-видимому, первичных и «связанных» сахаридов. Не вполне ясным оказывается вопрос о поведении аминокислот. Ф. Абельсон [1, 1253] привел данные в пользу химической и термической устойчивости некоторых из этих соединений, в частности аланина, и высказал мнение о возможности их сохранения в ископаемом состоянии длительное время. Согласно его представлениям, аланин и некоторые другие аминокислоты могут в течение миллиарда лет выдерживать анаэробные условия при температуре 25 °С, при комнатной же температуре под действием кислорода они разрушаются за миллион лет. К сходным заключениям о сохранности аминокислот в древних породах, возможности их извлечения, исследования и идентификации пришли многие авторы [460, 945, 1403, 1580, 1586, 2466 и др.]. В частности, И. З. Сергиенко и М. И. Бобылева обнаружили в кианитовых сланцах свиты кейв (2,5 млрд. лет) различные «свободные» и

«связанные» аминокислоты, а также углеводы — глюкозу и маннозу.

Согласно Т. В. Дроздовой [337, 338, 339, 621], «связанные» аминокислоты входят в состав высокомолекулярной части рассеянного органического вещества пород, будучи химически связаны в макромолекулах геополимеров.

Вопросы интерпретации данных о присутствии аминокислот в породах разного возраста и разных стадий литогенеза обсуждают Г. А. Лаврентьев и И. А. Егоров [557]. Они подвергают сомнению возможность сохранности нативных аминокислот в течение геологического времени в силу их способности к рацемизации и эпимеризации. Присутствие же аминокислот в докембрийских и более молодых, но метаморфизованных породах объясняются ими как следствие природной контаминации.

Другая группа молекулярных ископаемых — углеводороды «...относятся к наиболее стабильной группе соединений, и можно ожидать, что они сохранили существенные особенности своей первоначальной молекулярной структуры [460, с. 40]. По расчетам, приводимым М. Кальвином (там же), время жизни углеводородов при 300 К составляет 10^{25} лет, при 400 К — $10^{13,5}$ лет.

Интересный анализ проблемы возможности биогенного или абиогенного происхождения углеводородов в породах привел В. Г. Мейншейн [784]. Он отметил, что хотя органические соединения могут создаваться в результате анаболических или абиотических реакций, многие высокоселективные реакции непосредственно или косвенно связаны с жизнью, а «...основным недостатком большинства абиотических теорий происхождения соединений углерода в породах является, по-видимому, неспособность этих теорий предложить правдоподобный источник абиотических реагентов и катализаторов. Многие из найденных в породах сложных углеводородов достаточно устойчивы, чтобы сохранить структурную упорядоченность, характерную для биологических остатков... и эти вещества или их предшественники очень важны для выяснения биологической эволюции» [784, с. 232, 233].

Из всех биологических молекул, считает В. Г. Мейншейн, насыщенные углеводороды могут иметь наибольшее геохимическое значение; «...энергия разложения некоторых биологических алканов (*алканы, согласно этому автору, — это все насыщенные углеводороды, т. е. алканы и цикланы по общепринятой номенклатуре органических соединений* (курсив наш. — И. Л., А. Г., В. М.) и присутствие алканов в породах практически всех возрастов подтверждает, что главная часть этих углеводородов может сохранять свою структурную целостность почти при любых условиях, имеющихся в осадочных отложениях. Таким образом, вопрос состоит, очевидно, не в том, являются ли алканы молекулярными остатками прежней жизни, а скорее в том, насколько или какая часть алканов в древних породах обра-

зовалась из алканов биологических липидов» [784, с. 245].

В этом плане важно то обстоятельство, что образование углеводородов при трансформации фоссилизированных кислородосодержащих компонентов липидной и изопреноидной природы является обязательным этапом геохимической истории этих компонентов [287]. В частности, новообразование н-алканов из жирных кислот (свободных или связанных в восках или макромолекулах керогена пород) изменяет молекулярно-массовое распределение унаследованных н-алканов. Изопреноидные алканы (фитан, пристан и др.), стераны, гопаны и другие терпаны обычно имеют своими предшественниками в живом различные кислородные производные (спирты и др.).

При оценке значимости молекулярных ископаемых следует учитывать, что при умеренных температурах и окислительно-восстановительных потенциалах соединения углерода подвергаются структурным изменениям, которые точно отражают воздействующие на них процессы [784]. Уникальность углеродных скелетов стероидов и терпеноидов (как циклических, так и алифатических) и сохранение ими стереохимической конфигурации, отвечающей биологической или близкой к ней (известно, что стереоконфигурация холестерина единственная из 256 возможных по числу хиральных центров), делает эти соединения, как и н-алканы, одними из основных среди молекулярных ископаемых разновозрастных и разнофациальных пород и горючих ископаемых.

Что касается син- и эпигенетичности тех или иных хемофоссилий, то многочисленные исследования показывают, что источник исключительно автохтонных хемофоссилий существует — это нерастворимая часть керогена пород. И. Дж. Галлегос [264] утверждает, что кероген, в котором содержится основная масса органического вещества осадочных пород, — это потенциальный источник незагрязненных биологических маркирующих соединений. Этот вывод важен в том отношении, что макромолекулы керогена пород формируются на стадии седиментогенеза, как показано в настоящее время на примере различных горючих сланцев [264, 493].

В макромолекулы керогена включены в виде структурных элементов биомаркеры тех организмов, остатки которых принимали участие в формировании осадков, давших породы, содержащие кероген. Методом выделения биомаркеров является пиролиз керогена, высвобождающий ранее фоссилизированные жирные кислоты в виде н-алканов, н-алкенов, кетонов, концентрационное распределение которых позволяет реконструировать начальное распределение жирных кислот [493] и изопреноиды — изопренаны, стераны, терпаны — в виде набора соединений, часть из которых, как показано К. Зейфертом, сохраняет стереохимию исходных биомолекул [2260].

Успехи органической геохимии все больше способствуют одно-

значности интерпретации данных о молекулярных ископаемых. В частности, остается все меньше доводов в пользу абиогенного синтеза хемофоссилий, все больше выясняется роль постфоссилизационных (абиогенных) преобразований захороненных биомолекул в формировании хемофоссилий пород и горючих ископаемых.

* * *

Несмотря на безусловную важность данных молекулярной палеонтологии для разработки проблемы происхождения жизни на Земле, задачи ее в целом представляются более широкими. Количество, разнообразие состава и геохимическая роль живого вещества в процессе биологической эволюции быстро возрастали. В связи с этим молекулярная палеонтология, охватывая своими исследованиями не только докембрий, но и фанерозой, поставляет весьма важную информацию об основных компонентах исходного живого вещества или продуктах их сравнительно неглубокого преобразования, без которой немыслимо изучение биохимии растений и животных геологического прошлого, проникновение во многие закономерности эволюции биосферы, выяснение происхождения и условий накопления горючих ископаемых. На этом пути молекулярная палеонтология вступает во взаимодействие с другими науками, изучающими органическое вещество — углехимией и углепетрографией, нефтехимией, химией горючих сланцев, биогеохимией и другими, сохраняя при этом присущие ей особенности. Прав был, вероятно, Н. Б. Вассоевич [147], утверждавший, что молекулярная палеонтология займет отчетливо выраженное положение между зарождающейся наукой об ископаемом органическом веществе — литогеохимией и палеонтологией.

Закономерности формирования химических ископаемых изучены еще недостаточно. В самом общем виде можно сказать, что их образование связано с фоссилизацией биологических молекул, сохранившихся после гибели материнских организмов, но утративших первоначальную связь с живым веществом и перешедших в ископаемое состояние. Под воздействием геохимических процессов в обстановках осадконакопления и диагенеза часть этих молекул превращается в устойчивые для данных условий соединения, сохраняющие полностью или фрагментарно углеродный скелет исходных биологических молекул и несущие информацию об их систематической принадлежности и путях эволюции.

Важное значение в реализации рассматриваемой идеи имеет разработка палеотаксономического направления исследований, занимающегося классификацией организмов геологического прошлого по их биохимическим особенностям и непосредственно связывающего молекулярную палеонтологию с палеонтологией морфологической.

Известно, что все живущие на Земле организмы вне зависимости от систематической принадлежности обладают определен-

ным единством биохимических процессов и большим сходством состава и структуры всех основных биомолекул. Вместе с тем они отличаются друг от друга по относительному количеству синтезируемых веществ, а также наличию специфических своеединений для каждого данного таксона — вида, рода, семейства и т. п. Таксономическая специфичность проявляется наиболее отчетливо в составе основных биополимеров, в частности в характерных соотношениях и последовательности составляющих их мономеров [501]. Это и обусловливает возможность осуществления хемотаксономических исследований.

При изучении биомолекул, извлеченных из молодых пород, можно непосредственно исходить из данных сравнительно-биохимического анализа современных растительных и животных организмов и, основываясь на их хемотаксономических признаках, судить о присутствии или, наоборот, отсутствии близкородственных им существ в среде накопления этих пород. С принципиальной точки зрения аналогичный подход возможен и к изучению хемофоссилий, содержащихся в древних отложениях, хотя его осуществление сильно осложнено вторичными изменениями ископаемых биомолекул и общим ходом биохимической эволюции. Рассматриваемому направлению посвящено уже немало работ, среди которых нужно выделить труд под редакцией М. Флоркэна и Х. Масона [1445].

Накопившийся к настоящему времени фактический материал позволяет составить общее представление о распределении органических соединений в осадочной оболочке Земли [501, 1243]. Нельзя, однако, думать, что основным определяющим фактором является абсолютный возраст пород, вмещающих эти вещества. Уменьшение количества растворимых органических геолипидов при одновременном возрастании роли углеводородов и графитизации органических остатков обусловлено преимущественно медленными термическими и каталитическими процессами, протекающими в осадках после захоронения, уплотнения и литификации; абсолютный же возраст пород имеет, по-видимому, существенно меньшее значение, чем термическая история (рис. 88).

Несмотря на то что рассматриваемой проблеме посвящена значительная литература, современное положение дел нередко приводит к неоднозначному толкованию одних и тех же фактов. Весьма сложным оказывается доказательство первичной биогенной природы многих углеродистых соединений, заключенных в древних отложениях, содержащих также морфологические остатки организмов. Известно, что аминокислоты и некоторые другие соединения могут образовываться и неорганическим путем, в том числе в процессе вулканических извержений [625]. Обнаружены они и в углеродистом веществе метеоритов [1384, 1858 и др.], иногда очень древних.

Обладая высокой подвижностью, углеродистые соединения различного (биогенного и абиогенного) происхождения испытывали в течение длительного геологического времени миграцию и

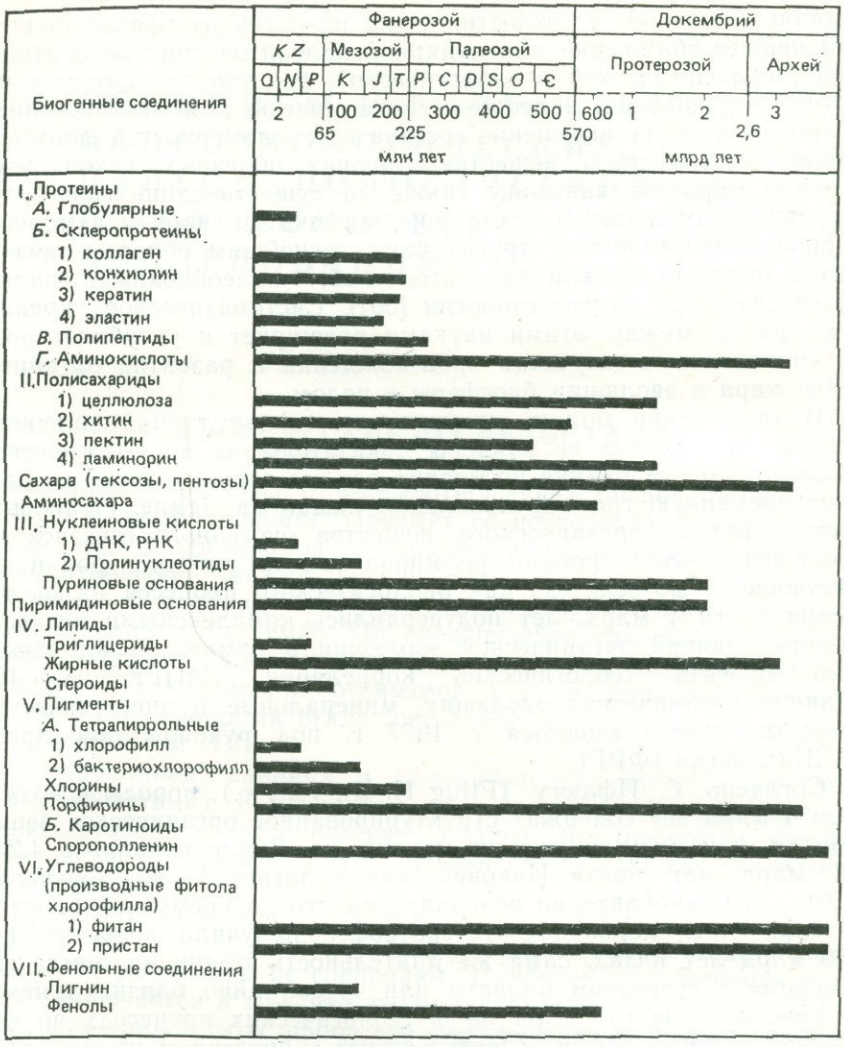


Рис. 88. Органические соединения, идентифицированные в ископаемых остатках растительных и животных организмов. *По Ч. М. Колесникову*

преобразования. Поэтому наиболее надежными являются результаты изучения нерастворимой фракции органических веществ горных пород — керогена, который менее мобилен и с большей вероятностью, чем другие хемофоссилии, сингенетичен вмещающим их образованиям.

Таким образом, изучение хемофоссилий с целью получения информации об их происхождении и истории, а в конечном итоге выяснения закономерностей биохимической эволюции пред-

ставляет большие сложности. Один из путей их преодоления — дальнейшее сближение молекулярной палеонтологии с палеонтологией морфологической и экологической, без участия которых невозможно решение палеохемотаксономических и эволюционных вопросов, а также выяснение состава и закономерностей формирования материнского вещества горючих полезных ископаемых. Следует обратить внимание также на существование еще более широких возможностей, состоящих в развитии, наряду с молекулярной палеонтологией, других наук, теснейшим образом связанных с морфологической палеонтологией, — палеобиохимии, палеобиогеохимии и палеогистологии [501]. Систематическое укрепление связей между этими науками расширяет и углубляет роль палеонтологии в изучении происхождения и развития органического мира и эволюции биосферы в целом.

В заключение можно отметить, что молекулярной палеонтологией до сих пор не найдены доказательства добиологической эволюции. Исследования последних лет все стремительней отодвигают временну́ю границу появления жизни на Земле. Непрерывность наличия органического вещества биогенного генезиса на протяжении всего времени формирования осадочных пород и существование фотосинтеза как биологического процесса на протяжении почти 4 млрд. лет подтвердились комплексными исследованиями ранней органической эволюции в рамках Международного проекта геологической корреляции (МПГК) № 157 «Ранняя органическая эволюция, минеральные и энергетические ресурсы», выполнявшегося с 1977 г. под руководством проф. М. Шидловски (ФРГ).

Согласно Г. Пфлюгу (Pflug H. D., 1984 г.), породы с возрастом 4 млрд лет содержат структурированное органическое вещество, а приемлемые условия жизни на Земле появились 4,2—4,3 млрд лет назад. Наконец, как полагает Г. В. Войткевич (1986 г.), цианобактерии возникли задолго до временной отметки 4 млрд лет, первичные гетеротрофы получили развитие 4—4,55 млрд лет назад, сама же длительность жизни на Земле соизмерима с возрастом планеты или чрезвычайно близка к нему.

Участие живого вещества в геологических процессах во все времена истории Земли свидетельствует о биогенном происхождении всего органического вещества стратисферы, как полагал В. И. Вернадский. В связи с этим следует еще раз подчеркнуть роль молекулярной палеонтологии как науки о палеонтологическом аспекте исследований всего ископаемого органического вещества стратисферы.

ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ

ПРИНЦИПЫ И НАПРАВЛЕНИЯ ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИХ, ПАЛЕОИХНОЛОГИЧЕСКИХ И ТАФОНОМИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Палеоэкология — наука о взаимоотношениях организма и среды в геологическом прошлом. Предмет ее исследований — условия и образ жизни организмов в минувшие геологические периоды; взаимоотношения между организмами и средой их обитания (биотической и абиотической); изменение организмов в процессе развития жизни на Земле. По сложившейся традиции к ней относится также палеоэкологический аспект тафономических исследований захоронений организмов и их ассоциаций, несмотря на то, что тафономия стала уже самостоятельной областью палеонтологии (см. 3.3).

Операционная единица в палеоэкологии — палеобиогеоценоз (палеоэкосистема). К элементам этой системы, подлежащим изучению, относятся: органические остатки (окаменелости, фоссилии), следы и продукты жизнедеятельности вымерших организмов и вмещающие их породы.

Палеоэкология тесно связана с экологией общей теоретической базой и некоторыми целями исследований. Однако методы и приемы работ во многом не совпадают. Наиболее существенная разница заключается в том, что экология изучает процессы, а палеоэкология — результаты процессов геологического прошлого. Особенности палеоэкологических исследований определяются прежде всего спецификой изучаемых объектов: геологических разрезов, окаменелостей и следов жизнедеятельности организмов. Анализ системы «организм — среда» в палеоэкологии возможен лишь после реконструкции палеоэкосистемы. Реконструкции никогда не бывают адекватны экосистемам прошлого, поскольку составляющие части последних безвозвратно утрачены, причем обычно чем древнее исходная экосистема, тем менее полно она реконструируется.

Отдельные компоненты экосистем, чрезвычайно важные для суждения о связях (например, звенья трофической цепи), нередко вообще не сохраняются в ископаемом состоянии. Так, наиболее полно представленные в геологических разрезах морские палео-

экосистемы сохраняют в среднем только третью часть таксономического состава биоты, а костная составляющая экосистем не всегда позволяет судить даже о таких качественных абиотических факторах среды, как температура, соленость, pH, гидродинамика и др. Одна из наиболее сильных сторон экологии — возможность моделирования и математического анализа экосистем. Вместе с тем внедрение этих приемов в палеоэкологию тормозится из-за отсутствия общепринятых методов количественного учета окаменелостей.

Палеоэкология, как и экология, требует комплексного подхода к изучаемому объекту. Необходимость получения разносторонней информации о факторах среды (абиотических и биотических) требует от палеоэкологии тесного контакта с биологическими и геологическими науками. Сведения о таксономическом составе палеобиоты поступают от палеозоологов и палеоботаников; данные о абиотическом факторе — от литологов, минералогов, геохимиков, биогеохимиков. Однако главными на всех стадиях палеоэкологического исследования являются палеоэколог и литолог (палеоседиментолог). Первый изучает преимущественно биотическую, а второй — абиотическую составляющую палеоэкосистемы [226].

Комплексный подход к исследованию палеоэкосистемы наметился в палеоэкологии раньше, чем в экологии. Возможно, начало ему было положено в 1838 г. А. Грессли, определившим фацию как часть толщи с конкретным типом породы и заключенным в ней комплексом окаменелостей. Становление палеоэкологии как самостоятельной науки произошло много позже, но уже тогда просматривалась двойственная ее природа. Одни исследователи отдавали предпочтение биотической составляющей, другие — абиотической, хотя и те и другие признавали их взаимную связь.

Огромный вклад в развитие палеоэкологии внесли В. О. Ковалевский [494], А. П. Карпинский [475], Н. И. Андрусов [18], Н. Н. Яковлев [1240]. Уже в начале нашего столетия появились первые сводки [1515, 1247, 1481], в которых много внимания было уделено влиянию на строение вымерших организмов различных, преимущественно абиотических, факторов внешней среды. Значительное воздействие на развитие палеоэкологии оказали также актуопалеонтологические и актуогеологические исследования Р. Рихтера [2157] и его последователей [2212, 2213 и др.]. Развитие основных идей палеоэкологии, рассматривалось нами в первой части книги.

Становление современной палеоэкологии связано с работами Р. Ф. Геккера [222, 225, 226], учеными его школы, внесшими крупный вклад в разработку и совершенствование всех методов современной палеоэкологии[1]. Р. Ф. Геккер впервые широко внедрил в практику комплексный, или, как пишут сейчас, системный подход к изучению палеобиосферы. Сущность его — в детальном ис-

[1] Подробнее историю палеоэкологии см. [226, 227, 228, 234, 394].

следовании ископаемой фауны, флоры и пород (осадков) целых бассейнов или их частей на протяжении всего (или значительных отрезков) времени существования. Наиболее яркое воплощение эта идея нашла при изучении Ферганского моря Средней Азии [235].

В палеоэкологии издавна существуют три достаточно независимые области исследований, соответствующие палеоэкологии беспозвоночных и позвоночных животных, а также наземных растений. При реконструкции морских и озерных экосистем, образованных беспозвоночными организмами, часто привлекаются данные о морских и пресноводных водорослях. В палеоэкологии позвоночных чаще всего рассматриваются вопросы морфофункционального анализа и тафономии. Некоторые из этих вопросов приведены и в других разделах (см. 1.1 и 3.2). Палеоэкология растений главное внимание уделяет реконструкции жизненных форм и типов растительности, морфофункциональному анализу и данным тафономического метода. Широкому кругу вопросов палеоэкологии растений посвящена работа В. А. Красилова [520], а также [522, 527]. Рассмотрены они и в соответствующих разделах данной книги (см. 1.4, 5.2 и 5.3).

Принимая во внимание такое распределение данных палеоэкологических исследований по разделам книги, настоящая глава будет посвящена преимущественно палеоэкологии беспозвоночных, наиболее гармонично и интенсивно развивающейся в нашей стране под влиянием трудов Н. И. Андрусова и Р. Ф. Геккера.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ В ПАЛЕОЭКОЛОГИИ

Среди методов палеоэкологии выделяются следующие: морфофункциональный, актуалистический, тафономический, количественные, экспериментальный и биогеохимические. Эффективность исследований связана с комплексным использованием методов, однако значимость каждого из них определяется конкретными условиями работы и зависит от ряда причин — степени близости вымершей группы к ныне живущей, древности отложений, сохранности окаменелостей и т. д.

Морфофункциональный метод. Это один из наиболее ранних методов палеоэкологии, позволяющий на основании изучения формы окаменелости или следа жизнедеятельности судить об образе жизни и отчасти условиях обитания организма-хозяина. Анализ базируется на представлении об адаптивном значении большинства структур или раковины. Например, сильно выпуклая левая створка *Fatina* рассматривается как приспособление к лежанию на ней взрослой особи, а очень толстая раковина — результат обитания в теплых мелких водах палеогенового моря [235, 391]. При этом нужно помнить, что, с одной стороны, не всякая адаптация реализуется в морфологии, а с другой — морфологическая лабильность ограничена эволюционными возможностями той или иной группы организмов. Так, мелкораковинные двустворча-

тые моллюски обычно менее специализированы и редко имеют какие-либо особые приспособления. Многие структуры не могли развиваться из-за несовместимости с первичными структурами. В связи с жесткими морфологическими ограничениями многие признаки повторялись, что обусловило конвергенцию [2316].

Классическим примером, до сих пор не утратившим своего значения, является эволюционный анализ В. О. Ковалевского формы скелета третичных лошадиных в связи с изменением функции органов передвижения и захвата пищи, вызванным сменой условий их обитания [494]. Исследования беспозвоночных (тетракораллов, брахиопод и морских лилий) в этом направлении были проведены Н. Н. Яковлевым [1239].

Результаты грамотно выполненного морфофункционального анализа считаются в палеоэкологии самыми надежными для суждения об образе жизни организмов. Однако получаемые выводы могут быть неравнозначны. Наиболее обоснованными следует считать суждения об образе жизни вымерших организмов, потомки которых сохранились до настоящего времени. Так обстоит дело с крупной ветвью детритоядных двустворчатых моллюсков — ктенодонтов (палеотаксодонтов). Сходство морфологических структур синуса мантийной линии, ростроообразно удлиненный задний край, а также наличие внутренних и наружных лигаментных образований позволяют не только предположить похожий образ жизни этих моллюсков в течение всего фанерозоя, но и высказать достаточно убедительное мнение об условиях их обитания исходя из одинаковых приспособлений для добывания пищи [678, 911]. Уникальные находки пиритизированных ядер кишечника нукулан (ктенодонты) из нижнеюрских отложений Англии, показавшие сходство в анатомическом строении, а следовательно, способе питания ископаемых и современных нукулан, еще раз подчеркивают высокую эффективность морфофункционального анализа [1458].

Критерием достоверности реконструкции образа жизни полностью вымерших групп могут быть тафономические наблюдения, нахождения их скелетных остатков в прижизненных захоронениях. Например, находки раковин нескольких экземпляров раннепермской *Meeckella*, соединенных в один пучок (макушками) и несших следы совместного роста, убедили Н. Н. Яковлева [1236, 1238, 1239], что эти брахиоподы прирастали при жизни к твердому морскому дну.

Менее надежны, но все-таки заслуживают внимания сходные реконструкции, выполненные другими исследователями. Так, В. И. Бодылевский [95] и В. Швайцер [2251] независимо друг от друга пришли к единому мнению об образе жизни раннеюрского двустворчатого моллюска *Plicatula* (*Harpax*) *spinosa*, лежавшего на взрослой стадии на правой створке, покрытой тонкими иглами. Б. В. Наливкин [725] и Д. Никол [2008] на основе функциональной морфологии раковины *Conocardium* сделали вывод об эпибентосном образе жизни этого рода (рис. 89).

Хорошо известно, что сходный образ жизни нередко приводит

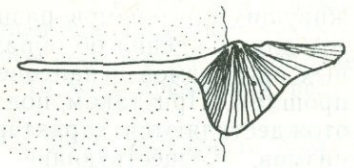


Рис. 89. Предполагаемое положение раковины *Conocardium* на грунте. *По Б. В. Наливкину.*
Реконструкция дана на основании морфофункционального анализа

к конвергенциям. Конвергенции обнаружены среди ряда групп ископаемых. Особено часты они у беспозвоночных, что, возможно, связано с морфологическими ограничениями: использование в качестве адаптивных сравнительно небольшого числа морфологических структур приводило к повторениям признаков. Таковы хрестоматийные ряды кубковых у жесткоприрастающих — губок, археоциат, ругоз, усоногих раков, двустворчатых моллюсков, брахиопод [342]; примером могут служить сосуды свободнолежащих морских двустворок (грифеид, пектинид) и брахиопод (продуктид).

При выяснении функции той или иной структуры не следует забывать о мультифункциональном значении некоторых из них. Необходимо обратить внимание на корреляцию признаков. Например, наличие глубокого синуса у двустворок коррелятивно связано с удлинением задней части раковины.

Одна из ярких особенностей экзоскелета беспозвоночных (моллюсков, брахиопод и др.) — линии роста на раковинах, свидетельствующие о неравномерности (периодичности) роста животного. Периодичность роста бывает связана с приливно-отливными, лунными, месячными или сезонными циклами. Расшифровка этих событий по характеру знаков роста также входит в круг вопросов, решаемых функциональной морфологией. В этой же связи нередко изучается микро- и ультраструктура раковин.

Наиболее сложным случаем морфофункционального анализа является восстановление функции животного по форме оставленного им следа. Известно, что в одном случае разные животные оставляют весьма сходные следы, а в другом случае одно и то же животное — разные следы в зависимости от поведения. Критерием, повышающим достоверность заключения о природе следа, могут быть находки в тех же слоях остатков животных-хозяев, а также аналогов-построек, сделанных ныне существующими животными. Именно таким способом была доказана связь нор в палеогеновых отложениях Средней Азии с жизнедеятельностью десятиногих раков (*Calianassa*) на прибрежной песчаной литорали Ферганского залива палеогенового моря [235]. По отпечаткам конечностей трилобитов (*Phacops*, *Homalonotus*?, *Illaenus*?, *Redlichia*) были сделаны заключения об их форме и функциях [2265].

Актуалистический метод. В основу этого метода положен широко распространенный в геологии принцип униформизма, основанный на единстве и постоянстве законов природы. Применительно к палеоэкологии актуалистический подход состоит в использовании сведений об образе жизни и условиях обитания ныне

живущих организмов разного таксономического ранга и биоценозов для суждения об образе жизни и условиях обитания родственных организмов и палеоценозов, существовавших в геологическом прошлом. При таком подходе лишь в редких случаях полностью отождествляются характеристики современных и вымерших организмов. Существующие ограничения сводятся к следующему: 1) чем древнее организм, тем менее определенно суждение об его экологии по аналогии с родственным рецентным организмом из-за экологической лабильности биоты; 2) в течение геологического времени постоянно изменялась и биотическая, и абиотическая составляющие среды; 3) в ряде случаев не хватает информации по экологии современных организмов, в особенности морских беспозвоночных.

Для иллюстрации первого ограничения рассмотрим возможности использования актуалистического метода в пределах биологических единиц разного таксономического ранга. Согласно представлениям современной биологии, каждый вид экологически специфичен [1156]. Таким образом, можно предполагать сходную экологию вида в течение времени его существования. Известно, что темпы эволюции различны не только у крупных групп организмов, но и в пределах таксонов сравнительно невысокого ранга, например семейств. Поэтому продолжительность существования видов у разных групп организмов и внутри одной группы неодинакова. Вероятно, большинство ныне живущих видов появилось в плейстоцене, некоторые уходят корнями в плиоцен. Для всех этих видов предполагается устойчивая экологическая толерантность во времени [1259].

Род — более консервативная единица эволюции. По сравнению с видами роды, как правило, более долговечны. Достаточно сказать, что в современных морях живет немало родов беспозвоночных, известных с палеогена и даже с раннего мезозоя. Экологический диапазон рода слишком широк, чтобы успешно интерпретировать эту особенность в отдаленное геологическое прошлое. Однако большинство родов в течение времени своего существования устойчиво сохраняют присущий им образ жизни — поведение и способ питания. Нередко тип пищи и способ питания характеризуют и более высокие таксоны беспозвоночных. Так, все замковые брахиоподы относятся к сессильным фильтраторам высокого уровня и т. п. Способ же питания часто непосредственно связан с определенными абиотическими характеристиками среды. Например, собиратели-детритофаги, питающиеся с уровня осадок — вода, могут существовать только в спокойных (глубоких? низкотемпературных? с аномальным газовым режимом?) водах, обеспечивающих достаточную концентрацию пищи на этом уровне.

Для подкрепления второго ограничения обратимся к истории биосферы. Специалисты почти единодушны в том, что первичная атмосфера Земли (период преджизни) была бескислородной. После достижения точки Пастера (1 % кислорода от современного насыщения) и реализации органического фотосинтеза (около

1,5 млрд лет назад) количество свободного кислорода в атмосфере неуклонно возрастало и резко увеличилось с момента выхода растений на сушу, что стало возможным, когда насыщение палеоатмосферы кислородом достигло 10 % современной величины.

Вероятно, лишь в середине палеозоя было достигнуто современное насыщение кислородом, однако с тех пор и до настоящего времени постоянно происходили слабые колебания его содержания в атмосфере. В соответствии с изменением содержания кислорода менялось и содержание диоксида углерода — оба эти компонента атмосферы весьма существенно влияли на ход развития биосферы Земли[1]. Изменялась в таксономическом и в структурном плане и сама биота. Разнообразие типов адаптаций в органическом мире должно было возрастать по мере дифференциации обстановок обитания и усложнения взаимоотношений между организмами (конкуренция, хищничество, комменсализм, мутуализм, паразитизм и др.). Следовательно, применение метода актуализма в палеоэкологии при исследовании дораннепалеозойской биоты должно быть сильно ограничено.

Третье ограничение, касающееся недостатка знаний об экологии современных, в частности морских беспозвоночных, будет со временем снято. Пока же данных по экологии рецентных видов и сообществ недостаточно для более эффективного использования в палеоэкологии метода актуализма. В гидробиологии в настоящее время интенсивно накапливаются сведения о расселении видов в зависимости от физико-химических факторов среды: температурных, эдафических, батиметрических, солевых, газовых, величины pH и других; много внимания уделяется анализу разнообразия и структуры сообществ. Однако еще мало работ по тафономии беспозвоночных, в которых рассматривается посмертная судьба разных групп бентоса и планктона, географические ареалы ископаемых остатков на разных стадиях захоронения популяций, механизм их транспортировки, результаты воздействия организмов на различные типы субстратов и др. Наконец, водные биоты изучены хуже, чем наземные, относительно этологии беспозвоночных и биотических взаимоотношений (комменсализм, мутуализм, паразитизм и др.).

Не все эти вопросы одинаково волнуют экологов и палеоэкологов. Некоторые особенности экологии и тафономии сообществ интересны только палеоэкологам. Неслучайно именно палеонтологи первыми начали изучать современные прибрежные морские сообщества для познания палеоэкосистем. Данное направление

---

[1] Превращения биотической и абиотической составляющих среды тесно взаимосвязаны. Крупные эволюционные новации в биоте нередко коренным образом изменяли физико-химические характеристики среды. Так, практически весь свободный кислород в атмосфере имеет биогенное происхождение. Содержание кислорода, освобождаемого при неорганической фотодиссоциации воды, не могло подняться выше так называемого уровня Юри, т. е. менее 0,001 % его содержания в современной атмосфере [895].

получило название актуопалеонтологии [2157]. Начатые Р. Рихтером более полувека назад актуопалеонтологические и актуогеологические исследования приливно-отливных зон (ваттов) Северного моря дали богатый материал для расшифровки системы «организм — среда» в геологическом прошлом [2140, 2212]. Число публикаций, посвященных биоценологии и тафономии гидробионтов, неуклонно растет, причем авторами многих из них являются палеонтологи. Это свидетельствует не только о возрастающем интересе палеонтологов к современным водным экосистемам, но и об их потребности в расширении сведений по экологии и тафономии данных сообществ для анализа палеоэкосистем.

Важная сторона актуопалеонтологических исследований — наблюдения над следами жизнедеятельности организмов, которым гидробиологи почти не уделяют внимания [1606]. Однако ни результаты современных экологических процессов, ни условия, в которых они протекают, не могут быть непосредственно использованы для истолкования палеоэкосистем. Применение метода актуализма в палеоэкологии основано на признании единых законов и правил, управляющих развитием биот в течение всего времени их существования. Действие экологических правил определяется фундаментальными законами биологической эволюции: изменчивостью, наследственностью и естественным отбором. Так, любой вид, как продукт эволюции, всегда занимал строго определенное место в биосфере (действие экологического закона лимитирующих факторов). Всякая экосистема в геологическом прошлом, как и теперь, характеризовалась структурностью, энергетикой, биотическим круговоротом, давлением отбора и гомеостазом. Одним из постоянно действующих биотических факторов отбора следует признать конкурентное взаимоисключение из сообществ экологически сродственных видов (правило Гаузе). Общие с современными законы управляли организацией живых существ на популяционном уровне на всех этапах существования биоты Земли.

Тафономический метод. Сбор тафономической информации для целей палеоэкологии нельзя отнести в строгом смысле к чисто палеоэкологическим методам. Особенности тафономии лишь отчасти обусловлены биологической природой объектов. В значительной степени они связаны с физико-химическими сторонами процессов седиментации, диагенеза и последующих вторичных преобразований. Специфика тафономических наблюдений состоит в том, что они полностью проводятся в полевых условиях. Хотя изучение захоронений фоссилий в геологических разрезах является, по существу, пропалеоэкологическим, оно чрезвычайно важно, так как позволяет получить более половины общего объема данных, привлекаемых для последующего палеоэкологического анализа.

Тафономические наблюдения являются многоцелевыми. Во-первых, они нередко дают возможность судить об этологии животных. Находки захороненных в прижизненном положении эк-

земпляров отдельных видов описаны почти для всех типов беспозвоночных: простейших [424, 1254, 1308, 2112 и др.]; археоциат [371]; кишечнополостных [223, 1860]; мшанок [33, 392 и др.]; брахиопод [223, 418, 602, 1239, 2422]; членистоногих [614, 2158]; иглокожих [223, 226, 1860]; двустворчатых моллюсков [392 и мн. др.]. Во-вторых, тафономические данные позволяют довольно точно оценить одну из сторон процесса древнего осадконакопления на конкретном участке палеобассейна — установить его динамический режим. Преобладание автохтонно захороненных остатков организмов свидетельствует о стабильности процесса осадконакопления, а наличие прижизненных захоронений и о высоких темпах накопления осадков. Аллохтонные захоронения, как правило, связаны с изменчивым режимом. Ракушняковые скопления — гнездовидные, линзовидные, пластообразные, типа «ракушниковая мостовая» и типа «роза» — могут указывать на отрицательный баланс седиментации.

И все же первейшей задачей тафономических наблюдений в палеоэкологии является установление типа ценоза, позволяющего судить о прижизненных ассоциациях видов в палеосообществах. Палеоэколог правомочен использовать концепцию современного биотического сообщества по отношению к комплексу видов, встреченному в элементарном ориктоценозе (слое или части слоя), только доказав, что этот комплекс представляет собой прижизненную видовую ассоциацию. Такое доказательство основано главным образом на тафономических наблюдениях, сопровождающихся предварительными седиментологическим и палеоэкологическим полевыми анализами. Тип ценоза оценивается для популяции каждого вида, обнаруженного в элементарном ориктоценозе. Тафономические исследования предусматривают определение типа захоронения, ориентировки окаменелостей, степени сохранности и сортировки, а также посттафономических преобразований [226, 394, 971, 2003]. Дополнительные данные о наличии или отсутствии послесмертной транспортировки могут быть получены в результате анализа размерно-частотных кривых, подобных показанной на рис. 90 [1360, 1460, 1474, 1570, 2283, 2372, 2396 и др.].

При тафономических наблюдениях нельзя упускать из виду возможность полного растворения скелетов на всех стадиях захоронения: от момента погружения в осадок (например, растворение [70] раковинок планктонных фораминифер на поверхности осадка ниже «критических» глубин — 3500—4000 м в высоких широтах и 4500—5000 м в низких) до выхода в обнажениях на современную дневную поверхность, где они могут подвергаться выщелачиванию агрессивными грунтовыми водами и т. п. Здесь следует подчеркнуть, что наблюдаемые в ориктоценозе биотические ассоциации всегда будут лишь частью сложной системы древнего биоценоза.

Количественные методы. Привлечение количественных методов в палеоэкологии необходимо для оценки таких важных биотических характеристик сообществ, как разнообразие и популяцион-

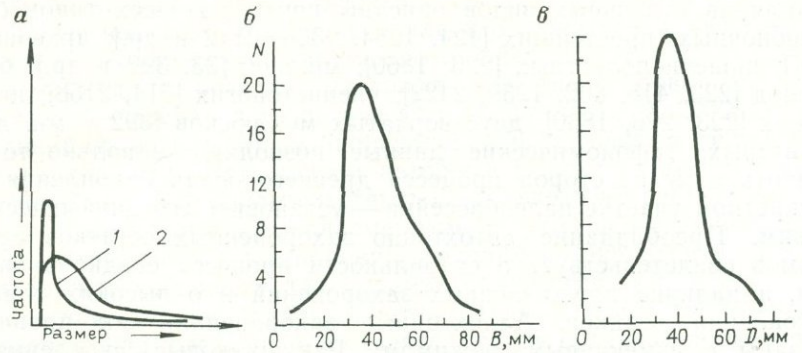


Рис. 90. Размерно-частотные кривые распределения экземпляров в ископаемых популяциях. *По В. А. Захарову.*

а — теоретические (*1* — молодые экземпляры, *2* — взрослые, из Boucot); *б—в* — природные захоронения бухий в берриасе на севере Сибири, р. Боярка. *N* — количество особей; *B* — расстояние между плоскостью смыкания створок; *D* — расстояние между наиболее удаленными точками переднего и заднего края

ная плотность составляющих видов. Уже отмечалось, что использование концепции современного биотического сообщества в палеоэкологии тормозится в значительной степени из-за отсутствия общепринятых методов количественного учета окаменелостей. Существующие же приемы часто субъективны и весьма трудоемки.

Широко распространенные в палеоэкологии приемы количественного учета основаны на словесной оценке встречаемости окаменелостей (фон, обилие, часто, редко, единично и др.). Они не могут применяться для анализа и сравнения сообществ, их можно лишь с ограничениями использовать для характеристики динамики ископаемых популяций.

Количественная оценка осуществляется прямым подсчетом окаменелостей на определенной площадке поверхности напластования или в фиксированном объеме породы. Число опробований конкретного ориктоценоза устанавливается опытным путем. Минимальный предел считается достигнутым, если дальнейшее увеличение числа проб (площади квадрата, объема пробы) не дает эффективной прибавки информации (рис. 91). Полученные средние показатели обычно распространяются на весь элементарный ориктоценоз.

Для опробования макроокаменелостей площадным способом рекомендуется метод квадратов. Площадь квадрата устанавливается экспериментально исходя из условия работы и характера распределения окаменелостей. При исследовании морской мезозойской и кайнозойской шельфовой бентосной фауны наиболее эффективен квадрат со стороной 1 м [1259]. Наиболее существенным ограничением надежности данного метода являются следующие допущения: 1) встреченные на плоскости напластования виды жили совместно, 2) одновременно жили только те виды, которые встречены. Известно, что некоторые эндобионты

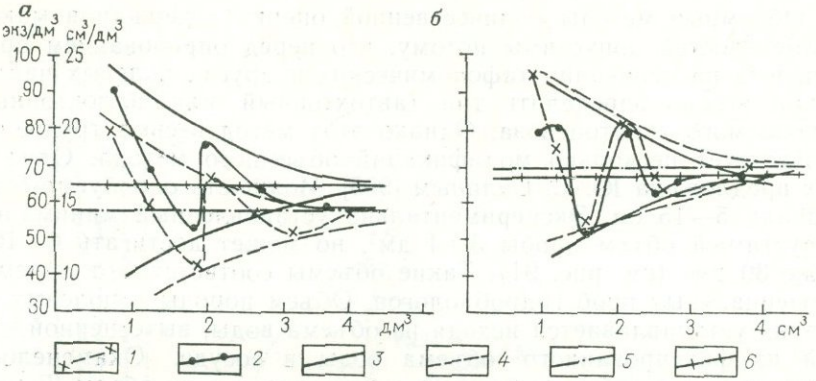


Рис. 91. Определение минимально допустимого объема пробы по графику. *По Ю. С. Салину.*

На оси абсцисс показан объем пробы в 1 дм³; на оси ординат — содержание окаменелостей в экземплярах в 1 дм³; пробы или (справа) в 1 см³; биообъема на 1 дм³; пробы. При объемах пробы от 1 до 3 дм³; содержание окаменелостей резко меняется; с увеличением объема пробы колебания уменьшаются и при значении 3—4 дм³; нет существенных отклонений содержаний окаменелостей по разным пробам; *а* — проба № 1, *б* — проба № 2; *1* — содержание см³/дм³, *2* — содержание, экз/дм³; *3* — линии, ограничивающие поле колебаний содержания см³/дм³, сокращающегося с увеличением объема пробы; *4* — то же, в отношении содержания экз/дм³; пробы; *5*, *6* — среднее содержание по этим же показателям

в прошлом, как и ныне (например, аномалодесматы, двустворчатые моллюски, лингулиды, многие иглокожие и др.) могли зарываться глубоко в грунт и захороняться в прижизненном положении ниже уровня одновременно обитавшего эпибиоса. С другой стороны, многие эпибионты, в особенности на биогенных, например рифовых постройках, после смерти падают на дно и их погребение осуществляется на единой поверхности напластования совместно с организмами другой природы. Рассматриваемый метод совершенно непригоден при изучении ракушниковых скоплений.

Метод прямоугольника рекомендуется использовать при изучении вертикальных стенок в пределах однородного слоя. Для этого же случая предлагается и метод «протяженной линии». Суть последнего в следующем: параллельно поверхности напластования проводится линия, затем подсчитывается каждый, пересекаемый ею объект. Недостаток этого метода в том, что виды с крупной раковиной будут чаще пересекаться линией, чем виды с мелкой. Описанный метод малоэффективен при изучении ориктоценозов со слабой насыщенностью окаменелостями [1259].

Объемные методы опробования оправдывают себя при работе с микрофоссилиями. Количественная оценка встречаемости вида на 100 г породы позволяет, например, судить о структуре комплекса в ориктоценозе и проводить сравнения с другими ориктоценозами. Однако при отсутствии сведений об условиях формирования комплекса использование приемов обработки материалов с позиции биотического сообщества невозможно.

Объемные методы количественной оценки содержания макроокаменелостей допустимы потому, что перед опробованием ориктоценоза на основании тафономических и других полевых наблюдений можно определить тип (автохтонный или аллохтонный) ископаемого танатоценоза. Однако этот метод весьма трудоемок. Существует несколько модификаций объемного метода. Одна из них предложена Ю. С. Салиным [905]. Мощность опробуемого интервала 5—15 см. Экспериментально установленный минимально допустимый объем пробы 3—4 $дм^3$, но может достигать 6—10 и даже 30 $дм^3$ (см. рис. 91). Такие объемы соответствуют объемам дночерпальных проб гидробиологов. Объем породы в полевых условиях устанавливается исходя из объема воды, вытесненной пробой из фиксированного объема воды в сосуде. Окаменелости извлекаются в лаборатории, где определяется и их объем. В каждой пробе подсчитывается количество экземпляров каждого вида и рода, общее число экземпляров, процент целых и разрозненных створок. Выясняют также таксономический состав каждой пробы. Количественные соотношения различных группировок беспозвоночных определяются не по числу экземпляров какой-либо жизненной формы, а по ее биообъему, который в случае полной сохранности экземпляра может быть установлен с помощью изложенного способа или по специальной, разработанной Ю. С. Салиным методике [905]. Затем в каждой пробе вычисляют: 1) общее содержание окаменелостей в 1 $см^3$ биообъема на 1 $дм^3$ породы или в процентах; 2) соотношения (по объему) группировок (трофических, эдафических, термальных, гидродинамических и др.); 3) индексы преобладания группировок и объемных форм; 4) количественную структуру сообщества.

Описываемый метод лишен недостатков, присущих глазомерным оценкам. Он ставит на объективную основу палеоэкологические характеристики и позволяет проводить сравнительный анализ сообществ в пространстве и времени. Однако точность данного метода прямо пропорциональна объему полевых и лабораторных работ, что делает его чрезвычайно трудоемким и неоперативным. Имеются также отдельные технические ограничения, в частности, использование объемного метода невозможно при изучении рыхлых и мерзлых пород.

В последнее время получила распространение полуколичественная оценка. Суть ее — в приближенной числовой характеристике частоты встречаемости таксона в ориктоценозе или образце (пробе), выраженной в баллах. Предложены два варианта оценки. Для микрофауны разработана шестибалльная шкала: 0 — отсутствие представителей таксона в образце; 1 — единичные экземпляры; 2 — от 10 до 30; 3 — от 30 до 50; 4 — от 50 до 100; 5 — больше 100. Выбор интервалов, соответствующих баллам, как и число баллов, может быть различным [870]. Другой вариант рекомендован для макрофауны [783]. Здесь предлагается семибалльная шкала, основанная на частоте встречаемости какого-либо вида в определенном интервале разреза (едином ориктоце-

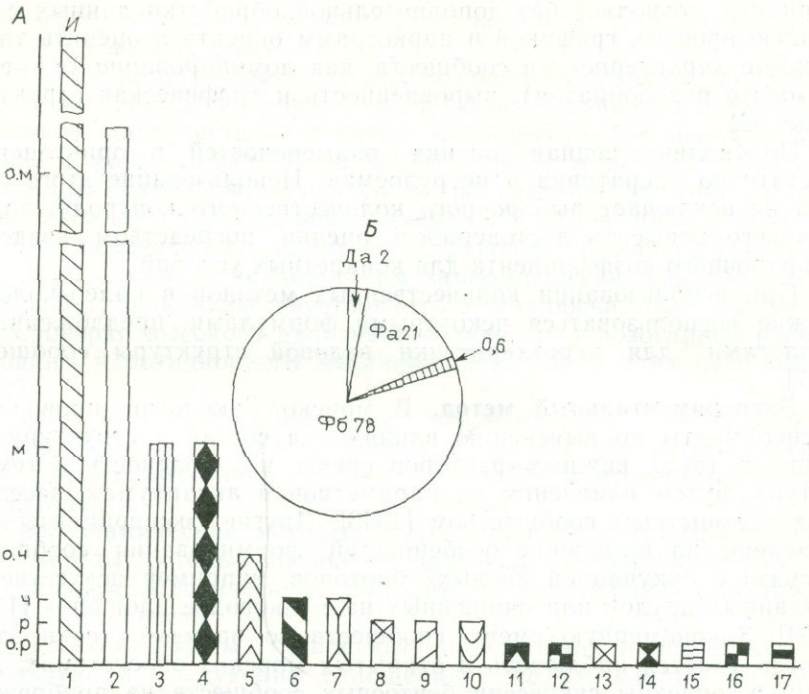


Рис. 92. Структура климаксного мелководного устричного сообщества. Рекомендация по ориктоценозу слоя XXXI опорного разреза неокома, нижний валанжин. Север Сибири, р. Боярка. *По В. А. Захарову.*

А — таксономическая структура. По оси абсцисс — показатель частоты встречаемости: о. р — очень редко; р — редко; ч — часто; о. ч — очень часто; м — много; о. м — очень много; и — изобилие.
По оси ординат — рода беспозвоночных: *1 — Ostrea, 2 — Arctica, 3 — Musculus, 4 — Modiolus, 5 — Boreionectes, 6 — Chlamys, 7 — Artichnus, 8 — Cuculea, 9 — Astarte, 10* — илоеды-черви; *11 — Aguilerella, 12 — Pinna, 13 — Buchia, 14 — Oxytoma, 15 — Pleuromya, 16 — Quenstedtia, 17 — Pseudolimea* и *Limea.*
Б — трофическая структура (циклограмма): Да — детритофаги низкого уровня (под грунтом); Фа — фильтраторы низкого уровня; Фб — фильтраторы высокого уровня; цифры показывают процентное содержание трофических групп. Заштрихованная площадь — доля Buchia среди фильтраторов высокого уровня

нозе). При этом использованы следующие категории: изобилие (сотни экземпляров — 100 баллов) очень много (многие десятки — 30); много (первые десятки — 9); очень часто (11—15 экземпляров — 5); часто (6—10 экземпляров — 3); редко (3—5 экземпляров — 2); очень редко (1—2 экземпляра — 1). Баллы — 100, 30, 9, 5, 3, 2, 1 — показывают условную долю каждой категории в ориктоценозе, поэтому они могут быть названы показателями частоты встречаемости.

Полуколичественная оценка рассчитана на 1,5—2 ч непрерывных наблюдений. Практика повторных наблюдений на разрезах показала, что расхождения в оценке лежат в пределах соседних категорий и касаются лишь редко встречающихся таксонов. Резко дифференцированная шкала баллов, предложенная во втором

варианте, позволяет без дополнительной обработки данных с помощью простых графиков и циркограмм описать и оценить такие важные характеристики сообществ, как доминирование (с учетом видового разнообразия), выровненность и трофическая структура (рис. 92).

Полуколичественная оценка окаменелостей в ориктоценозе достаточно оперативна и нетрудоемка. Использование этого приема не исключает выборочного количественного контроля, позволяющего повысить достоверность оценки посредством введения поправочного коэффициента для конкретных условий.

При использовании количественных методов в палеоэкологии можно воспользоваться некоторыми формулами, предложенными экологами для характеристики видовой структуры сообществ [767].

Экспериментальный метод. В морской экологии проводятся эксперименты по выяснению влияния на состав и структуру сообществ таких важных факторов среды, как соленость и температура, путем изменения их параметров в аквариумах, заселенных подопытным сообществом [1343]. Другие эксперименты направлены на выявление особенностей формирования сообществ в связи с оккупацией «новых» биотопов, например искусственно созданных прудов или очищенных на мелководье площадок [1701, 1904]. Закономерную смену сообществ во времени (сукцессии) иногда удается наблюдать в открытых морских экосистемах. Например, описаны сукцессии бентосных сообществ на прибрежноморском мелководье у берегов Англии после суровой зимы 1962—1963 гг. [1259]. Результаты таких экспериментов используются при культивировании морских экосистем. Они представляют интерес и при интерпретации палеоэкосистем, прямые эксперименты с которыми исключены.

При этом следует помнить, что экспериментальные ситуации, хотя и реальные, но все же детерминированные: в открытых морских экосистемах связи сложнее и последствия обычно непредсказуемы. Многочисленные попытки моделирования морских экосистем пока не дали существенных результатов. То же касается и палеоэкосистем.

Более обнадеживают эксперименты с окаменелостями как физическими телами с целью выяснения особенностей посмертной транспортировки и ориентировки скелетов во время захоронения, а также интерпретации функциональной морфологии. Для этих экспериментов используют хорошо сохранившиеся раковины и другие скелеты современных беспозвоночных, а также имитирующие их форму пластиковые и другие модели. Эксперименты по транспортировке и ориентировке проводятся в гидродинамических лотках с меняющимся режимом потока или в природных водоемах, обычно в их прибрежной полосе. Объектом экспериментов служат чаще всего раковины моллюсков [1292, 1320, 1371, 1432, 1615], реже фораминифер [1844], остракод [1843] и другие. Функциональное значение некоторых особенностей строения раковин

вымерших организмов выясняется с помощью пластиковых или плексигласовых моделей.

Так, на пластиковых моделях раковин цефалопод цератитового и дактилиоцератитового типов была установлена прямая зависимость плавучести от степени эволютности раковины [1996]. Опыты с разнообразными плексигласовыми моделями показали, что форма раковины, характер ее вентральной стороны и размеры умбиликуса существенно влияли на коэффициент торможения (и, следовательно, плавучесть) раковин цефалопод [1421, см. 1.3]. Эксперимент с механическим зарывающимся роботом, имеющим форму раковины двустворчатого моллюска, был поставлен для проверки высокого адаптивного значения прозогирной формы раковины и ротационного механизма зарывания этих организмов [2317].

Нередко экспериментальные исследования комбинируются с наблюдениями непосредственно на разрезах. Совместный анализ этих данных позволяет получить наиболее достоверные результаты [1891].

Биогеохимические методы. В современной биогеохимии имеются методы, которые позволяют дать количественную оценку таким важным абиотическим факторам палеобассейнов, как температура и соленость.

Палеотермометрия. Для определения палеотемператур используются следующие отношения: $^{18}O/^{16}O$; Ca/Mg, Sr/Ca и арагонит/кальцит.

Наиболее надежные результаты получены по изотопам кислорода. Этот метод основан на установленной зависимости равновесного распределения тяжелого изотопа кислорода (^{18}O) между кислородом воды и карбоната, образующегося в этой воде [1045]. Отношение $^{18}O/^{16}O$ определяется в CO_2, извлеченном из $CaCO_3$ раковин беспозвоночных. Объектами исследований являются, как правило, раковины моллюсков (например, в юрской и меловой системах), ростры белемнитов. Значение палеотемпературы устанавливается обычно с точностью до 1 °С, иногда до 0,5 °С [115]. Теоретически изотопный метод позволяет определить температуры образования карбонатов с возрастом до 700 млн. лет. Однако из-за сильных изменений древних пород в результате диагенеза достоверность полученных значений палеотемператур для палеозоя невелика. Кроме того, использование изотопного метода предполагает одинаковое (или близкое) содержание изотопов кислорода в водах современного и древнего океанов, что маловероятно. Впрочем, имеющиеся данные изотопной палеотермометрии для мезозоя и кайнозоя, как правило, не противоречат представлениям о температурах морских вод и климатах, полученным с помощью палеобиологических и геологических методов.

Отношения Ca/Mg и Sr/Ca для целей палеотермометрии теоретически малообоснованны и менее надежны, чем метод изотопов кислорода, так как распределение магния и стронция в раковинах беспозвоночных зависит от минеральной формы карбоната

(кальцит или арагонит), филогенетического уровня организмов и их физиологии, солености бассейна и других факторов среды [1045]. Тем не менее Ca/Mg-отношения используются в палеотермометрии юрского и более молодых периодов. Большое преимущество этого метода по сравнению с изотопно-кислородным — оперативность и дешевизна, однако погрешности данного метода выше и в несколько раз превосходят ошибки изотопного. Минимальные погрешности в определении палеотемператур Ca/Mg методом составляют 1—2 °С [79, 80].

Пока не удалось выявить основной фактор, влияющий на распределение стронция в органогенных карбонатах [1045]. Известно, что этот элемент концентрируется предпочтительнее в арагонитовых, а не в кальцитовых раковинах [115]. У исследователей нет единого мнения в вопросе о том, температура или соленость оказывает доминирующее воздействие на соотношение стронция и кальция в скелетах морских беспозвоночных. Эти расхождения в ряде случаев объясняют таксономическим и физиологическим контролем [1045]. Для некоторых моллюсков, в частности мидий, установлена положительная связь между отношением арагонита и кальцита в составе раковин с температурой воды, в которой они живут. Однако это отношение меняется в процессе роста раковин. На него влияют также некоторые особенности биогенного синтеза $CaCO_3$: определенный набор составляющих органической матрицы стимулирует образование то арагонита, то кальцита [1045]. Таким образом, в настоящее время не может быть указан какой-либо конкретный фактор, влияющий на химический и минеральный состав карбонатных скелетов беспозвоночных. Но экспериментально выявлены некоторые группы организмов, например отдельные моллюски, раковины которых могут быть использованы для суждения о палеотемпературах и палеосолености (см. далее) среды обитания.

Палеогалометрия. Биогеохимические методики определения солености основаны на устойчивых корреляциях между содержанием химических элементов в воде и в карбонатных скелетах беспозвоночных. Один из таких методов разработан на раковинах устриц. При исследовании раковины устрицы *Crassostrea virginica* (атлантическое побережье Северной Америки) в водах с известной соленостью (13—30,5 ‰) было установлено, что содержание Mg+Sr и Mn обратно пропорционально солености, а содержание Na с возрастанием солености, в общем, увеличивается [2188].

Палеосоленость может определяться двумя способами: по графику линейной регрессии (рис. 93) и по формулам статистики [399]. Обобщенная линия регрессии описывается двумя формулами: 1) $S = 43{,}0921\ Na/Mg + Sr + Mn - 10{,}1536$ (интервал отношений 0,5—0,9); 2) $S = 28{,}8273 + 1{,}6681\ Na/Mg + Sr + Mn$ (для отношений $>0{,}9$), где S — соленость, ‰. Соленость по первой формуле определяется в пределах 13—30 ‰ с довольно большим стандартным отклонением (до 6,75 %), по второй — в пределах 30—36 ‰

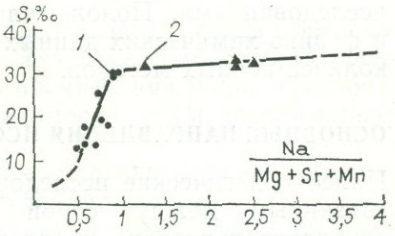


Рис. 93. Определение палеосолености по графику.
Линия отражает зависимость содержания Na, Mg, Sr и Mn в раковинах устриц от солености воды.
1 — Crassostrea virginica; 2 — C. gigas

с точностью до 1,013 %. Для оперативного определения палеосолености достаточно эмпирического графика, так как расхождение между соленостью, вычисленной по формуле и определенной по графику, не превышает 0,5 %. Этот метод был апробирован на нижнемеловых устрицах с севера Средней Сибири [399] и плейстоцен — плиоценовых арктиках Исландии [387]. Установлена удовлетворительная корреляция с качественными моделями, основанными на литолого-палеоэкологических данных. Применение данного метода в палеоэкологии предполагает следующие допущения: 1) мезозойские устрицы и плиоценовые арктики ассимилировали присутствующие в воде катионы Na, Mg, Sr и Mn в тех же пропорциях, что и современные, 2) с момента захоронения изучаемой раковины до обнажения ориктоценоза отношение этих элементов оставалось постоянным.

Другим методом определения палеосолености являются исследования карбонат-протеиновых отношений. Предполагается, что это отношение растет в кислых опресненных водах, поскольку усиливаются конхеолиновый слой и органическая матрица скелета, защищающие минеральную его составляющую от растворения при низкой pH, и падает в щелочных условиях повышенной солености, когда организм интенсивнее наращивает минеральную составляющую скелета. Выполненные к настоящему времени работы показали, что сказанное справедливо в отношении некоторых донных моллюсков. Так, кривая карбонат-протеиновых отношений по раковинам раннемеловых устриц на севере Средней Сибири демонстрирует четкую прямую корреляцию с кривыми палеобстановок и солености [400, рис. 1]. Однако эта кривая по ростам белемнитов дает обратную корреляцию с палеообстановками и палеосоленостью. Вероятно, защитный механизм белемнитов качественно отличался от такового у устриц. Следовательно, карбонат-протеиновое отношение находится под физиологическим контролем. Его использование для реставрации палеосреды бассейнов возможно лишь после экспериментальной проверки на той группе, которая подвергается испытанию.

Как показала практика, данные палеобиогеохимии и палеобиохимии не могут быть использованы в палеоэкологических исследованиях в чистом виде. Физико-химические методы должны привлекаться для реставрации отдельных факторов палеосреды только в комплексе с другими литолого-палеоэкологическими

исследованиями. Положительная корреляция палеоэкологических и физико-химических данных значительно повышает достоверность количественных методов.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

Палеоэкологические исследования издавна ведутся по двум тесно связанным между собой направлениям — аутоэкологическому (экология таксонов) и синэкологическому (экология сообществ). Их можно рассматривать также как последовательные этапы работы палеоэколога: аутоэкологический анализ способствует выявлению жизненных форм, сведения о которых служат основой для реставрации палеосообществ и их характеристики. Однако, по нашему мнению, целесообразно выделить основные направления палеоэкологических исследований по иному принципу.

Исследование биологических систем. Для удобства изложения остановимся сначала на оценке значимости отдельных особей, затем перейдем к популяциям, биоценозам и, наконец, к биотам.

Особь. Все палеонтологические, в том числе и палеоэкологические, исследования начинаются с изучения отдельного экземпляра (особи), даже если в ориктоценозе (или образце) количество их исчисляется сотнями. Это связано с высокой информативностью каждой особи как представителя конкретного таксона — фенотипическом воплощении генотипа. В результате функционального анализа морфологии экземпляра (особи) у палеоэколога складывается представление об образе жизни конкретного организма. Данные функциональной морфологии до сих пор считаются наиболее надежными в палеоэкологии. Иногда они подкрепляются тафономическими наблюдениями над находками экземпляров в прижизненном положении. Нередко же тафономические свидетельства выступают на первый план: частые находки строго ориентированных в слое остатков какого-либо таксона позволяют судить об этоологии организма. Такие сведения особенно ценны для полностью вымерших и плохо сохраняющихся в ископаемом состоянии групп.

Ярким примером этого служат описанные Р. Ф. Геккером [223, 226, 229] остатки организмов на абрадированном скальном дне и галечниках девонского моря Восточно-Европейской платформы — приросшие раковины брахиопод и двустворок, скелеты кораллов (табулят, ругоз), морских лилий и текоидей, трубки морских червей. По находкам отдельных экземпляров какого-либо таксона в разных фациях устанавливают пределы фактора (или факторов) среды его обитания. Изучение периодичности роста скелетов морских беспозвоночных, позволяет предполагать сезонность изменений климата в далеком геологическом прошлом и даже судить о продолжительности года и суток в палеозое и мезозое. Раковины — главные объекты палеобиогеохимических и палеобиохимических исследований. Таким образом, информатив-

ная ценность отдельной особи в палеоэкологии весьма высока. Тем не менее на уровне особи не могут быть выработаны представления об оптимуме условий для процветания вида, взаимоотношениях видов, сравнительной значимости их в палеосообществах.

Все эти палеоэкологические характеристики можно получить только при изучении ископаемых популяций.

Популяция. Ископаемые популяции — это сохранившиеся в слоях части популяций некогда существовавших видов. Принадлежность экземпляров к единой популяции устанавливается с помощью комплекса полевых и лабораторных исследований. Локальная популяция в ископаемом состоянии представлена совокупностью экземпляров последовательных поколений вида в едином автохтонном танатоценозе, сформированном при непрерывном накоплении осадков [394, 395]. Это основано на признании таких особенностей популяции, как территориальные ограничения и относительно стабильные условия обитания в течение времени ее существования, общность исторической судьбы всех входящих в ее состав особей, определенная возрастная структура, морфологическая (следовательно, и генетическая) целостность. Следует подчеркнуть, что нормальное распределение признаков важное, но не решающее условие принадлежности к единой популяции. Понятие ископаемой популяции в принципе более емко, чем современной популяции. В этом нет ничего удивительного. В слое нередко запечатлены все этапы исторического развития популяции — становление, расцвет и угасание (рис. 94). Непосредственное наблюдение этапов развития современных природных популяций, учитывая значительную продолжительность их существования, нереально.

Чтобы эффективно оперировать популяциями в палеоэкологии, следует выявить их характеристики, конечно, лишь те из них, которые устанавливаются на ископаемом материале. С помощью методов, рассмотренных раньше, можно оценить популяционную плотность или показатели относительной численности, например частоту встречаемости в баллах. Количественные характеристики позволяют судить об экологическом состоянии вида, о роли его в разных сообществах, о взаимоотношении с другими экологически сродственными видами и прочем. Из динамических характеристик возможно определение динамики смертности: размерно-частотные кривые в какой-то мере будут отражать возрастную структуру популяций, позволят судить об условиях обитания на разных этапах ее существования. В ископаемых популяциях фиксируются также периодические колебания численности — циклические осцилляции [767]. Тафономические наблюдения над ископаемыми популяциями помогают понять структуру исходных популяций. Например, установление особенностей размещения экземпляров в пределах слоя, заключающего исследуемую ископаемую популяцию, способствует выяснению закономерностей распределения особей или их групп в исходной популяции.

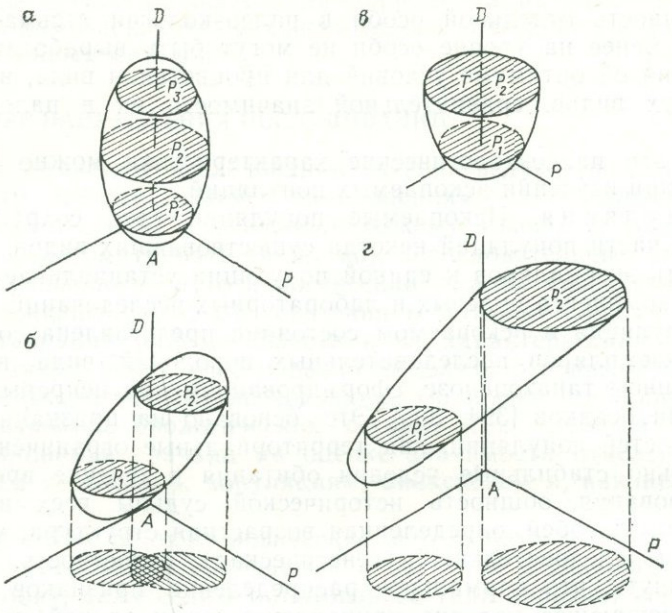


Рис. 94. Пространственно-временные модели ископаемых популяций, показывающие возможные варианты их судьбы. *По В. А. Захарову.*

Зарождение и вымирание без смены (*а*) и со сменой местообитания (*б*); катастрофическую гибель (время *Т*) в пределах исходного местообитания (*в*) и со смещением ареала (*г*); ось А—Д — время; P_1, P_2, P_3 — площади расселения популяции в разные моменты времени

Популяция должна быть основной (элементарной) операционной единицей при любых палеобиологических исследованиях: таксономических, эволюционных и экологических. Именно такую роль играют популяции при анализе палеобиоценозов.

П а л е о б и о ц е н о з. Палеобиоценозом было предложено называть сохранившуюся в ископаемом состоянии часть биоценоза [226]. В современной литературе чаще используется термин «сообщество». Однако этот термин довольно часто употребляется для обозначения любых группировок таксонов, встреченных в захоронении как совместно, так и в пределах определенного биостратиграфического интервала. Нередко одни и те же группировки видов при стратиграфическом анализе называют комплексами, а при палеоэкологическом — сообществами. Такая аналогия не всегда правомерна. Палеоэколог только тогда получает право оперировать группировкой встреченных в едином ориктоценозе видов как с частью биотического сообщества, когда докажет, что в исходном сообществе эти виды сосуществовали. Условия совместного существования видов с определенными экологическими особенностями входит во все определения биотического сообщества, независимо от разных взглядов на природу сообществ.

В морской гидробиологии сообщества интерпретируются в свете концепции биоценоза, по К. А. Мёбиусу, как группировки попу-

ляций сосуществующих и функционально связанных между собой видов. В палеоэкологии донных беспозвоночных сообщества обычно рассматриваются как группировки популяций независимых видов, связанных лишь сходными реакциями на абиотические факторы среды [1308, 1802]. Если учесть, что многие явления природы не перестают существовать оттого, что до конца непоняты и не становятся более понятными от замены термина, то следовало бы вернуться к изначальному термину биоценоз [1].

Следует еще раз напомнить, что в современных морских мелководных сообществах лишь около 30 % видов имеют твердый скелет и способны сохраняться в ископаемом состоянии [1802]. Следовательно, палеосообщество даже по основным характеристикам иногда будет отличаться от исходного, за счет которого оно образовалось. Однако у палеоэколога есть одно преимущество перед экологом: он может наблюдать геологическую историю палеосообществ. Ископаемое сообщество обычно ограничено слоем (или частью слоя), заключающим совокупность остатков организмов (ассоциацию палеопопуляций разных таксонов), захороненных на месте жизни. Прижизненные группировки могут быть также выявлены в результате установленной наблюдениями на разрезе повторной встречаемости ассоциаций (реккурентности видов).

Сохранившиеся в слоях остатки биоценозов должны отражать результаты прижизненных взаимоотношений между вымершими организмами. Надо полагать, что эти отношения в прошлом контролировались теми же законами, что и сейчас. Следовательно, при описании палеобиоценоза правомочна ассимиляция концепции современного биотического сообщества и аппарата понятий и терминов, с помощью которых оно описывается [767]. Несмотря на утрату многих характеристик, палеобиоценоз сохраняет часть сведений об исходном биотическом сообществе — его таксономической структуре (доминировании, видовом разнообразии, выровненности), трофической структуре (способе и уровнях питания) и функциональных особенностях (свидетельствах конкуренции, комменсализма, паразитизма, хищничества, мутуализма), результатах *r*-отбора и *K*-отбора, специализации по нишам, жизненных циклах, т. е. устойчивости во времени. Палеобиоценозы именуются, так же как и современные донные морские биоценозы, по одному или нескольким доминирующим видам или же по типу биотопа. Иногда употребляются обе характеристики [678]. Палеобиоценозы можно также подразделять на ассоциации видов — группы таксонов, входящих наряду с другими в состав сообщества. Так, например, выделяется ассоциация организмов — обрастателей на крупных раковинах эпифаунного вида.

Элементарной функциональной единицей сообщества является жизненная форма. Она объединяет группы видов и родов со сходным образом жизни — способом питания, этологией, отноше-

[1] В настоящей работе термины палеобиоценоз, ископаемое сообщество и палеосообщество употребляются как синонимы.

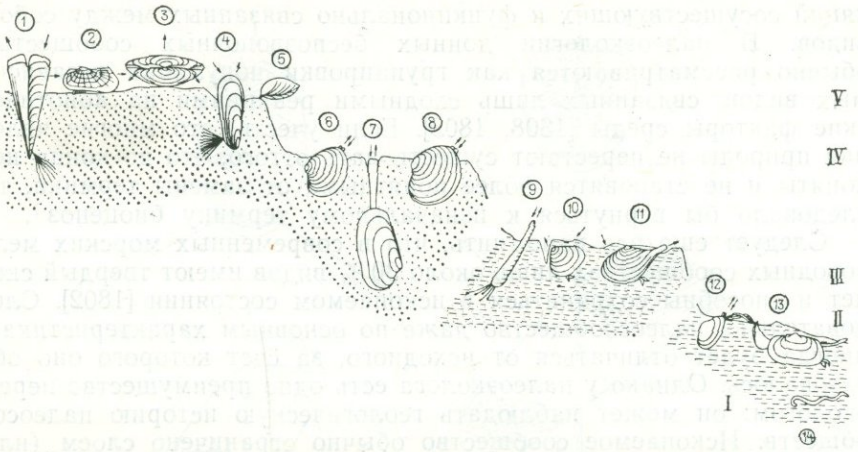


Рис. 95. Принципиальная схема размещения бентоса в юрском бореальном море по трофическим группам. *По А. В. Захарову, Б. Н. Шурыгину.*

Цифры в кружках: 1—8 — фильтраторы; 9—14 — детритофаги по уровням питания (I—V). 1 — *Pinna*; 2 — *Grammatodon*; 3 — *Boreionectes*; 4 — «*Musculus*»; 5 — *Terebratulidae*; 6 — *Astarte*; 7 — *Pleuromya*; 8 — *Arctica*; 9 — *Scaphopoda*; 10 — *Nuculoma*; 11 — *Dacryomya*; 12 — *Nuculana*; 13 — *Malletia*; 14 — *Vermes*

нием к абиотическим факторам среды. Жизненная форма служит единицей палеоэкологических классификаций [233, 679]. В палеоэкологии морских беспозвоночных наиболее распространены группировки по трофическому признаку (рис. 95): способу питания и уровням питания [402, 905, 2448]. Выделяются также экологические кислородные, гидродинамические, батиметрические, термальные, солевые, эдафические и морфологические группировки. В сочетании с количественными показателями указанные классификации используются для характеристики палеосообществ, анализа взаимоотношений образующих их популяций, динамики во времени и пространстве. Палеоэкологические группировки служат основным источником информации при биофациальном анализе.

Изучение взаимоотношений организмов в палеобиоценозах. На палеонтологическом материале документально устанавливаются следующие типы взаимоотношений между организмами: конкуренция, симбиоз (комменсализм и мутуализм), паразитизм и хищничество. Некоторые необычные тафономические ситуации интерпретируются с позиций нейтрализма (терпимости) и антибиоза (аменсализма), однако приводятся лишь косвенные (актуалистические) соображения, прямых доказательств нет [1259].

Конкуренция. Кажется несколько неожиданным тот факт, что исследованию конкуренции — одному из фундаментальных явлений в органическом мире, в значительной мере обеспечивающему эволюционный процесс, уделяется очень мало внимания в палеоэкологии. Тезис о «конкурентной борьбе» еще со времени создания теории естественного отбора обычно лишь постулируется в палеонтологической и палеоэкологической литературе. Воз-

можно, что это связано с бытующим и в настоящее время в палеоэкологии организмоцентрическим подходом.

В природе конкуренция имеет место внутри популяций и между популяциями. Экспериментально она может быть доказана только на популяционном уровне [617]. Таким образом, свидетельства конкуренции в органическом мире геологического прошлого следует искать, изучая не отдельные экземпляры, а ископаемые популяции видов.

Известно, что наиболее жесткая конкуренция существует между особями внутри популяций, а также между популяциями видов со сходными экологическими требованиями. Результаты конкуренции, закрепленной естественным отбором, можно изучать на единой ископаемой популяции путем сравнения последовательных кривых распределения мерических признаков, построенных для разных временных уровней. Серия таких кривых хорошо фиксирует типы внутрипопуляционного отбора — стабилизирующего, направленного или дизруптивного [685, рис. 27].

Под конкурирующими всегда понимают виды, одновременно нуждающиеся в одних и тех же жизненно важных ресурсах [594]. Острота межвидовой конкуренции возрастает по мере увеличения популяционной плотности сосуществующих видов. Вследствие этого два вида с одинаковыми экологическими требованиями не могут продолжительно сосуществовать (принципы конкурентного исключения, или правило Гаузе). Анализ 29 мелководных донных биоценозов Японского моря, изученных гидробиологами с помощью легководолазной техники [1002], показал что, двустворчатые моллюски и гастроподы в своем распределении по биотопам подчиняются указанному правилу. Среди 23 биоценозов, в которых присутствуют двустворки, нет ни одного случая совместного поселения хотя бы двух близкородственных видов (100 % исключения!). Из 28 биоценозов, заселенных гастроподами, в 18 случаях (64,3 %) каждый род представлен только одним видом, в четырех биоценозах (14,3 %) один род — тремя видами, только в двух — четырьмя видами [394, рис. 2].

Палеонтологический материал также дает многочисленные свидетельства подобных отношений экологически родственных видов. Правда, палеонтологу обычно нелегко судить о том, что лежало в основе межвидовой конкуренции, поскольку в чистом виде вычленить регулирующий фактор сложно. Приведем примеры, касающиеся мезокайнозойских моллюсков. Так, Т. Зоргенфрай показал, что четыре вида *Nassa* более или менее взаимно исключались в среднем миоцене на юге Ютландии (рис. 96). Виды из рода *Buchia* в позднеюрских и раннемеловых бассейнах на севере СССР сосуществовали на единых биотопах лишь при низкой популяционной плотности одного или чаще обоих видов. В моменты резкого доминирования одного из видов другие были подавлены или полностью вытеснялись с биотопов (рис. 97). Экологическая близость не всегда предполагает таксономическую близость. Поэтому правило экологического исключения касается не только

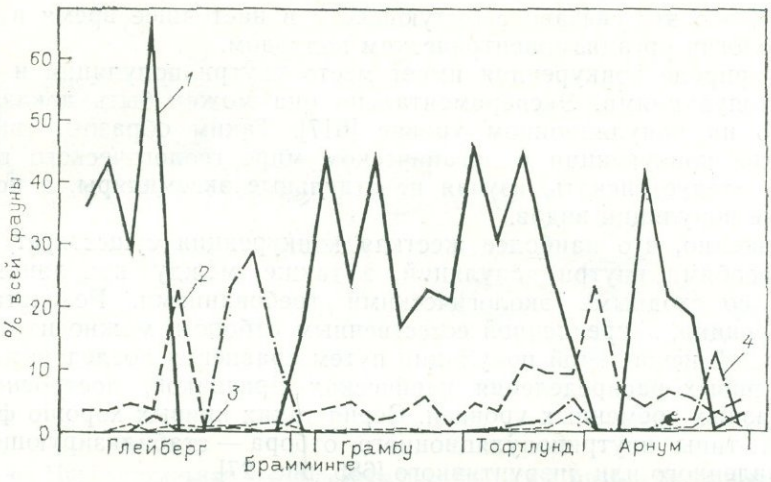


Рис. 96. Кривые, демонстрирующие взаимное исключение видов *Nassa* (гастроподы) в среднем миоцене на юге п-ова Ютландия. *По Д. В. Эгеру.*

1 — Nassa cimbrica; 2 — N. schlotheimi; 3 — N. facki; 4 — N. fuchsi

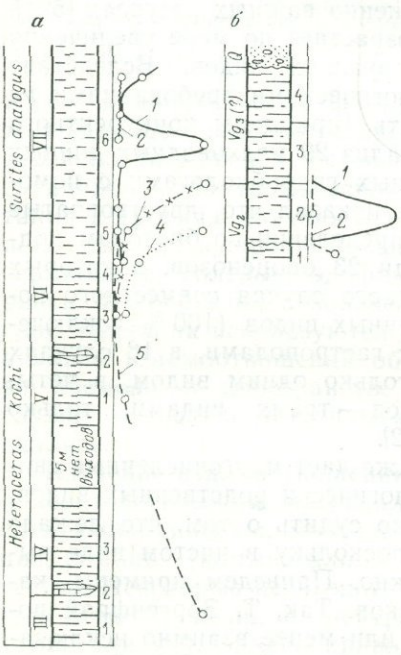


Рис. 97. Биотопическое взаимоисключение близкородственных видов Buchia демонстрируют кривые частоты встречаемости. *По В. А. Захарову.*

а — Buchia unschensis (1), B. tolmatschowi (2), B. jasikivi (3), B. okensis (4), в бериасе, север Сибири, р. Боярка.

б — B. russiensis (1), B. mosquensis (2) в пограничных слоях между средне- и верхневолжским подъярусами, Северное Притиманье, р. Волонга.

Римские цифры — номера слоев в опорном разрезе неокома; арабские цифры — номера слоев в обнажениях. Масштаб 1 : 400

близкородственных видов, но и других «экологически сродственных» таксонов. К таким группам в раннемеловом море на севере Сибири принадлежали бухии и иноцерамы. Эти данные моллюски относились к одному экологическому типу биссусных и принадлежали к единой трофической группировке — фильтраторам высокого уровня. Благоприятны для их процветания были илисто-глинистые грунты в условиях средней части сублиторали. В этих

условиях бухии и иноцерамы конкурировали между собой: в поселениях с высокой популяционной плотностью одного рода другой был подавлен (рис. 98)

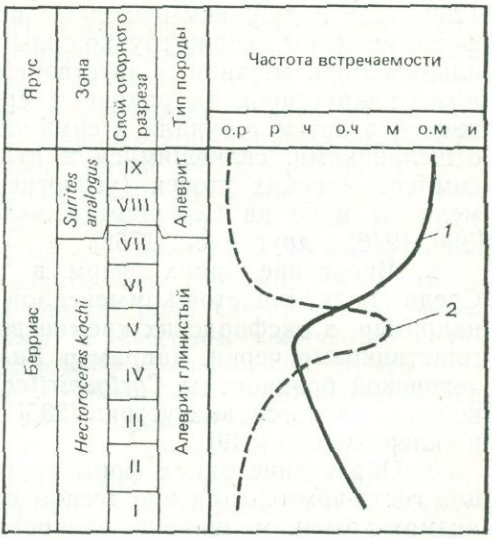


Рис. 98. Кривые, отражающие биотопическое исключение Buchia. *По В. А. Захарову, А. С. Турбиной.*

1 — бухии; *2* — иноцерамы; берриас на р. Боярке, Хатангская впадина севера Сибири (о. р — очень редко; р — редко; ч — часто; о. ч — очень часто; м — много; о. м — очень много; и — изобилие)

Симбиоз. Кооперация как один из путей адаптации в борьбе за существование была широко распространена в органическом мире геологического прошлого. Палеоэкологическая литература изобилует примерами симбиотических взаимоотношений между морскими беспозвоночными в течение фанерозоя. Этот тип биотических отношений документально подтверждается находками окаменелостей, запечатлевших совместное проживание организмов в течение всей жизни или на отдельных ее этапах.

В симбиоз вступали группы, далекие в филогенетическом и таксономическом отношениях. Даже в современном мире нелегко точно определить конкретный характер связи между организмами. Замечено, однако, что мутуалистические отношения обычно устанавливаются между автотрофами и гетеротрофами. Этот тип симбиоза обнаружен у мшанки *Fenestella* и бурой водоросли, а также у каменноугольной мшанки *Thamniscus pinnatus* и красной водоросли [1551]. Предполагается, что мельчайшие (обычно 2—15 мкм) шаровидные или овальные образования, обнаруженные у мезозойских и третичных жгутиковых, ордовикских и силурийских фораминифер, являются остатками симбионтов типа современных зооксантелл или зоохлорелл [1547].

Очень полно в палеоэкологической литературе освещен другой тип симбиоза — комменсализм. Заключение об этом типе связи основывается обычно на закономерном расположении скелета гостя — комменсала на раковине хозяина. Р. Ф. Геккер [232] выделил три ситуации, фиксирующие комменсальные биотические взаимоотношения.

1. Нарастание (цементация) одних форм на другие. Например, трубочки аулопор (кораллы, табуляты), серпул и спирорбиса покрывают раковины девонских брахиопод [223, 226, 232, 622,

1239, 1258 и др.]; комменсалами позднемеловых брахиопод были фораминиферы, черви-трубкожилы, одиночные склерактинии и альционарии, мшанки и двустворки [480]; колонии мшанки *Berenicea* инкрустировали раковины среднеюрских гастропод при их жизни, а затем вступали в симбиотические отношения с ракамиотшельниками, селившимися в пустых раковинах [2065]; описан симбиоз морских уточек (усоногие раки) и аммонитов в раннемеловом море на Северном Кавказе [346], устриц и аммонитов [398, 1946] и другие [см. 1752].

2. Внедрение одних форм в твердые образования других. Среди инквилинистов-комменсалов отмечаются фораминиферы, например, в оксфордских кремниевых губках [1820], а также многощетинковые черви, например *Palaeosabella* в раковине позднедевонской брахиоподы *Cyrtospirifer* [232, рис. 6] и *Polydora* в раковинах палеогеновых устриц [235] и раннемеловых пектинид [393] и склерактиний [549].

3. Обрастание одних форм другими. Обрастание или иммурация гостя-комменсала при тесном совместном проживании с организмом-хозяином широко распространено у колониальных животных. Примером могут служить черви-комменсалы в колониях ордовикских мшанок [221, 232], силурийских табулят [980] и раннемеловых склерактиний [549]; В. Н. Дубатолов [351] обнаружил симбиоз позднедевонских строматопороидей и сирингопорид.

В случае менее прочных связей между симбионтами (прикрепление биссусом двустворок, ножкой брахиопод, ногой гастропод и др.) свидетельства взаимосвязей, как правило, утрачивались. Хотя несколько примеров симбионтов-гастропод описаны, например, поселение платицератид вблизи анального отверстия карбоновой морской лилии [1239] или же поселения калипторид и брахиопод на раковине крупных раннемеловых пектинид [392]. Таким образом, возможно выделение четвертой ситуации — разновидности эпибиоза: мягкого прикрепления гостя-комменсала на раковине хозяина.

Анализ прижизненных поселений организмов-комменсалов на раковине животного-хозяина нередко помогает в реконструкции образа жизни последнего. Так, например, особенности размещения домиков *Spirorbis* подтверждают мнение о том, что прижизненным для силурийских брахиопод *Camarotoechia* и *Homoeospira* было положение брюшной створкой вверх [1768]. По особенностям ориентировки и строения сверлений усоногих на рострах юрских и нижнемеловых белемнитов сделан вывод о передвижении этих головоногих моллюсков преимущественно головой вперед [2269].

Паразитизм. К документальным свидетельствам паразитизма среди организмов геологического прошлого обычно относятся такие случаи внедрения одних организмов в другие, которые сопровождаются аномальным развитием раковины хозяина.

Следствием паразитизма кольчатого червя из подкласса Myzostomidae в стебле мезозойских и палеозойских морских лилий

явилось утолщение стебля, изменения формы и расположения его члеников [226, 232, 1239]. А. Н. Соловьев [1000] рассматривал рачка *Canceripustula nocens*, внедрявшегося в панцири юрского морского ежа *Collyrites elliptica*, как эндопаразита. Предполагается паразитизм червя *Mycelites* в раковинах юрских аммонитов из ФРГ и Центральной части Европейской территории СССР. Обнаруженные плотные скопления нитей на протравленных поверхностях перегородок и раковин были интерпретированы как гифы паразитических грибов [2225, 2485]. Однако не всегда возможно провести четкую грань между действием инквилиниста-комменсала и инквилиниста-паразита. Так, если моллюски-камнеточцы Lithophaga, сверлящие губки из рода Cliona и сверлящие многощетинковые черви *Polydora*, в массовом количестве селились на раковины палеогеновых устриц при их жизни, то это приводило к разрушению раковин и гибели моллюсков-хозяев [232].

Хищничество. Последствия взаимоотношений хищник—жертва фиксируются на палеонтологическом материале в виде залеченных травм на раковине и скелете, следов сверлений (химической или механической природы), содержания желудков хищников, фоссилизированных находок хищников на своих жертвах. В литературе описаны многочисленные случаи регенерации раковин морских беспозвоночных после укусов хищников: брахиопод [913], белемнитов [226, 904], аммонитов [226, 341, 467, 1295], двустворок [1817]. Обычными палеонтологическими находками считаются следы сверлений хищных брюхоногих (натицид) на раковинах двустворчатых и брюхоногих моллюсков мезозоя и кайнозоя; такие же следы были обнаружены на раковинах палеозойских брахиопод [232, 1237, 1239, 1404].

Содержание желудков юрских плезиозавров и ихтиозавров показывает, что эти крупные хищники питались белемнитами и рыбами, в желудочной их массе обнаружено много крючков *Onychites* и рыбья чешуя [1259, 2096]. Остатки девонских морских звезд обнаружены на раковинах двустворок; омар из золенгофенского верхнеюрского сланца встречен на фоссилизированной рыбе. Все эти случаи трактуются как гибель и захоронение хищников в момент захвата жертв [1259].

Исследование палеобиоценозов в пространстве и времени. При наличии детальной стратиграфической основы палеоэколог имеет возможность изучить палеобиоценозы как на площади палеобассейна (в пространстве), так и на разных этапах его развития (во времени).

Исследуя топологию палеобиоценозов в пределах палеобассейна определенного интервала времени, палеоэколог стремится вскрыть закономерности их размещения на площади. Обычно закономерная смена типов палеосообществ опосредована «эффектом берега» и соответствует нормальному спектру фаций. В морской палеоэкологии ряды палеобиоценозов, прослеживающиеся от палеоберега в сторону моря, были названы «гаммами» [226]. Закономерная смена ассоциаций наземных растений на площади полу-

чила название катена [520]. Нормальную последовательность палеобиоценозов в принципе можно восстановить не только в результате сравнительного изучения синхронных отложений по латерали, но и при изучении последовательности наслоения в едином разрезе, имея в виду, что контактирующие в нормальном залегании слои формировались в палеобассейне в пограничных фациальных обстановках (закон Головкинского — Вальтера). Однако последовательные ряды, полученные в результате распределения асинхронных палеобиоценозов, не будут адекватны исходным из-за эволюционных новаций в палеосообществах. Эволюционный эффект тесно связан с продолжительностью времени формирования толщи, оценить которое всегда нелегко. Таким образом, пространственная и временная последовательности сообществ отличаются качественно.

Исследованию латеральных рядов палеобиоценозов в бассейнах геологического прошлого уделялось исключительное внимание в работах Р. Ф. Геккера и его группы [224, 226, 235]. В последнее время, особенно в зарубежной литературе, снова возрос интерес к палеобиоценозам. Значительное внимание, как и раньше, уделяется экологии сообществ, но главным образом изучается структура палеобиоценозов [1271, 1372, 1614, 1877, 2515, 2516 и др.]. Основные положения, обсуждаемые в этих работах, сводятся к следующему. Распределение бентосных сообществ в прошлом, как и теперь, контролировалось факторами среды. Суммарный эффект факторов обусловливал субпараллельное размещение их палеоберегу. В том случае, если удаление от палеоберега сопровождалось постепенным углублением дна, границы сообществ были также субпараллельными и по мере углубления возрастало разнообразие состава сообществ при доминировании в каждом из них одной или немногих групп бентоса. Число сообществ, образовывавших нормальный ряд (гамму), лимитировалось тектонической обстановкой, типом береговой линии и уклоном дна. В областях со спокойным тектоническим режимом, устойчивой береговой линией и пологим дном гаммы сообществ были более многочисленными (рис. 99), чем на участках с изменчивой тектонической обстановкой, изрезанной береговой линией и крутыми уклонами дна (рис. 100). Большинство исследователей склоняется к выводу о прямом контроле сообществ гидродинамикой; как правило, тип сообщества был связан с определенным типом грунта, который в свою очередь опосредован гидродинамикой (в условиях нормально падающего профиля равновесия дна). Все случаи существенного расхождения с такой интерпретацией должны быть тщательно проверены [2515].

Один из выводов, полученных на основании анализа главным образом палеозойских донных сообществ, состоит в том, что таксономическое разнообразие растет с удалением от палеоберега и углублением субстрата. Этот вывод не вызывает сомнения для батиметрических моделей в условиях верхней сублиторали. Однако более широкое обобщение — разнообразие растет с глубиной,

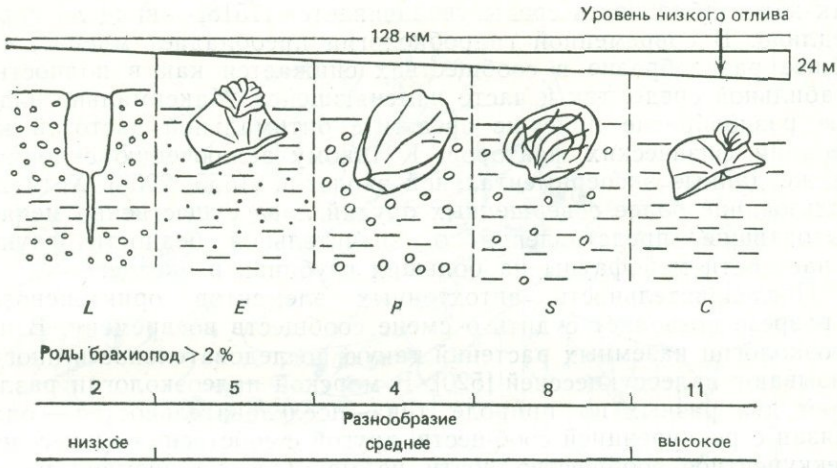


Рис. 99. Нормальный ряд (гамма) из пяти бентосных сообществ пологого дна раннесилурийского моря в области спокойного тектонического режима и устойчивой береговой линии. *По Э. Ж. Андерсону.*

На абсолютной (верхняя линия) и относительной (нижняя линия) шкалах показано разнообразие наиболее распространенных родов брахиопод; изображены преобладающие роды: *Lingula* (*L*), *Eocoella* (*E*), *Pentamerus* (*P*), *Stricklandia* (*S*), *Clorinda* (*C*). Уклон дна показан приблизительно; для раннего силура он составляет 30—120 см на 1,6 км, для позднего ордовика — 120—360 см на 1,6 км (приведены только минимальные цифры)

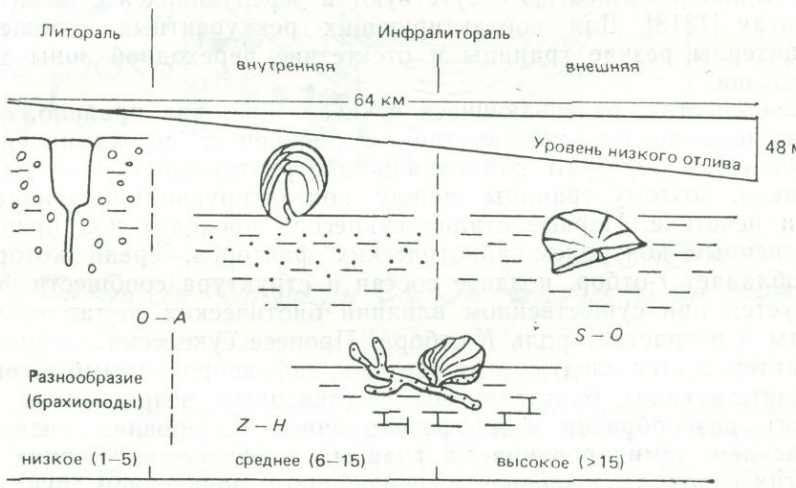


Рис. 100. Нормальный ряд (гамма) из трех или двух бентосных сообществ позднеордовикского моря с относительно крутым уклоном дна, изменчивой тектонической обстановкой и изрезанной береговой линией. *По Э. Ж. Андерсону.*

Разнообразие наиболее распространенных родов брахиопод показано на относительной шкале. Изображены формы трех сообществ: *Orthorhynchia — Amborhynchia* (*O—A*), *Sowerbyella—Ohniella* (*S—O*) *Zygospira—Hebertella* (*Z—H*). Сообщество (*O—A*) разделяется на два, сообщество (*Z—H*) замещает два других в инфралиторали при слабом поступлении кластического материала

так как стабильность среды увеличивается [1518] — вряд ли справедливо. В современной гидробиологии преобладает мнение, что общее разнообразие в сообществах снижается как в полностью стабильной среде, так и часто изменяющейся. Максимально видовое разнообразие присуще средам с оптимальной частотой колебаний физических факторов. К такому заключению склоняют также данные экспериментальной экологии [1655, 2058]. Хотя использование более совершенных орудий лова существенно меняет бытовавшие представления о значительной бедности фауны, в частности мейофауны на больших глубинах в океане.

Последовательность автохтонных элементов ориктоценозов в разрезе позволяет судить о смене сообществ во времени. В палеоэкологии наземных растений такую последовательность иногда называют палеосукцессией [520]. В морской палеоэкологии различают два разных по природе типа последовательностей — один связан с реккуренцией сообществ, другой с собственно сукцессией. Реккурентное сообщество почти не меняется во времени ни по таксономическому составу, ни по структуре. Повторное появление остатков такого сообщества в разрезе обычно объясняется возвратом условий обитания, чрезвычайно сходных по параметрам с предшествующими. Примером может служить бентосное сообщество, повторявшееся 49 раз в свите Макохета (ордовик, шт. Миннесота в США). Остатки сообщества, главным образом из брахиопод и двустворок, заключены в глинистые органогенные известняки и полностью отсутствуют в чередующихся с ними доломитах [1313]. Для контактирующих реккурентных сообществ характерны резкие границы и отсутствие переходной зоны хроноэкотона.

Сообщества, развивающиеся сукцессионно, как правило, проходят последовательные стадии от пионерных до климаксных. Обычно они образуют композиционно-структурный континуум во времени, поэтому границы между контактирующими сообществами нечеткие. Первые стадии сукцессии проходят под преимущественным контролем абиотических факторов, среди которых преобладает *r*-отбор, позднее состав и структура сообществ формируется при существенном влиянии биотических составляющих среды и возрастает роль *K*-отбора. Процесс сукцессии сообществ характеризуется следующими чертами, зафиксированными в серии соответствующих ориктоценозов: постепенным возрастанием видового разнообразия и дифференциацией по уровням питания; усилением доминирования на главных трофических уровнях немногих видов; уменьшением выровненности; появлением групп раковинных видов и усилением их роли; сокращением экологических ниш ряда видов; усилением роли комменсалов, хищников и другими признаками всеобщего гомеостаза. Предполагается, что экологические сукцессии должны смягчать стрессовые воздействия среды обитания и увеличивать в целом стабильность экосистем [767]. Сукцессии морских бентосных донных сообществ наиболее полно представлены в трансгрессирующих сериях (рис. 101). В ли-

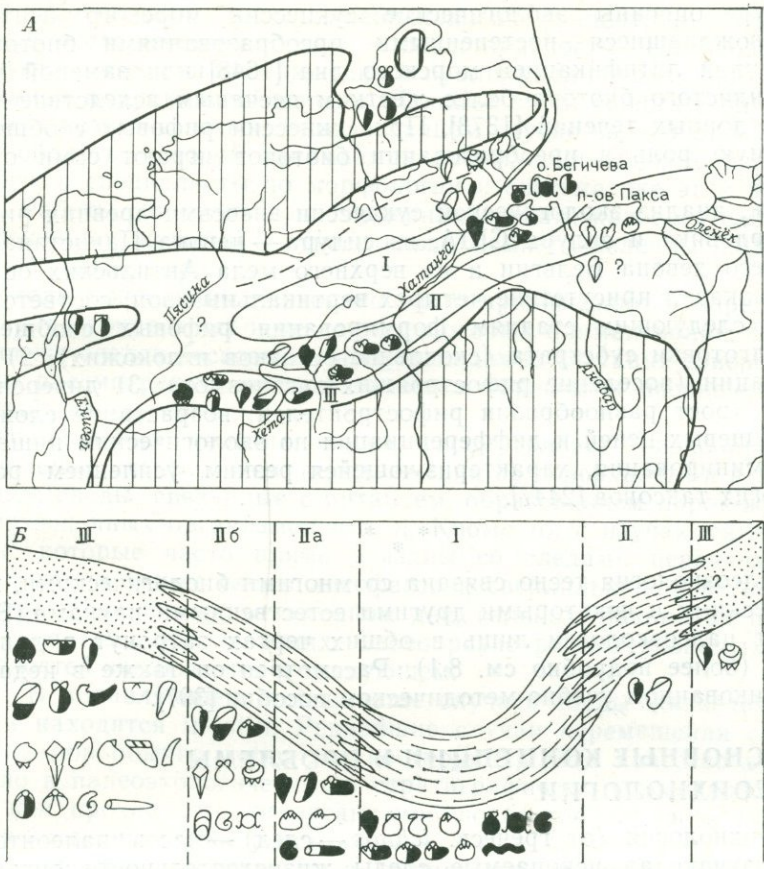


Рис. 101. Схема фаций, батиметрический профиль и сообщества беспозвоночных в раннеберриасском море на севере Средней Сибири. *По В. А. Захарову.*

А — сообщества беспозвоночных, значительно дифференцированные по биономическим зонам трансгрессирующего моря. *Б* — схема фаций и батиметрический профиль раннеберриасского моря в направлении: р. Хета — р. Боярка — п-ов Пакса — Восточный Таймыр
Заштрихована суша; сплошные и пунктирные линии — границы фациальных и биономических зон: I — относительно глубоководная, II — умеренно глубоководная (а — относительно удаленная от берега, б — приближенная к берегу), III — мелководная.
1 — Nuculoma-Palaeonucula; 2 — Dacryomya; 3 — Malletia; 4 — Taimyrodon; 5 — Jupiteria; 6 — Sarepta; 7 — Grammatodon; 8 — Praexogyra; 9 — Boreionectes; 10 — Capmtonectes; 11 — Entollium; 12 — Aequipecten; 13 — Buchia; 14 — Oxytoma; 15 — Plagiostoma; 16 — Inoceramus; 17 — Aguilerella; 18 — Pinna; 19 — Musculus; 20 — Astarte; 21 — Neocrassina; 22 — Prorokia; 23 — Homomya; 24 — скафоподы (денталиум); *25* — аммониты; *26* — белемниты; *27—29* — брахиоподы (*27* — лингулиды, *28* — теребратулиды, *29* — ринхонеллиды); *30* — рыбы; *31* — следы илоедов; *32* — песок; *33* — ил; *34* — глина.
Контурами показаны таксоны, встречающиеся сравнительно редко; наполовину зачерненные — встречающиеся часто; полностью зачерненные — встречающиеся в изобилии

тературе описаны экологические сукцессии морского бентоса, сопровождавшиеся постепенными преобразованиями биотопов: медленной литификацией морского дна [1648] или заменой мягкого илистого биотопа более жестким песчаным вследствие усиления донных течений [1373]. При сукцессии рифовых сообществ активную роль в преобразовании биотопов играют сами организмы.

Так, анализ экологической сукцессии в восьми древних рифах (из ордовика и силура США, из силура — девона Пакистана, из верхнего девона Бельгии и из верхнего мела Антильских островов) показал присутствие четырех вертикальных зон, соответствующих следующим стадиям формирования рифовых сообществ: 1) подготовки субстрата (скопление остатков иглокожих); 2) колонизации (поселение рифостроящих организмов); 3) диверсификации (рост разнообразия рифостроителей; возрастание сложности пищевых цепей и дифференциация по экологическим нишам); 4) доминирования, характеризующейся резким усилением роста немногих таксонов [2447].

* * *

Палеоэкология тесно связана со многими биологическими, геологическими и некоторыми другими естественными науками. Этот аспект палеоэкологии лишь в общих чертах затронут в данной главе (более подробно см. 8.1). Рассмотрен он также в недавно опубликованном учебно-методическом пособии [397].

3.2. ОСНОВНЫЕ КОНЦЕПЦИИ И ПРОБЛЕМЫ ПАЛЕОИХНОЛОГИИ

Палеоихнология (от греческ. *ichnos* — след) — часть палеонтологии, изучающая ископаемые следы жизнедеятельности организмов. От других областей палеонтологии она отличается характером объектов исследований. Особенность последних состоит в том, что они являются результатом непосредственного взаимодействия организмов и внешней среды. Пожалуй, ни одна группа окаменелостей не дает столь ярких примеров теснейших и многообразных связей организмов и среды их обитания, какими богата палеоихнология.

Первые описания ископаемых следов жизнедеятельности организмов появились в начале прошлого века, однако статус самостоятельной дисциплины палеоихнология получила лишь 25—30 лет назад. Долгое время многие ископаемые следы организмов описывались как остатки морских водорослей. Об этом свидетельствуют такие наименования следов, как *Algacites*, *Fucoides*, *Chondrites* и многочисленные их названия, оканчивающиеся на — *phycus*. Лишь неоихнологические и актуопалеонтологические наблюдения, которые начали проводиться в конце прошлого века, развеяли это заблуждение и открыли истинную природу многих подобных окаменелостей.

В современную эпоху палеоихнология концентрирует внимание на исследованиях следов жизнедеятельности беспозвоночных животных, что нашло отражение в публикации специального тома в рамках американской сводки «Treatise on invertebrate paleontology». Следы же позвоночных в данном случае выделяются в особую область, которой занимаются преимущественно не палеоихнологи, а специалисты по морфологии и систематике этих животных. Работы, специально посвященные следам жизнедеятельности позвоночных животных, относительно немногочисленны [201, 208, 210, 937, 1876 и др.].

Следы позвоночных довольно часто привязывают к определенным видам животных и не дают им особых наименований. В изучении же следов беспозвоночных организмов ситуация совершенно иная, рассмотрению которой главным образом и посвящена настоящая глава.

Традиционно палеоихнология рассматривает разнообразные ископаемые следы: покоя, передвижения по поверхности и в толще осадка; следы, связанные с питанием, образованием норок-жилищ беспозвоночных организмов и т. д. Кроме того, изучаются копролиты, которые часто прямо связаны со следами передвижения животных, а также следы литофагов и сверлильщиков в твердом субстрате, например, в каменном дне, гальках, раковинах и других скелетных образованиях. Своеобразие рассматриваемых окаменелостей заключается в следующем.

1. В подавляющем большинстве случаев следы жизнедеятельности находятся in situ. Редчайшие случаи перемещения следов организмов обычно легко диагностируются. Это качество весьма важно в палеоэкологических и стратиграфических исследованиях, так как прочие остатки организмов после гибели часто переносятся на значительное расстояние.

2. Следы часто находят в толщах, не содержащих никаких других органических остатков, что объясняется более высокой их способностью к сохранению (особенно тех, которые оставлены ниже поверхности осадка, например норки илоедов) по сравнению с бесскелетными организмами, составляющими важнейшую часть бентических сообществ.

3. Ископаемые следы крайне редко могут быть таксономически соотнесены с какими-либо видами сопутствующих окаменелостей (за исключением позвоночных и некоторых членистоногих). Таксономическая привязка следов часто невозможна даже с точностью до типа. Это объясняется тем, что различные группы животных нередко оставляют похожие следы, имея одинаковую, например червеобразную форму тела, и сходным образом реагируя на одинаковые воздействия среды или ведя одинаковый образ жизни. С другой стороны, одно и то же животное может оставлять существенно различающиеся следы на протяжении своего существования, например, из-за возрастных и (или) сезонных различий в образе жизни, в разных условиях среды и в различные фазы поведения (покоя, передвижения, питания и т. д.).

4. Форма следа в большинстве случаев отражает не столько морфологию животного, сколько функционирование его органов, его деятельность и поведение. Эта особенность следов является наиболее важным отличием их от других окаменелостей.

С большим интересом относятся к следам жизнедеятельности организмов седиментологи. Бентос играет заметную роль в разрушении и формировании структур и текстур, в изменении осадков вообще. Можно привести множество примеров, когда осадок полностью перерабатывается илоедами, а в абиссальных зонах океана, где скорость накопления осадков чрезвычайно мала, животные успевают несколько раз переработать осадок даже при относительно низкой плотности популяций. Седиментологи используют следы для определения относительных, а иногда и абсолютных скоростей накопления или эрозии осадка, направления и скорости течений, состояния грунта в момент образования следов [1646, 2139, 2261 и др.].

Возможности палеоихнологии в реконструировании условий среды особенно широки, поскольку следы отражают поведенческую реакцию животного на подвижность воды вблизи поверхности осадка, тип субстрата, наличие пищевых ресурсов и т. п. В общем случае с увеличением глубины уменьшается подвижность воды, осадок делается более тонким, причем доля органического детрита в его составе увеличивается. Благодаря чувствительности животных к условиям среды ископаемые следы могут быть хорошими экологическими индикаторами.

Устойчивые и общие для большинства бентосных животных реакции на среду позволили А. Зейлахеру [2266, 2268] создать модель батиметрической зональности следов. Эта модель (иногда ее называют ихнофациальной), основанная на изучении ископаемого материала, позже была подтверждена данными об экологии и поведении современной фауны и подводным фотографированием [1566, 1753]. А Зейлахер показал, что существует несколько типов ассоциаций ископаемых следов (ихнофаций), контролируемых глубиной бассейна и проходящих практически через весь фанерозой. Используя понятие ихноспектра, которое позволяет проводить качественное и количественное сравнение ихноценозов в соответствии с этологической классификацией следов [2261], можно видеть, как направленно меняется облик ихнофаций с ростом глубины. В мелководной зоне доминируют вертикальные трубки, разнообразные, часто глубокие норки-жилища и следы покоя. В глубоководной зоне обычны субгоризонтальные поверхностные следы проедания и пастьбы, имеющие сложную конфигурацию.

Однако, как свидетельствует опыт, модель батиметрической зональности следов нельзя механически применять для установления глубины древнего бассейна в данной точке. Это связано с тем, что батиметрические ассоциации следов или ихнофации, предложенные А. Зейлахером, в значительной степени определяются факторами их сохранности. С удалением от берега и возрастанием глубины существенно увеличивается возможность со-

храниться в ископаемом состоянии именно у приповерхностных следов, тогда как на мелководных участках дна эти следы чаще размываются. Кроме того, известны случаи совместного нахождения форм, характерных для разных ихнофаций. Иногда следы, типичные для более глубоководных зон бассейна, находят в мелководных фациях [1695]. Это происходит обычно в тех случаях, когда тонкий осадок, не возмущаясь волнами и течениями, накапливается вблизи береговой линии. Иллюстрацией сказанного могут служить находки *Zoophycus* в мелководных фациях [2056, 2057]. Ясно, что в большинстве случаев требуется комплексный подход к изучению среды древних бассейнов вне зависимости от того, решается ли частный вопрос или проводятся широкие палеоэкологические исследования. Блестящим примером такого подхода служат работы Р. Ф. Геккера и его соавторов [226, 232, 235 и др.].

Весьма велико и палеонтологическое значение ископаемых следов. Палеонтологи начинают понимать, что их традиционные объекты изучения — остатки организмов — не единственные свидетельства жизни (а часто — не столько жизни, сколько смерти). Подлинными свидетельствами жизни, и прежде всего жизнедеятельности во всем ее многообразии, являются следы, оставленные существовавшими когда-то организмами. По ним можно судить о количестве и разнообразии животных в пределах биотопа, о плотности и динамике популяций, о трофических явлениях и связях. По следам можем расшифровать способы передвижения животных, особенности их поведения в процессе питания и реакции на некоторые экологические факторы. Нередко имеется возможность получить также информацию о морфологии животных, уровне их физической, физиологической и даже психологической организации, а в ряде случаев — об их таксономической принадлежности.

Что касается докембрия, то вполне вероятно, что именно ископаемые следы позволят определить время появления первых бентосных Metazoa в геологической летописи и существенно дополнить историю освоения животным миром морского (а, возможно, и не только морского) дна как местообитания и экологической ниши.

Основное значение для верной интерпретации ископаемых следов имеют данные неоихнологии и актуопалеонтологии. Тем не менее палеоихнологи продолжают испытывать острую нехватку данных о следах современных животных, их образе жизни и поведении. Это объясняется не только малым количеством актуопалеонтологических наблюдений, но и ограниченным числом доступных биотопов: большинство исследований касается самой мелководной прибрежной части моря — литорали. При этом нередко изучаются лишь поверхностные следы, а большая часть структур, образованных ниже поверхности осадка (эндогенных), не учитывается, так как приемы их исследований весьма трудоемки и требуют специального оборудования [1574, 1756].

Большинство ископаемых следов относятся именно к группе эндогенных, так как следы на поверхности осадка обычно расплывались или смывались течением. Интересно, что многие типы эндогенных следов были открыты в ископаемом состоянии задолго до того, как обнаружили их современные аналоги. Возможности детально изучить ископаемые следы в зафиксированном состоянии, их этологическая и экологическая интерпретация позволили экстраполировать в современность некоторые особенности образа жизни и поведения определенных групп животных. Особенно важно это оказалось для биологов, изучающих ныне живущих морских беспозвоночных, населяющих толщу осадка, наблюдать которых в естественных условиях чрезвычайно сложно. Это еще один пример «обратной» связи науки о прошлом с наукой о настоящем.

Для обозначения ископаемых следов при их описании используют бинарную латинскую номенклатуру. Употребляя термины genus и species, исследователи никак не коррелируют их с определенными родами и видами животных. Больше того, одно и то же животное может оставить столь разнообразные следы, что их будут определять как различные виды, а чаще роды. Например, следы покоя трилобитов относят к роду *Rusophycus* Hall, следы ползания в толще осадка — к роду *Crusiana* d'Orb., следы бегания по поверхности — к *Diplichites* Daw и т. д. Вместе с тем совершенно различные животные могут образовывать идентичные следы, которые должны относиться к одному ихнороду. Это положение в номенклатуре ископаемых следов представляется наиболее удачным, поскольку в большинстве случаев продьюсер (организм, оставивший след) — неизвестен. Случаи совместного нахождения ископаемых следов и их продьюсеров очень редки и относятся в основном к скелетной фауне [1250, 2056].

Номенклатурные сложности палеоихнологии тесно связаны с проблемой классификации ископаемых следов. Разнообразие следов, которое может оставить отдельное животное, а также зависимость формы следа от случайных свойств осадка исключают возможность решения классификационных и номенклатурных вопросов так, как это делается с нео- и палеозоологическими объектами.

Действительно, за всю историю палеоихнологических исследований предпринято несколько попыток создания различных классификаций ископаемых следов [201, 231, 1608, 1703]. В их основу были положены: 1) форма ископаемых следов (морфологический подход); 2) характер сохранности и положение следов в осадке (топономический, или стратиномический подход); 3) поведенческая интерпретация ископаемых следов (этологический подход); 4) таксономическая интерпретация следов (таксономический подход); 5) комбинация таксономического, морфологического и топономического подходов.

Морфологический подход к классифицированию ископаемых следов имеет глубокие исторические корни. На ранних этапах раз-

вития палеонтологии, когда многие следы, особенно *U*-образные и цилиндрические ветвящиеся норки, описывались как остатки морских водорослей, чисто морфологический подход к изучению был вполне логичным. И хотя в конце прошлого столетия была выяснена и доказана истинная природа этих окаменелостей [1788, 2000, 2001], позже не раз предпринимались попытки объединить ископаемые следы по общности морфологических особенностей в группы, подобные семействам [145, 1610, 1848, 1876, 2156, 2159], хотя последовательно морфологический подход отличает только классификацию Н. Б. Вассоевича. Одной из последних в ряду морфологических является классификация А. Хоровитца [1607], имеющая некоторое сходство с упомянутой ранее классификацией Ж. Лессертиссера.

Как в одной, так и в другой следы подразделяются на две главные группы: 1) интерстратальные структуры и 2) биотурбации, приуроченные к поверхности напластования. Эти группы в свою очередь подразделяются по форме, структуре, характеру наполнения, размерам и ориентировке. Чисто морфологический подход в изучении ископаемых следов, по-видимому, может быть полезным в случаях, когда неизвестна или малоизвестна природа их признаков или когда существует необходимость проследить изменчивость формы следов, в том числе пространственную и временную. Возможно, именно подробные морфологические классификации, созданные для некоторых групп ископаемых следов, окажутся полезными при решении некоторых вопросов стратиграфии, палеоэкологии и палеонтологии. Тот факт, что большинство из уже имеющихся морфологических классификаций не используется палеоихнологами, вероятно, подтверждает целесообразность разработки не всеобъемлющих морфологических классификаций, а детальных классификаций отдельных групп следов.

Большинство ископаемых следов сохраняется на поверхности раздела литологически разных пород, например между глинами и более грубозернистыми осадками. Последние обычно играют роль скульптурного материала, заполняющего следы, запечатленные в более пластичной глинистой матрице. Это хорошо известно по ископаемым следам, которые встречаются во флишевых толщах на подошвах более грубозернистых кластических пород [1850, 1851]. Однако нередки случаи нахождения следов и на верхней поверхности напластования — верхние биоглифы [206].

Характер сохранности и положение следов по отношению к поверхности раздела литологически разных пород послужили основой для создания топономических (стратиномических) классификаций ископаемых следов. Одна из таких классификаций была разработана А. Зейлахером [2261, 2262, 2267]. Способы образования изображенных форм, их изменения и фоссилизация, отражение в специальной (геологической) терминологии, были продемонстрированы рядом исследователей [1420, 2056, 2267, 2456 и др.]. Делались попытки классифицировать следы на основе их хронологических взаимоотношений с вмещающей породой, в частности на

предепозиционные и постдепозиционные [1850], хотя некоторые формы невозможно отнести ни к одной из этих групп [1703]. Топономическая классификация А. Мартинсона [1922] основана на взаимоотношении скульптурного материала (обычно более грубозернистых пород) и матрицы (обычно глин). Биотурбации на нижней поверхности слоя скульптурного материала относятся к группе Hypichnia, на верхней поверхности — Epichnia, внутри слоя — Endichnia, вне его — Exichnia. От названий этих четырех групп образуются прилагательные, которые используются с обычными описательными морфологическими и экологическими терминами. Классификация А. Мартинсона ценна тем, что при своей лаконичности отражает: 1) положение следов по отношению к скульптурному материалу, 2) механику образования следов, ликвидируя необходимость в параллельном наборе генетических терминов, 3) характер рельефа. Топономические классификации, несомненно, полезны при изучении следов с морфологической и топографической точек зрения, а также для определения характеристик осадконакопления и фоссилизации следов.

Даже невыразительные в таксономическом отношении ископаемые следы позволяют получить большое количество информации о поведении животных, о некоторых наиболее общих их функциях, таких, как, например, передвижение или питание. Поведенческая интерпретация следов, трактующая биологические функции, открыла еще одну возможность их исследований и классификации.

Известная этологическая классификация А. Зейлахера [2261] основана на том, что различные группы животных с одинаковым образом жизни и близкими особенностями поведения оставляют похожие следы, хотя сами животные имеют совершенно различную форму тела. А. Зейлахер различает пять этологических групп, с характерными морфологическими особенностями.

1. Domichnia (жилища) — простые, разветвленные или *U*-образные норки, перпендикулярные или наклонные к поверхности напластования, а также системы нор с горизонтальными и вертикальными компонентами. Более или менее постоянные жилища для большинства фильтратов, ведущих полусидячий образ жизни.

2. Fodinichnia (следы питания) — норки разнообразной формы со шпренгами и без них, располагающиеся под различными углами к поверхности напластования. Более или менее временные норки, созданные грунтоедами, которые использовались ими как жилища, ходы для перемещения и т. п.

3. Pascichnia (следы пастьбы) — сильно извивающиеся полосы и борозды, не пересекающие друг друга, отличающиеся интенсивным использованием поверхности осадка, годного для пастьбы и поедания. Обычно эти следы выглядят как орнаментация поверхности (меандры, «елочки», лабиринты и т. п.).

4. Cubichnia (следы покоя) — изолированные, главным образом мелкие депрессии, очертания которых грубо соответствуют форме продьюсеров. Обычно располагаются параллельно друг другу

в результате ориентировки животных навстречу течению (реотаксис). Возможна вертикальная и горизонтальная повторяемость.

5. Repichnia (следы ползания) — борозды, трековые дорожки, тоннели различных направлений, искривленные и прямолинейные, иногда ветвящиеся, гладкие и со скульптурой.

Эта классификация была намеренно ограничена небольшим количеством категорий, наиболее полезных в функциональном исследовании биотурбаций и палеоэкологических реконструкций. Включение дополнительных категорий в экологическую классификацию следов [1981] не получило признания, и в настоящее время палеоихнологи используют в основном оригинальный вариант классификации А. Зейлахера (рис. 102). Однако нередко нет возможности отнести тот или иной след к определенной группе, поскольку он отражает сразу две функции. Например, на поверхности осадка, окружающего норку-жилище некоторых полихет, обычно видны радиально-лучистые следы проедания ила, таким образом, след в целом должен описываться, как комбинация Domichnia и Pascichnia [1072]. Известны следы, которые интерпретируются как камеры для выведения потомства каллианассид [1473]. Эти следы не находят места в указанной классификации. Кроме того, сложные следы, которые обычно относят к группе Pascichnia (следы пастьбы), отражают подчас самые разные действия. В одном случае — это поедание ила, в другом — создание ловушек для микроорганизмов, мигрирующих в осадке (некоторые мелкие аннелиды роют в песке на литорали плоскоспиральные норки, которые затем повторно используют, поедая диатомовые водоросли и другие микроорганизмы, попавшие в норку с током воды из осадка — своеобразный способ обогащения субстрата необходимой пищей). В третьем случае, как, например, с известной формой Paleodictyon сложная деятельность животных, ведущая к постройке хорошо аэрируемой системы тоннелей в виде сети с шестигранной ячеей, интерпретируется как создание «фермы» для выращивания грибов и других микроорганизмов «к столу» хозяина норки [2272].

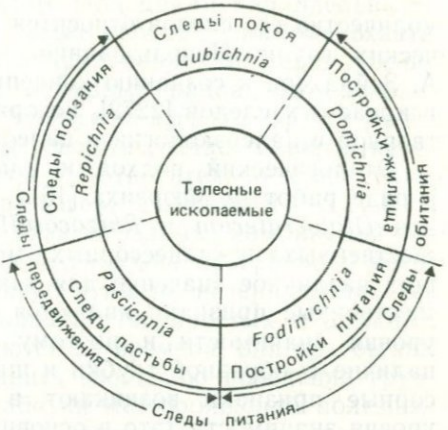


Рис. 102. Экологическая классификация следов жизнедеятельности. *По А. Зейлахеру*

Несмотря на эти сложности, этологическая классификация позволила сравнивать различные ихноценозы на основе ихнологических спектров, а также учитывать, какими этологическими группами представлен тот или иной ихноценоз и какой процент общего

количества его следов относится к каждой из имеющихся этологических групп. Использование методики ихноспектров привело А. Зейлахера к созданию концепции батиметрической зональности ископаемых следов [2272], которая оказалась чрезвычайно плодотворной в палеоэкологии и палеогеографии.

Этологический подход к классификации следов был развит в ряде работ Ф. Фюрзиха [1612, 1613], в которых на примере родов *Diplocraterion* и *Rhizocorallium* предложена концепция «существенных» и «акцессорных» морфологических признаков, имеющих различное значение для таксономии ископаемых следов. Существенные признаки являются результатом поведения высокого уровня значимости и поэтому являются родовыми (например, наличие *U*-образной трубки и шпреитов у *Rhizocorallium*). Акцессорные признаки возникают в результате поведения низкого уровня значимости (это в основном признаки, отражающие разнообразные реакции организмов на физические и химические явления в окружающей среде) и должны использоваться для классификации следов на видовом уровне. Недостаточно разработана в этой концепции проблема выбора легко различимых и устойчивых акцессорных признаков, которые не должны быть результатом седиментационных и постгенетических явлений. Эта процедура в значительной мере субъективна.

Создание иерархической классификации следов, по-видимому, принципиально невозможно. Необходимо искать другие пути. Один из них — изучение поведенческих программ и их эволюции. Это интересное и перспективное направление современной палеоихнологии касается прежде всего морфологически сложных следов группы Pascichnia [1091, 1470, 2271, 2272]. Как правило, траектория движения животных изучается независимо от их таксономической принадлежности. Функции и побудительные стимулы, вызвавшие ту или иную реакцию поведения, нередко игнорируются (часто они выявляются в результате исследования).

Сложность траекторий ископаемых следов, особенно в фациях, отвечающих биотопам со стабильными условиями среды и ограниченными пищевыми ресурсами, давно привлекает внимание палеоихнологов. В качестве основных стимулов, заставлявших грунтоедов использовать сложные поведенческие программы при поедании ила, выдвигалось стремление наиболее полно и оптимально охватывать осадок и не пересекать свой собственный след. Формализация указанных стимулов для компьютера [2127] позволила получить с его помощью многие из траекторий, которые реально наблюдаются при изучении следов с повторяющимися элементами симметрии (меандры, спирали и пр.). Введение в компьютер иных ограничивающих стимулов привело к созданию целого мира «фантастических следов червей» [1621], которые хотя и далеки от реальных следов, но намечают методически интересный путь развития эволюционной этологической палеоихнологии, едва ли не самой увлекательной области изучения ископаемых следов.

Эволюция поведения морского подвижного бентоса, в частности

грунтоедов и детритофагов, вероятно, шла двумя параллельными путями. Первый — возникновение новых простых способов охвата организмами осадка, например, меандрирование, движение по спирали, движение из одной точки в разных радиально расходящихся направлениях и т. п. Эти элементарные пространственные реализации (а мы говорим сейчас только о перемещении организмов в пространстве безотносительно к стимулам и пр.) характеризуются повторением движений одного типа. Второй путь — создание разнообразных комбинаций из двух, очень редко трех простых поведенческих программ, о которых уже сказано (рис. 103). Однако этим не исчерпывается содержание эволюции поведения: большинство простых и сложных поведенческих программ усложняются во времени, они как бы оптимизируются. Интересно сопоставить эволюцию поведения грунтоедов с развитием способов отработки месторождений полезных ископаемых. Оказывается, что и беспозвоночные (даже те, которые жили 600 млн. лет назад!) и человек во многих случаях использовали принципиально сходные приемы охвата пространства.

Следы, отражающие определенные способы охвата пространства, в массовом количестве появились в венде (около 700 млн. лет назад), но следы многоклеточных животных известны и в более древних отложениях. Изучение ископаемых следов, особенно интенсивное за последние 15—20 лет, раскрыло не только их удивительное разнообразие, но и вполне определенную связь их морфологии, которая обусловлена, по-видимому, относительно небольшим набором функций и стимулов, общих для большинства бентосных животных, а также схожими реакциями на воздействие одинаковых экологических факторов.

Это явление, а также существование на протяжении десятков, а иногда и сотен миллионов лет определенных форм следов (меандрических, спиральных, винтообразных, радиально-лучистых и др.), оставленных заведомо различными группами животных, может свидетельствовать об унаследовании поведенческих программ. Наиболее ярко это видно на примере следов пастьбы грунтоедов. Уже в позднем докембрии появляются определенные системы поведения при поедании ила, с помощью которых достигается максимальный и оптимальный охват осадка, насыщенного органическим детритом (рис. 104). На протяжении фанерозоя непрерывно усложняется и оптимизируется поведение грунтоедов в процессе питания путем образования новых систем и в результате сочетания различных поведенческих программ [1091].

Одна из важных задач палеоихнологии — установление наиболее древних ископаемых следов. Здесь исследователи сталкиваются со многими трудностями и прежде всего с проблемой распознавания биогенных структур. Критерии различия органогенных и неорганогенных окаменелостей разработаны весьма слабо [1647]; в данном случае большую пользу принесло бы коллекционирование заведомо абиогенных, но сходных с биогенными образований. Анализ литературы по древнейшим ископаемым следам [144, 1090]

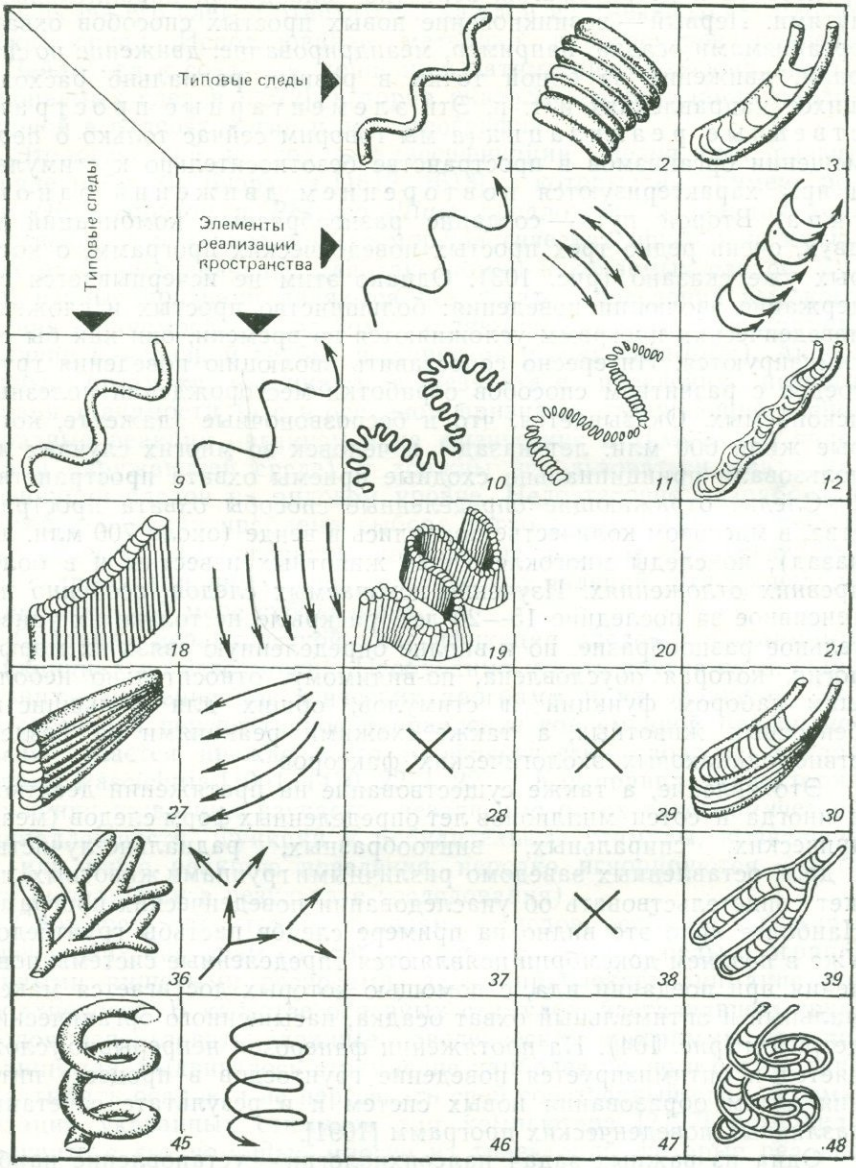
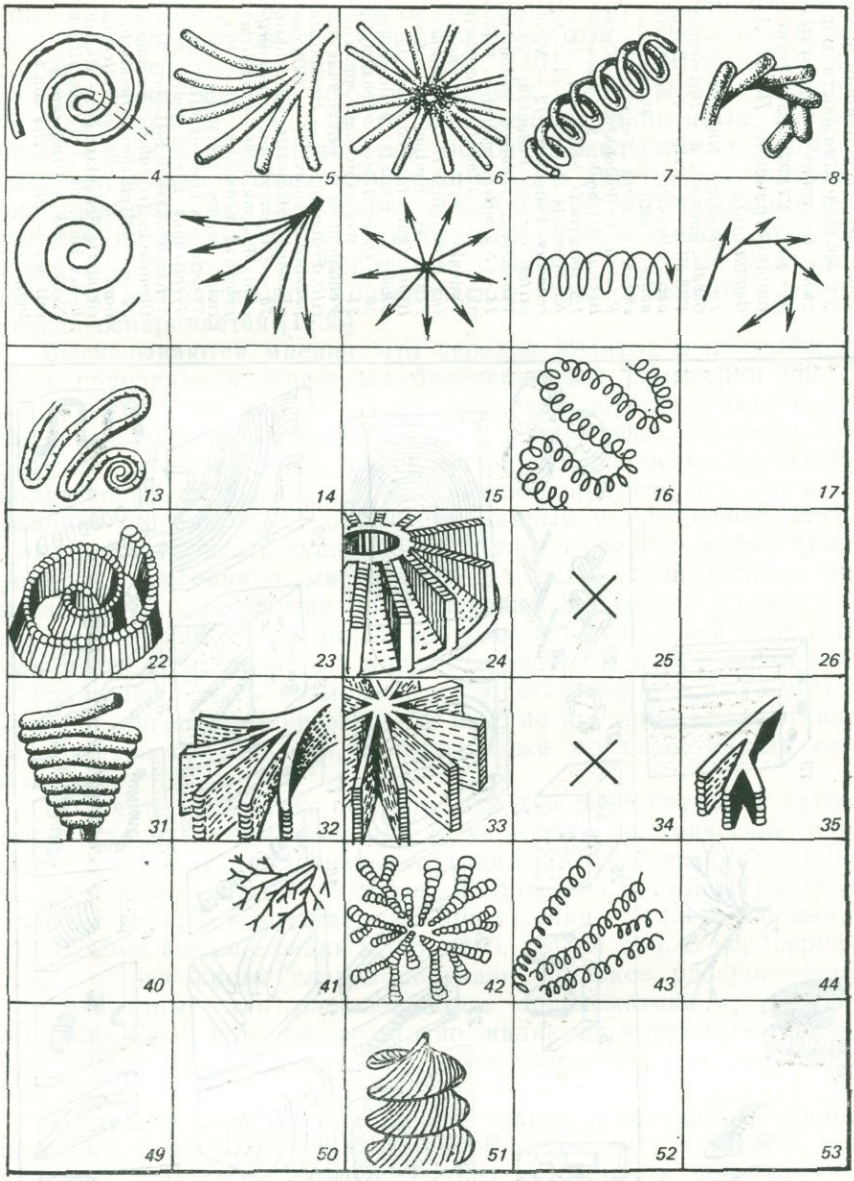


Рис. 103. Возможная классификация ископаемых следов с повторяющимися элементами симметрии. *По М. А. Федонкину.*

Типовые следы и движения, в результате которых эти следы были образованы (ЭПР), обозначены одним номером (верхний ряд — *1—8*, левый ряд — *9, 18, 27, 36, 45*). На пересечении координат указанных ЭПР изображены следы, образовавшиеся путем комбинации двух ЭПР. Перечеркнутые клетки указывают на малую вероятность или запрещенность комбинации соответствующих ЭПР из верхнего и левого рядов, ничем не заполненные — теоретически возможные комбинации.

1, 9 — Cochlichnus; 2 — Palaeopascichnus delicatus; 3 — Rhizocorallium; 4 — Spirodesmos archimedeus; 5 — Oldhamia antiqua; 6 — Asterichnus lawrencensis; 7 — Helicodromites mo-



bilis; *8* — *Phycodes pedum*; *10* — *Cosmorhaphe sinuosa*; *11* — *Palaeopascichnus sinuosus*; *12* — *Rhizocorallium irregulare*; *13* — *Spirophycus bicornis*; *16* — *Helicolithus sampelayoi*; *18* — *Syringomorpha nilssoni*; *19, 22* — *Dictyodora simplex*; *24* — *Hellochone hunsrueckiana*; *27* — *Feichichnus rectus*; *30* — *Vertically retrusivi Rhizocorallium*; *31* — *Asterosoma* (Foom Helicoid Funnel); *32* — *Oldhamia antiqua*; *33* — *Oldhamia radiata*; *35* — «*Small*» *feichichnia*; *36* — *Chondrites furcatus* von Sternberg; *39* — *Rhizocorallium irregulare*; *41* — *Chondrites*; *42* — *Taenidium*; *43* — *Helicolithus*; *45* — *Gyrolithes* Häntzschel; *48* — *Rhizocorallium uliarense*; *51* — *Zoophycos*

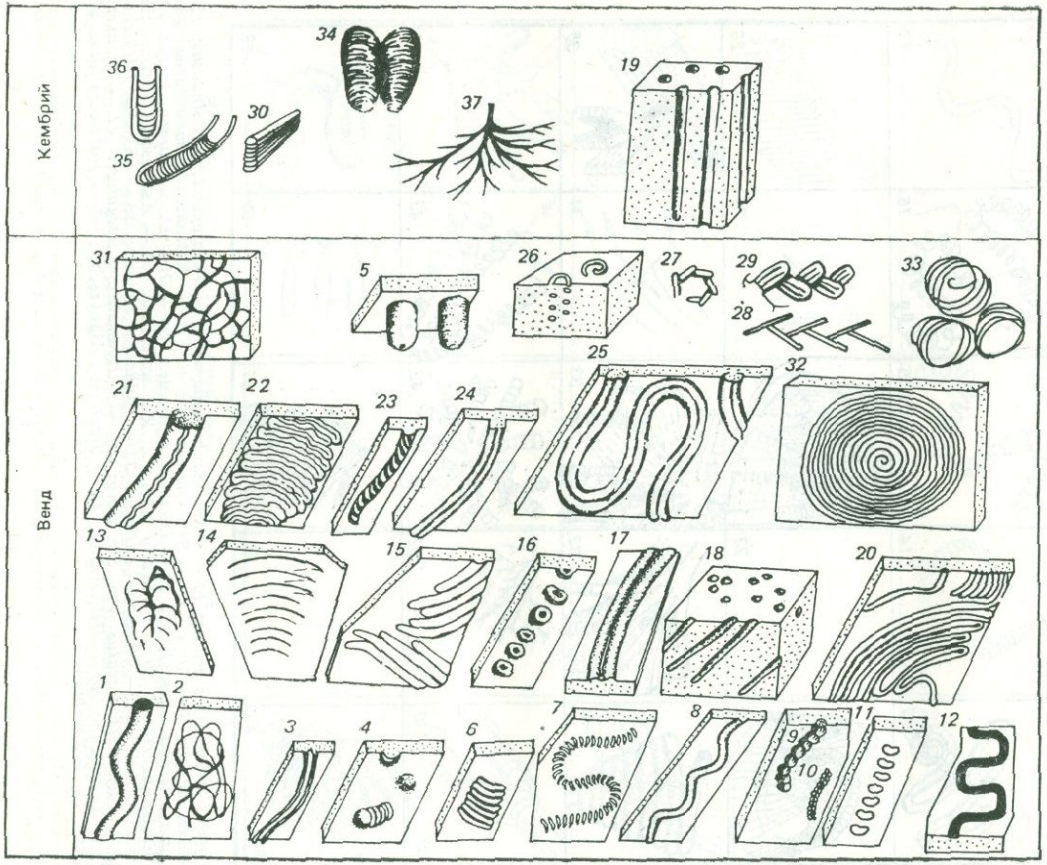


Рис. 104. Древнейшие следы жизнедеятельности морских бентосных животных и их стратиграфическое распространение. *По М. А. Федонкину.*

1 — Planolites Nicholson; *2 — Gordia* Emmons; *3 — Bilinichnus* Fedonkin et Palij; *4 — Bergaueria* Prantl; *5 — Bergaueria major* Palij; *6 — Palaeopascichnus sinuosus* Fedonkin; *7 — P. sinuosus* Fedonkin; *8 — Cochlichnus* Hitchock; *9 — Neonereites uniserialis* Seilachev; *10 — N. biserialis* Seilachev; *11 — N. renarius* Fedonkin; *12 — Neonoxites curvus* Fedonkin; *13 — Vendichnus vendicus* Fedonkin; *14 — Suzmites volutatus* Fedonkin; *15 — Vimenites bacillaris* Fedonkin; *16 — Intrites punctatus* Fedonkin; *17 — Aulichnites Fenton* et Fenton; *18 — Skolithos declinatus* Fedonkin; *19 — Skolites linearis* Haldemann; *20 — Helminthoida* Schafhäutl, *21 — Medvezhichnus pudicum* Fedonkin; *22 — Yelovichnus gracilis* Fedonkin; *23 — Harlaniella podolica* Sokolov; *24 — Didymaulichnus tirasensis* Fedonkin; *25 — Didymaulichnus meanderiformis* Fedonkin; *26 — Gyrolithes polonicus* Fedonkin; *27 — Phycodes pedum* Seilacher; *28 — Treptichnus bifurcus* Miller; *29 — Treptichnus triplex* Palij; *30 — Teichichnus rectus* Seilacher; *31 — Olenichnus irregularis* Fedonkin, *32 — Planispilichnus grandis* Fedonkin; *33 — Protospiralichnus circularis* Fedonkin; *34 — Rusophycus* Hall; *35 — Rlizocorallium* Xenker; *36 — Diplocraterion* Torell; *37 — Chondrites* von Sternberg

показал, что несомненные следы животных, хотя и немногочисленные, установлены уже в среднерифейских отложениях, возраст которых более 1 млрд. лет [801, 1391, 1431, 1636, 2196, 2262], хотя не исключено наличие и более древних следов [1819]. Типология их разнообразна: чаще всего это слепки удлиненных гладких, реже — поперечно-морщинистых норок и желобков, сходных со следами ползания современных аннелид и двустворок, небольшие плоскоспиральные образования *Helminthoidichnites*, которые в последнее время интерпретируются как остатки водорослей [249]. Реже встречаются билатеральные следы и округлые радиально-лучистые образования, органическое происхождение которых иногда оспаривается [1436].

Высказываются мнения, что переход Metazoa к ползанию вызвал появление у животных билатеральной симметрии [60, 327 и др.]. Некоторые исследователи связывают норообразование с возникновением целома, выполнявшего прежде всего опорную функцию (гидростатический скелет), сегментации аннелид и тканей на коллагеновой основе [1427, 1637]. Если допустить, что эти высказывания справедливы, то, судя по данным о древнейших следах, можно предполагать существование уже в среднем рифее билатерально-симметричных многоклеточных целоматной степени организации. В этом случае возникновение Metazoa и их эволюция в доцеломатной стадии могли происходить по крайней мере в раннем рифее, т. е. около 1,5 млрд. лет назад. В то же время мы не в праве исключать возможности существования в глубоком докембрии организмов неизвестной нам, но принципиально отличной от Metazoa организации, которые тоже могли оставлять следы в осадке.

Кроме того, следует помнить, что довольно глубокие крупные норы оставляют в мягком осадке не только целомические животные, но и такие примитивные организмы, как кишечнополостные, например бесскелетные кораллы. Количество и разнообразие следов постепенно возрастает на протяжении позднего докембрия, однако они все еще редки [2186, 2290, 2313 и др.]. В верхнерифейских толщах кроме следов получают широкое распространение комкообразные или палочковидные проблематики группы *Vermiculites* Reitl, которые, возможно, являются копролитами илоядных животных. Их количество резко возрастает к концу докембрия [370].

Венд, по-видимому, был особым этапом в длительном процессе освоения животными дна докембрийского океана. Даже внося поправку на относительно меньшую изученность довендских отложений, можно утверждать, что вендские следы существенно отличаются от следов из более древних толщ. От более древних следов их отличает морфологическая выразительность, сложность строения и разнообразие. Кроме того, в венде значительно возрастает количество следов. Достаточно сказать, что большинство следов, известных в докембрии, относится к венду и его аналогам.

Ископаемые следы, известные из вендских отложений, свидетельствуют о высокой организации вагильного бентоса этой эпохи [803, 1089, 1090, 1576, 1633, 1636]. В толще осадка эти животные передвигались с помощью перистальтических изменений формы всего тела, как современные немертины, аннелиды, сипункулиды и другие, пропуская осадок через пищеварительный тракт. Об этом свидетельствуют следы *Planolites* и *Neonereites* (см. рис. 104). В приповерхностном слое и на поверхности осадка вендские Metazoa передвигались при помощи волн перистальтики, проходящих по центральной части тела, как у современных планарий, хитонов и гастропод (см. рис. 104), реже — при помощи волнообразных изгибаний тела (*Cochliichnus*). Чрезвычайно редки в венде следы передвижения с участием параподий.

В качестве особой черты вендских ихноценозов следует назвать следы с признаками симметрии. Эти следы были образованы в результате повторения однотипных движений илоядными животными для оптимального охвата осадка при передвижении. Животные, продвигаясь вперед, выедали широкую полосу богатого детритом осадка, чередуя крутые правые и левые повороты (*Nenoxites, Palaeopascichnus* и т. п.). Подобные следы широко распространены в вендских отложениях различных регионов и свидетельствуют о явном усложнении поведения грунтоедов в процессе питания в вендскую эпоху.

Наибольший интерес представляют те отложения венда, в которых наряду со следами встречаются отпечатки бесскелетной фауны [483, 756, 808, 983, 1092, 1639]. Как правило, эти животные таксономически никак не соотносятся со следами, так как представлены в основном нектонными формами — различными медузами, примитивными червями, редкими аннелидами и членистоногими и многочисленными седентарными (колониальными и одиночными полипами). Вагильный бентос, представленный, вероятно, аннелидами и моллюсками, судя по следам, в общем отличает более высокий уровень организации при значительно меньшем морфологическом разнообразии. Причины этих различий, если верна интерпретация следов, возможно, состоят в специфически направленной и относительно ускоренной эволюции вагильного бентоса по сравнению с пелагическими формами, хотя не исключено, что бентос имеет значительно более долгую историю развития, чем пелагические Metazoa. Этому не противоречат и находки следов в довендских отложениях, в которых пока не обнаружено достоверных отпечатков животных. Вполне вероятно, что мы не умеем диагностировать их или, как предполагает Б. С. Соколов [985, 986], биохимические функции выделения защитных склеропротеинов у древнейших многоклеточных были недостаточно развиты, поэтому из-за слабой уплотненности покровных образований продьюсеры древнейших ископаемых следов не могли сохраниться в виде отпечатков.

Поразительная смена характера ихноценозов наблюдается на границе венда и нижнего кембрия. В общем она характеризуется

более высокой степенью биологической переработки осадка, значительным разнообразием следов и широким развитием сложных следов питания, среди которых наряду с субгоризонтальными и неглубокими (как в докембрии) появляются вертикально ориентированные «двухмерные» и «трехмерные» системы, не свойственные докембрийским ихноценозам (см. рис. 104).

Одна из характерных черт большинства форм ископаемых следов — широкий диапазон их стратиграфического распространения [1876, 2267, 2268]. Однако существуют и такие ихнороды, которые являются или могут служить руководящими формами при определении возраста отложений, например следы ползания трилобитов (*Crusiana*). В толщах неопределенного возраста, где отсутствуют обычные (телесные) окаменелости, нередко встречаются многочисленные и разнообразные следы. Они успешно используются как для определения возраста, так и для корреляции разрезов [1465—1467, 1469, 2264, 2270].

В палеозойских отложениях ископаемые следы наиболее многочисленны в мелководных песчано-глинистых фациях. В мезозойских и кайнозойских толщах наибольшее разнообразие, наоборот, характерно для глубоководных дистальных турбидитов, обычно бедных телесными окаменелостями [1469]. Особенно богаты палеоихнологическими объектами флишевые отложения [201, 202, 1850, 1851 и др.]. Они изобилуют разнообразными, морфологически сложными следами, дающими важный материал для размышлений о колонизации относительно глубоководных зон моря, подверженных периодическим воздействиям турбидитных потоков, о выработке у беспозвоночных организмов стереотипов поведения, устойчивых на протяжении очень длительного геологического времени, тогда как морская и наземная биоты претерпели колоссальные и неоднократные изменения.

Смещение количества и разнообразия следов в сторону более глубоководных фаций, которое наблюдается на протяжении фанерозоя, безусловно, отражает ход колонизации дна океанов бентосными животными [1468]. Этот процесс шел непрерывно, начиная с позднего докембрия, и сопровождался скачками на некоторых его этапах, в частности, на границе докембрия и кембрия, в ордовике и в позднем мезозое. Восстановление истории освоения организмами дна Мирового океана по палеоихнологическим данным является одной из актуальных, но пока мало разработанных палеобиологических проблем.

Нередко слои с определенными следами, например, с длинными вертикальными норками (*Skolithos*) или *U*-образными норками (*Diplocraterion*) служат великолепными маркерами и прослеживаются на десятки километров при небольшой мощности слоя. Это явление связано с тем, что многие следы имеют узкую фациальную приуроченность.

В тектонически осложненных районах ископаемые следы часто служат указателями подошвы и кровли пласта, степени сжатия пород и характера их деформации.

3.3. ТАФОНОМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Палеонтология, хотя и занимается организмами, но отличается от дисциплин биологического цикла тем, что она имеет дело не непосредственно с организмами и их сообществами, а с остатками организмов и их посмертными захоронениями, прошедшими через сложные процессы преобразования. Изучение захоронений, их формирования и структуры входят в задачу тафономии.

Термин «тафономия» (от греч. *taphos* — могила, захоронение и *nomos* — закон) появился недавно [361]. Но тафономические исследования (хотя так они и не назывались) проводились еще до возникновения палеонтологии как особой дисциплины. В сущности, старые споры о том, являются ли остатки ископаемых организмов естественными захоронениями или оказались на месте находки случайно (например, занесены пилигримами), касались именно тафономической проблемы. После того как натуралисты осознали полностью, что окаменелости — это не игра природы, а остатки некогда живших существ (окончательно это было установлено лишь в XVIII в.), тафономические вопросы стали непременным, хотя и попутным компонентом палеонтологических исследований. Разумеется, тафономические наблюдения долгое время были отрывочными и примитивными. Особое внимание в течение десятков лет привлекала предполагавшаяся связь захоронений остатков организмов со Всемирным потопом. И лишь позже стала ясной их разновозрастность и отсутствие какой-либо связи древнейших захоронений с несуществовавшим в действительности потопом.

В палеонтологической литературе прошлого века мы встречаем результаты довольно детальных тафономических наблюдений, особенно в палеоботанике. Сильный толчок развитию тафономии был дан экологическими исследованиями современных организмов. Постепенно тафономия обрела собственные понятия, термины, методы и направления исследований, появились специальные тафономические публикации. Таким образом, оформилось новое научное направление, которое И. Вайгельт в 1927 г. назвал биостратономией [2464]; точнее было бы название биостратиномия (от греч. биос — жизнь и лат. stratum — слой [1868]). В задачу этой дисциплины, по И. Вайгельту, входит изучение пространственного размещения остатков организмов в слое вмещающей породы. Раздел палеонтологии, изучающий гибель организмов и ее причины, И. Вайгельт назвал некрологией. Еще раньше В. Дееке [1488] издал целую сводку по процессам фоссилизации органических остатков. Тогда же Э. Верфер [2480] в работе о захоронении остатков лабиринтодонтов в нижнем триасе у Бадена изложил комплекс методических приемов по изучению генезиса захоронений.

В значительной мере тафономическими были многочисленные исследования по составу, условиям залегания и происхождению горючих ископаемых, особенно углей и горючих сланцев. Эти исследования захватывали и растительные остатки в торфах, углях

и угленосных толщах. Они довольно интенсивно развивались еще в прошлом веке (особенно в работах К. Гранд'Эри), а затем были резюмированы в ряде обстоятельных сводок [389 и др.]. Примечательно, что ранние тафономические исследования палеоботаников не были оценены в должной мере палеозоологами, внимание которых тафономия привлекла значительно позже.

Актуалистические наблюдения в тафономических целях также выполнялись еще в прошлом веке, но стали систематическими и оформились в самостоятельное направление позже, когда Р. Рихтер [2157] ввел термин «актуопалеонтология». В этой дисциплине он выделил четыре раздела в соответствии с наметившимися к тому времени представлениями об основных этапах формирования местонахождений: а) причины гибели и ее непосредственные последствия — танатология; б) перенос органических остатков — комидология; в) захоронение — биостратономия и г) изменение трупов животных вплоть до диагенеза — некрология. Начиная с 20-х годов на созданной по инициативе Р. Рихтера Зенкенбергской станции морской геологии был проведен большой объем исследований процессов захоронения как беспозвоночных, так и позвоночных животных Северного моря.

Наиболее полно очертил круг проблем, связанных с тафономией, И. А. Ефремов. Предложенное им наименование «тафономия» укоренилось в 40—50-е годы нашего столетия. Возросло число работ по тафономии как отдельных групп, так и целых ископаемых биот [448], методике изучения местонахождений, теоретическим вопросам — понятиям, терминам, принципам классификации и др. Тафономические процессы рассматривались с позиций теории информации [522, 1868, 2361]. Вопросы тафономии вошли во все палеоэкологические работы, особенно в крупные сводки [226, 301, 520, 2173 и др.]. Были опубликованы крупные работы специально тафономического содержания [362, 1243, 1979, 1984]. Среди актуопалеонтологических работ выделяется капитальная сводка В. Шефера [2212], ученика Р. Рихтера, резюмирующая многолетние исследования захоронений морских животных. В последние десятилетия тафономические работы охватили практически все группы организмов и типы отложений. Их обзору и характеристике современного состояния тафономии посвящена книга одного из авторов [1243].

ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ ТАФОНОМИИ

И. А. Ефремов [361] под тафономией понимал учение о закономерностях перехода органических остатков из биосферы в литосферу в результате совокупности биологических и геологических процессов. В тафономии рассматриваются, с одной стороны, причины массовой гибели организмов, перенос, разрушение и распределение их остатков в осадке, диагенетические изменения остатков в земной коре и другие явления, которые, как правило, лежат вне поля зрения палеонтолога при его обычных (морфологических,

филогенетических и др.) исследованиях, а с другой стороны — процессы формирования и распределения современных, в первую очередь биогенных осадков, образования и изменения породы, что является предметом изучения седиментолога и литолога. Таким образом, для тафономии характерен комплексный подход исследований, основанный на биологических, палеонтологических, палеоэкологических, гидробиологических, седиментологических, литологических, геохимических и других данных. Она как бы объединяет биостратономию И. Вайгельта и учение о фоссилизации В. Дееке.

Как следует из определения тафономии, главной ее проблемой является изучение процессов захоронения остатков организмов в биосфере и восстановление условий формирования их местонахождений в литосфере. Так как процесс перехода посмертных остатков организмов из биосферы в литосферу происходит в результате взаимодействия биологических и геологических явлений, а превращение захороненных остатков в окаменелости протекает под воздействием геохимического и других факторов, то можно представить всю сложность решения главной проблемы тафономии, слагающейся из целого ряда задач: 1) изучения условий и характера посмертного разрушения, переноса, распределения и захоронения остатков современных организмов в различных обстановках; 2) восстановления характера динамической переработки и сохранения остатков организмов в процессе их фоссилизации в земной коре и 3) изучения условий изменения окаменелостей в зоне поверхностного выветривания. Важными задачами также являются: совершенствование как общей, так и частных методик тафономического анализа; разработка тафономической классификации местонахождений и упорядочение терминологии.

Основной единицей тафономической классификации служит «захоронение» — «слой или часть слоя с остатками растений или животных» [520, с. 70].

Весь сложный путь остатков от момента гибели организмов в биосфере через их захоронение и фоссилизацию в литосфере и до момента их разрушения вновь в биосфере можно назвать тафономическим циклом [1243]. В его объеме выделяются четыре главных этапа, причем первые три являются основными в едином процессе образования местонахождений. На каждом этапе остатки организмов подвергаются воздействию определенных процессов, причем большинство из них действует не только в течение одного этапа, но начинает оказывать влияние в предшествующем или продолжает свою «работу» на последующем этапе, что обусловлено взаимосвязанностью процессов.

Тафономический цикл — образование, сохранение и разрушение местонахождения — может быть полностью завершен только при определенных условиях.

1. Этапы должны последовательно сменять друг друга (особенно важна последовательность первых трех этапов); выпадение хотя бы одного этапа ведет к нарушению всего цикла.

2. Смена трех этапов должна быть геологически одновременной. Если скопления остатков организмов, сформировавшиеся в биосфере (I этап), не будут быстро захоронены в осадке (II этап), то они неминуемо подвергнутся полному разрушению химическим, биохимическим или механическим путем. Если погребенные остатки не будут быстро фоссилизированы (III этап), то химические и физические процессы приведут их также к полному уничтожению.

3. Остатки организмов должны находиться в земной коре длительное время. Промежуток времени между III и IV этапами должен быть как можно большим, чтобы остатки, заключенные в толще породы, подверглись полной фоссилизации, т. е. превратились в окаменелости.

4. На IV этапе местонахождение должно быть выведено на дневную поверхность в результате горообразования и размыва покрывающих толщ. Небольшая выборка окаменелостей из местонахождения может быть также получена с керном при бурении скважин как на суше, так и в море.

5. На каждом этапе образования местонахождений в природе должны иметь место благоприятные стечения обстоятельств (совпадения, по И. А. Ефремову), как в биосфере, так и в литосфере, обусловленные первичными или вторичными факторами.

Большое значение для понимания как всего хода формирования местонахождений, так и процессов, действующих на определенных этапах тафономического цикла, имеет разработанное И. А. Ефремовым положение о выборочности. Оно основано на том, что каждый этап общего цикла образования местонахождения обладает своими решетками, под которыми понимается комплекс факторов внешней среды, воздействующих на остатки организмов или благоприятно (сохраняя и пропуская их на следующую ступень преобразования) или неблагоприятно (уничтожая их на каком-либо из этапов). На каждом этапе доминирующую роль играет определенный комплекс факторов.

Первый этап — подготовка исходного материала в биосфере. Решающая роль принадлежит здесь биологическим факторам, в первую очередь составу, количеству, динамике среды, распределению и плотности населения, массовой гибели организмов, первичной концентрации посмертных остатков, характеру химического и минерального состава организмов. Существенную роль в уничтожении скоплений посмертных остатков организмов на данном этапе играют также факторы биохимический (разложение органики) и химический (растворение минеральных скелетов), которые идут, как правило, под контролем климатического фактора.

Второй этап — перераспределение исходного комплекса остатков, его аккумуляция и захоронение в осадке — характеризуется наиболее сложным спектром разнообразных факторов. Доминирующую роль начинают играть физические, особенно механические факторы, обусловливающие перенос и переработку исходных остатков. Продолжают действовать биохимический и химический

факторы. Вступают в цикл также и геологические факторы (тип бассейна, скорость и характер осадконакопления, состав и структура отложений и т. д.).

Третий этап — фоссилизация захороненных остатков. На этом этапе на первый план выдвигаются физические и геохимические факторы, приводящие к диагенетическим превращениям вещества остатков под воздействием больших давлений и высоких температур в связи с погружением на большие глубины. Степень преобразования остатков здесь зависит от тектонических условий, скорости литификации осадка, степени минерализации иловых и поровых вод и т. д. На переработку первичного органического материала на данном этапе продолжает также оказывать большое влияние биохимический фактор. Непременным условием для данного этапа является длительность воздействия всей совокупности процессов, поэтому время может рассматриваться здесь как один из главных факторов образования местонахождений.

Последний, четвертый этап — изменение и разрушение окаменелостей в зоне гипергенеза. На первое место вновь выходят такие факторы, как химический (растворение и замещение) и физический (механическая деструкция окаменелостей).

В результате неоднократного воздействия на исходные посмертные остатки организмов всех перечисленных факторов практически от начала до конца тафономического цикла происходит постепенное и устойчивое сокращение их общей массы, сопровождающееся изменением химического и минерального состава остатков, искажением количественных и качественных соотношений организмов, установившихся в прижизненном палеосообществе на соответствующем участке суши или моря.

Нарушение последовательности этапов тафономического цикла, отсутствие того или иного благоприятного условия или совпадения на каждом этапе, выборочность деструкции, захоронения и фоссилизации — все это в совокупности и определяет неполноту геологической летописи.

Для обозначения скопления живых и мертвых организмов и их фрагментов, места их жизни, смерти и погребения были введены многочисленные термины [см. обзор 1243]. Скопление мертвых организмов Э. Васмунд [2455] назвал танатоценозом, а место их смерти — танатотопом. Аллохтонные танатоценозы, т. е. скопления организмов или их частей, перемещенные к месту захоронения, В. Квенштедт [2114] назвал тафоценозом. Одновременно появилось эквивалентное понятие некроценоза — ископаемого болотного биоценоза [2324]. В. А. Красилов [520] считает тафоценозом вообще совокупность остатков, содержащихся в захоронении, не уточняя их алло- или автохтонности. Скопление окаменелостей в слое предложено называть ориктоценозом [295]. Этот термин широко вошел в литературу. Его палеоботанический вариант — фитоориктоценоз — М. В. Ошуркова [792, с. 4] определяет как «совокупность фоссилизированных микро- и макроскопических остатков растений, захороненных в определенных фациальных ус-

ловиях и приуроченных к конкретной литологической разности пород».

В. А. Собецкий [972] предложил для скоплений ископаемых другой термин — ориктокомплекс, поскольку термин «ценоз» подразумевает жизненно важные связи внутри современных сообществ организмов. По тем же соображениям он ввел термин «танатомасса» вместо термина «танатоценоз». А. Мюллер [1982] выделил два типа ископаемых танатоценозов: автохтонный, образованный из некроценотического танатоценоза, и аллохтонный, образованный за счет тафоценотического танатоценоза. Псевдоценозом названы скопления продуктов специфического цикла жизнедеятельности, например, панцирей членистоногих, продуктов линьки, листьев и пыльцы [1920, 1921]. Несколько раньше Л. Ш. Давиташвили [295] называл подобные остатки мероценозом. Ихноценоз — это сообщество следов жизнедеятельности [1876]. Х. Бёгер [1354] предложил называть тафоценозом аллохтонный танатоценоз. Этим же термином он обозначает переотложенные остатки организмов. Автохтонные танатоценозы он, как В. В. Друщиц и В. В. Меннер [347], называет некроценозами.

Говоря о тафоценозах, ориктоценозах и других типах ассоциаций ископаемых в захоронении, палеонтологи обычно не оговаривают, а часто может быть и не осознают важного обстоятельства: они имеют дело не со всеми организмами, имеющимися в захоронении, а лишь с выборкой. Чаще всего эта выборка таксономическая. Специалист по тетраподам изучает ассоциацию позвоночных, пропуская остатки растений и остракод, палеоботаник имеет в виду лишь растения и т. д. Нередко основанием выбора остатков для тафономического изучения служит их размер (например, раздельно изучается микро- и макрофоссилии) или техника их извлечения (мацерация породы в определенной жидкости, сепарирование по плотности, отбор остатков прямо на обнажении).

Сколько-нибудь полного анализа всех органических остатков, имеющихся в захоронении, почти никогда не делают. Предпринимались попытки комплексного изучения отдельных местонахождений, но и в этих случаях многие группы остатков выпадали из рассмотрения (например, остатки бактерий и грибов).

Тафономические объекты можно разбить на два класса. С одной стороны, это ископаемые остатки, давно захороненные в породах и являющиеся объектами любых иных палеонтологических исследований. С другой стороны, это современные или недавно жившие организмы, попадающие в захоронения на наших глазах или захороненные недавно, так что обстановка захоронения не успела измениться настолько, чтобы нуждаться в специальной реконструкции. Изучением таких захоронений занимается актуопалеонтология. Разновидностью ее можно считать экспериментальную тафономию, т. е. изучение процессов фоссилизации и деструкции, формирования захоронений на специально подобранных, порой даже искусственных объектах.

При изучении захоронений палеонтологу (актуопалеонтологу) приходится заниматься тафономией индивидов и тафономией сообществ (сравни деление экологии на аут- и синэкологию).

Тафономия индивидов. Изучает обстоятельства смерти, фоссилизации отдельных частей и деструкции остатков. Эти исследования в большей или меньшей мере выполняются палеонтологами при обычных морфологических и таксономических исследованиях, когда они реконструируют недостающие части, воссоздают прижизненный облик индивида, пытаются выяснить, можно ли считать данный признак прижизненным или обусловленным дефектами сохранности.

Обстоятельства смерти организмов важно знать для аут- и синэкологических реконструкций. Иногда на остатках организмов наблюдаются явные признаки старения. У раковинных морских беспозвоночных (моллюсков, брахиопод) к старости нарушается периодичность в нарастании раковины, резко меняется скульптура и прочие детали. Имеются документы смерти от хищников. Так, в полостях желудков акул и ихтиозавров находили остатки белемнитов.

Большие скопления озерных животных на отдельных плоскостях напластования считаются свидетельствами заморов. Резкие изменения температуры и солености вод ведут к массовой смерти обитателей.

Так, суровой зимой 1962—1963 гг. у северных берегов Западной Европы произошло катастрофическое вымирание литоральных и мелководных сублиторальных животных. Последствия этого вымирания чувствовались 5—6 лет [1259]. Известна высокая смертность микропланктона теплых течений при встрече их с холодными водами высоких широт.

Показательна история неогеновой фауны Средиземного моря. В периоды океанизации (отложения илов) пелагиаль населял типично океанический планктон. В моменты изоляции, обмеления и осолонения (отложение эвапоритов) океаническая фауна быстро вымирала, сменялась галофильными моллюсками [1757]. Массовая катастрофическая гибель донной фауны на ограниченной площади может произойти из-за извержения вулкана. Так, после извержения на о. Десепшен (Южно-Шотландские о-ва) донные животные в бухте Порт Фостер систематически не обнаруживались дночерпателями и драгами. Гибель животных была вызвана накоплением 30-сантиметрового слоя пепла на дне, повышением температуры и наличием ядовитых газов [1280]. Смертность животных резко увеличивается при падении содержания кислорода в воде (anoxic events).

Процессам фоссилизации посвящена большая литература, и среди нее обзоры [1243, 2235]. Особенно детально они изучались у ископаемых растений, для которых знание типа фоссилизации иногда необходимо для принятия правильного таксономического решения (см. 4.1). Тип фоссилизации определяет и выбор исследовательской техники, например, изготовление пришлифовок,

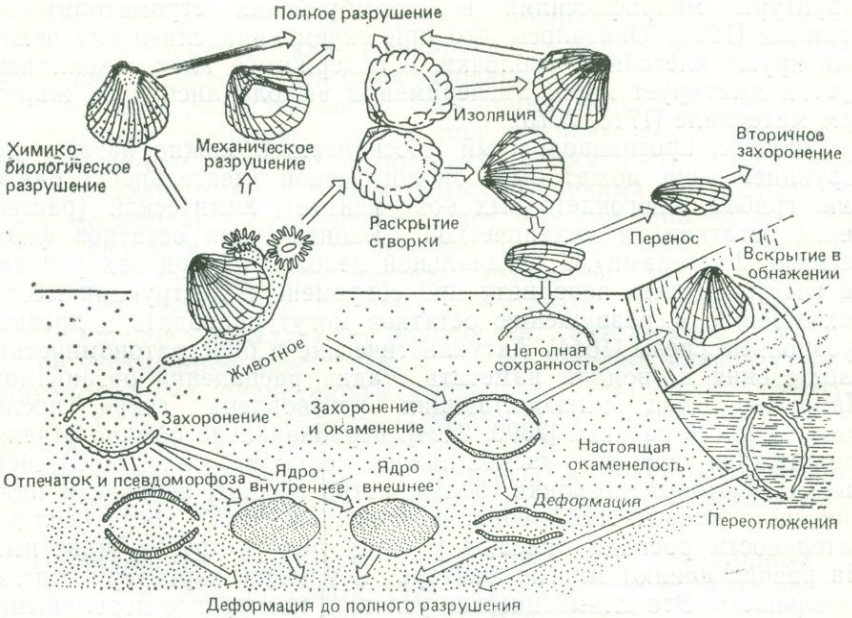


Рис. 105. Варианты послесмертных превращений раковины двустворчатого моллюска. *По Э. Тениус из А. М. Циглера*

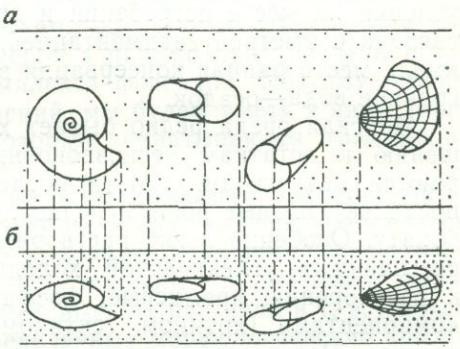


Рис. 106. Уплотнение породы (*а*) и вызванная этим деформация (*б*) окаменелостей. *По А. М. Циглеру*

шлифов, микротомных срезов, получение слепков с полостей и др.; см. подробнее [683, 864].

Процессы фоссилизации изучаются путем сравнения остатков, испытавших разные степени преобразования исходных структур, при этом широко используются сведения о постседиментационных преобразованиях осадочных пород (рис. 105, 106). В некоторых случаях проводят эксперименты с искусственной фоссилизацией организмов. Например, Т. М. Гаррис [1708] поджаривал современные семена и затем их мацерировал, чтобы установить устойчивость отдельных оболочек к мацерации в зависимости от степени обугливания. Экспериментальное окремнение синезеленых водорослей оказалось важным для правильной интерпретации

структуры микрофоссилий в докембрийских строматолитовых кремнях [1603]. Оказалось, что при окремнении слизистые чехлы имитируют клеточные оболочки, а содержимое клеток коллапсирует и имитирует ядро. Эксперименты выполнялись и на животном материале [1718, 2076].

Процесс, противоположный фоссилизации, можно назвать деструкцией. Она может быть биологической (деятельность бактерий, грибов, многоклеточных консументов), химической (растворение остатков) и механической (дезинтеграция остатков физическими факторами). С изначальной неполнотой при захоронении не следует путать неполноту при современной деструкции местонахождений. К разрушению остатков могут приводить и древние эрозионные срезы [1044]. Актуалистические и биостратономические наблюдения позволили наметить стадии распадения организмов. Например, для млекопитающих установлена такая последовательность распада [2390, 2464]: первоначально обычно отделяется нижняя челюсть — «закон нижней челюсти», затем череп, шейные и хвостовые позвонки, большинство фаланг, верхние и нижние части конечностей, ребра, позвоночный столб. Иные последовательности распада описаны у птиц, рыб и других животных. На распад влияют многие факторы, меняющие характер последовательности. Это климатические условия, посмертное перемещение остатков, деятельность хищников и трупоедов, гидродинамические условия на месте погребения и др. Обычно хорошая сохранность связана с быстрой седиментацией, но иногда и с медленной, если имела место ранняя консервация в сингенетических конкрециях на границе вода—осадок.

Морская среда редко бывает химически нейтральной по отношению к остаткам беспозвоночных. Пустые раковины растворяются как на дне, так и после погребения в мягком осадке, поскольку иловые воды нередко агрессивны по отношению к карбонату. Особенно легко растворяются карбонатные скелеты в пересыщенных углекислотой холодных водах. Наиболее стойки к растворению кремневые, фосфатные и богатые органическими компонентами (хитином, тектином, спонгином) скелеты беспозвоночных. Растворению подвергаются и окаменелости (иногда на их месте образуются пустоты). Экспериментальные исследования показали избирательность механического разрушения беспозвоночных (гастропод, кораллов, морских ежей, мшанок) и известковых водорослей. Деструкция растений при захоронении изучена более систематически, но лишь в отношении таких скоплений растительных остатков, которые дают начало торфу (а затем и углю), и применительно к деструкции тканей. Для растений в большей мере, чем для животных, характерно прижизненное отделение большого количества частей (листьев, семян, пыльцы, коры и др.). Совместное захоронение частей учитывается при реконструкции прижизненного сочетания частей и общего облика растений (см. подробнее 1.4).

Тафономия сообществ. Изучает не сохранность отдельных ин-

дивидов или их дисперсных частей, а обнаруженные в породе ассоциации ископаемых, классифицирует эти ассоциации по разным признакам, выявляет пути их образования.

Нами уже рассматривались некоторые понятия, относящиеся к тафономии сообществ. То, что при тафономическом исследовании мы имеем дело не с полными совокупностями фоссилий, данного захоронения, а с некоторыми выборками, не учитывается при классификации захоронений. Определенные типы захоронений всегда вводятся лишь для той выборки фоссилий, с которой имеет дело данный исследователь. Например, когда говорится о том, что сообщество рифовых известняков, состоящее из скелетов мшанок, кораллов и водорослей, автохтонное, то просто не учитывается присутствие в тех же породах микрофоссилий, принадлежащих планктонным организмам. Наоборот, совокупность костей и фрагментарных растительных остатков в русловых песчаниках может описываться как аллохтонная, хотя в том же слое могут встречаться не подвергшиеся переносу раковины двустворок и бактериальная флора, развившаяся в осадке после его накопления.

По-видимому, полностью аллохтонных или автохтонных захоронений вообще не бывает. Об аллохтонности и автохтонности можно говорить лишь в отношении интересующих нас организмов. Поэтому пока нельзя говорить о классификации захоронений как таковых. Мы просто не располагаем достаточным количеством таких местонахождений и захоронений в них, которые изучены с извлечением всего доступного комплекса фоссилий. Поэтому говоря далее о классификации захоронений, мы будем иметь в виду лишь те компоненты захоронений, которые захватываются традиционными методами сбора фоссилий.

Даже при таком ограничении классификации захоронений — очень трудная задача. Захоронения могут классифицироваться по разным основаниям. Можно учитывать таксономическую принадлежность фоссилий и выделять захоронения диатомей, фораминифер, двустворок, позвоночных, высших растений и т. д. Иногда в захоронении встречаются определенные морфологические компоненты организмов, так что получаются захоронения зубов акул, листьев (например, листовые кровли), древесных стволов. При этом используются термины, относящиеся к размерности фоссилий (комплексы микрофауны или миоспор). Учитываются количественные пропорции таксонов в захоронениях (моно-, олиго- и полидоминантные захоронения).

Наибольшее значение в классификации захоронений обычно придается транспортировке и сортировке остатков. Именно такой смысл придается перечисленным выше типам сообществ — танатоценозу, тафоценозу и др. Требующиеся для этого реконструкции обстановок, в которых формировались захоронения, всегда страдают гипотетичностью. В общем случае те классификации, которые требуют сложных реконструкций, менее объективны и им должны предшествовать более простые и более объективные

классификации, тесно связанные с непосредственными наблюдениями. Однако было бы ошибкой требовать строгого разграничения наблюдаемых и реконструируемых признаков захоронений и соответственно структурных и генетических классификаций [520, 825, 1151]. Дело в том, что сама классификация захоронений по признакам, считающимся непосредственно наблюдаемыми,— окатанность обломков, частота встречаемости таксонов и другие, требует введения оценок, которые могут быть весьма субъективными. Например, при сравнении окатанности и фрагментированности остатков в разных захоронениях важно учитывать потенциальную устойчивость данных частей к деструкции. Ясно, что надо сравнивать части, близкие по такой устойчивости, а оценка этой близости неизбежно субъективна. С другой стороны, можно назвать очень сложные экосистемы, легко распознаваемые непосредственно на обнажении (устричная банка, кораллово-мшанковый риф и т. п.).

Учитывая возможность классификации захоронений по разным основаниям, общая классификация захоронений, которая пока не создана, должна быть многомерной. Её придется строить так, чтобы каждое конкретное захоронение попадало одновременно в разные классификационные ячейки, как это и принято в тафономических исследованиях. Например, известное Павлодарское местонахождение гиппариновой фауны характеризуется одновременно как аллохтонное, аллювиальное и полидоминантное. Каждая из этих характеристик одновременно является классификационной ячейкой.

В тафономической литературе разные группы критериев часто смешиваются и подменяют друг друга. Например, Г. П. Радченко [851] выделял шесть типов тафоценозов, отличающихся по удаленности захоронения от материнского фитоценоза и по участию в захоронении компонентов разных фитоценозов. При этом он допускал возможность распознавать по виду остатков, откуда они принесены — с верховьев речной долины или со склона близлежащей возвышенности. О несостоятельности этой и подобных классификаций уже шла речь в литературе [520, 643].

О том, как конкретно организуется исследование тафономии сообществ, писали многие исследователи; см. подробнее [1243]. Самая общая программа исследования разработана И. А. Ефремовым [362] преимущественно для захоронений наземных позвоночных. В целом в основе исследования лежат полевые наблюдения с последующей обработкой материала, широким привлечением данных фациального анализа, литологии, петрографии, палеоэкологии и других дисциплин. Палеоэкология нередко оказывается частью тафономических исследований, прежде чем получает от них интересующие ее данные. Существенным моментом при интерпретации материала является выбор актуалистической модели.

Изучение начинается с выяснения позиции захоронения в разрезе в стратиграфическом и фациальном отношениях. Детально описывается нужная часть разреза, вплоть до выявления мелких

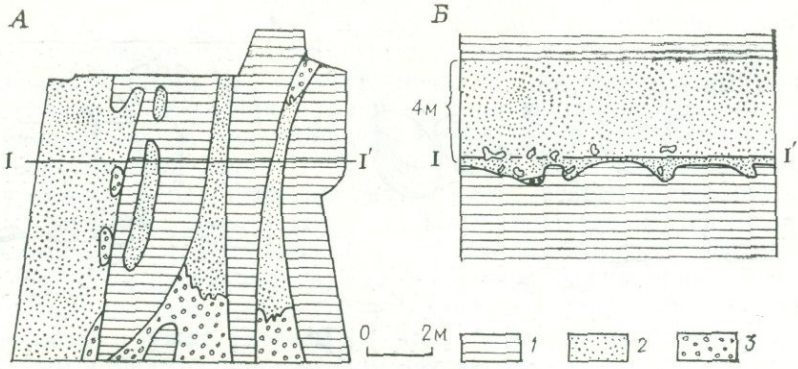


Рис. 107. План (*А*) и разрез (*Б*) местонахождения Букобай со среднетриасовыми позвоночными в букобайской свите Соль-Илецкого района Оренбургской области. *По В. Г. Очеву.*

1 — глина; *2* — костеносный песчаник, *3* — костеносный базальный конгломерат; I—I′ — линия сечения

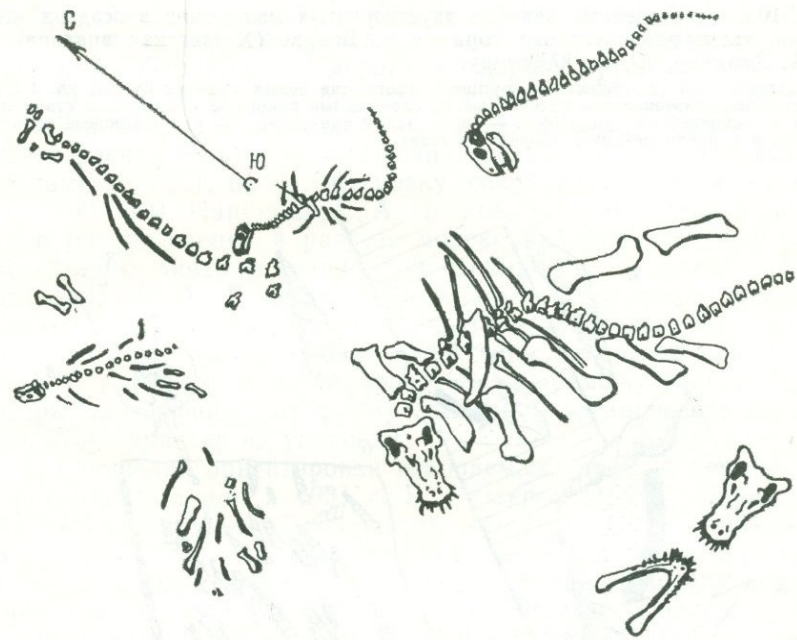


Рис. 108. Изображение в крупном плане положения скелетов зверообразных пресмыкающихся в местонахождении у д. Ежово в Пермской области. *По П. К. Чудинову*

специфических фаций. Если органические остатки встречаются на большой площади, то используются различные методы опробования [973, 2386]. Полноценное изучение крупного захоронения нуждается в площадных раскопках. Опубликовано немало инструк-

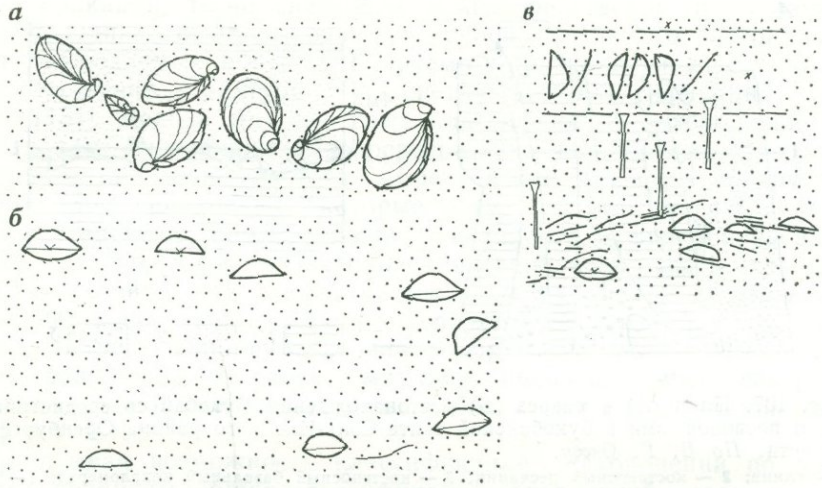


Рис. 109. Танатоценозы раковин двустворчатых моллюсков в осадках мелководной части раннемелового моря на р. Боярке (Хатангская впадина). *По В. А. Захарову, Ю. Г. Юдовному.*

а — автохтонный танатоценоз — групповое скопление целых раковин бухий, ув. 1/2; *б* — автохтонный танатоценоз — рассеянные по слою целые раковины и отдельные створки пектинид (борейонектесов, ув. 1/16; *в* — аллохтонный танатоценоз — ракушниковые скопления створок и раковин пектинид (борейонектесов)

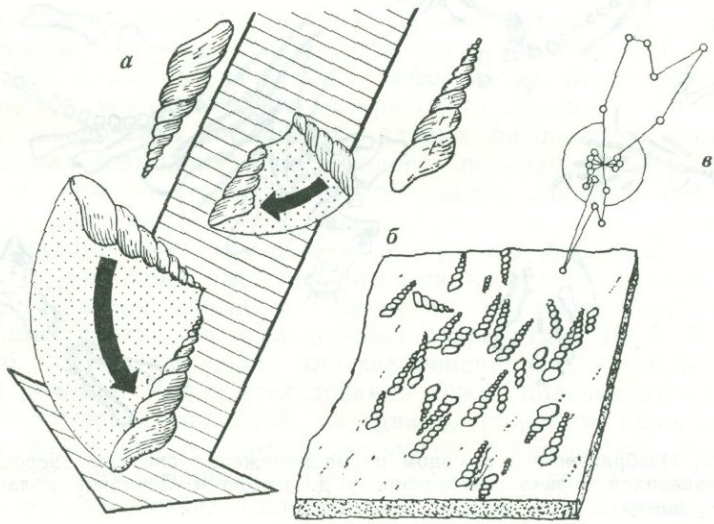


Рис. 110. Послесмертная ориентировка конусовидных раковин на примере брюхоногого *Turritella* из олигоцена Баварии. *По А. Зейлахеру из А. М. Циглера.*

а — схема механизма ориентировки течением (зачерненные стрелы); *б* — часть плитки с *Turritella*; *в* — векторная диаграмма для 76 экземпляров

ций по их техническому осуществлению, особенно применительно к позвоночным [683, 1849 и др.]. Необходимо массовое извлечение всего комплекса органических остатков и следов жизнедеятельности, вплоть до микроскопических объектов, их строгая регистрация и фиксация в разрезе и на площади. С этой целью в палеонтологию целесообразно внедрять богатый опыт археологических исследований [1821, 1907, 2105]. При обширных раскопках важно предварительное снятие плана вскрытой площади, точная привязка к нему материала. На плане отражаются пространственные изменения мощности и литологии слоев, сохранность остатков, их ориентировка, соотношение со структурами и текстурами вмещающих пород. Выявлению биостратономических закономерностей служат разрезы по направлениям, наиболее информативным в биостратономическом отношении.

Поскольку раскопки разрушают слой с органическими остатками, производится систематическое фотографирование и крупномасштабные зарисовки всех необходимых объектов (рис. 107, 108), снятие реплик с седиментологических структур, отбираются образцы на различные анализы, позволяющие детально охарактеризовать слой по площади. Разобранная порода иногда промывается и просеивается. Дополнительная биостратономическая информация собирается в камеральный период путем анализа остатков в монолитах, фотографирования в различного рода лучах [882].

Тафономическое исследование подразумевает изучение особенностей распределения органических остатков в слое (рассеянное, гнездами и т. д.), их ориентировку, сохранность, сортированность (рис. 109, 110). Например, Е. А. Иванова [421] выделила несколько типов распределения в разрезе морской каменноугольной фауны (прослоями, линзами, равномерное; выделены и более дробные подтипы). И. А. Ефремов [362] в местонахождениях континентальных позвоночных различает два типа распределения в разрезе (послойное и перемешанное) и три типа распределения по площади (рассеянное, концентрированное и промежуточное). Другие авторы классифицируют форму скоплений органических остатков [283, 973], характер их упаковки.

В отношении ориентировки ископаемых хороший пример классификации был дан в 1931 г. Р. Рихтером [1984]. Он различает (А) перевертывание (Einkippung), которое связано с движением вокруг более или менее горизонтальной оси и определяет *гравитационную ориентировку*, и (Б) *выруливание* (*Einstenezung*), которое связано с вращением вокруг вертикальной оси и приводит к азимутальной ориентировке. Перевертывание бывает свободным (под влиянием силы тяжести и собственной формы при погружении в водной среде или жидком осадке) и заторможенным (под влиянием приложенных со стороны механических сил). Азимутальная ориентировка бывает автономной, зависящей от сопротивления среды, которое обусловлено формой тела, и заякоренной. Выделяются и более дробные типы. Существует огромная литература по ориентировке остатков [868, 1737, 2263 и др.].

О сохранности фоссилий уже шла речь в разделе, посвященном тафономии индивидов. Тафономия сообществ интересуется не столько тем, как сохранились отдельные экземпляры организмов, сколько совокупной сохранностью всех фоссилий захоронения, степенью сохранности организмов, принадлежащих разным таксонам. С сохранностью фоссилий отчасти связана последующая характеристика захоронения, его сортировка, или выборочность. Так, И. А. Ефремов [362] назвал закономерное обеднение комплексов организмов в ходе захоронения. Факторы, определяющие выборочность, могут быть биологическими («закон больших чисел» [360]; выборочная гибель), физико-географическими (выборочность при транспортировке к месту захоронения), геохимическими (выборочность при фоссилизации). При этом происходит как потеря [2361], так и искажение информации [522] об исходном сообществе организмов. Изучают формы выборочности по размерам, форме остатков, их механической прочности и устойчивости к растворению. Так вскрываются существенные процессы формирования местонахождений (гидродинамические условия, мера аллохтонности тафоценоза и др.), собирается материал для расшифровки выборочности по систематическому и экологическому составу реконструируемого сообщества.

Одна из главных задач тафономии — установление аллохтонности или автохтонности фоссилий, т. е. выяснение, подверглись ли фоссилии транспортировке до их захоронения. Часто роль посмертной транспортировки организмов переоценивается. Захоронение на месте жизни допускается как результат катастрофических событий, например извержение вулкана. Захоронение в прижизненном положении допускается для инфауны при аномально высоких темпах осадконакопления, застойной гидродинамике. Обычно прижизненное захоронение беспозвоночных в рифовых постройках.

Практика палеоэкологических исследований свидетельствует о гораздо более широком диапазоне условий, способствующих прижизненному захоронению. Такие захоронения описаны почти для всех типов животных. Вероятность прижизненного положения захороненных эпифаунных неприкрепленных или мягко прикрепленных форм, конечно, очень мала. Эти организмы часто захороняются после незначительной транспортировки в пределах места обитания. Тогда ископаемая популяция будет существенно близка прижизненной. В литературе приводились критерии автохтонности захороненных популяций [222, 225, 226, 392, 395, 1241, 1243, 1360, 1570 и др.].

Транспортировка остатков подробно рассматривалась и в палеоботанической литературе. В палеоботанике, как и при изучении планктонных и нектонных организмов, довольно трудно сформулировать сами представления об аллохтонности и автохтонности. Опадающие части растений, как и скелеты организмов, живущих в толще воды, до захоронения испытывают перемещение (падают в водоем, опускаются на дно), но могут и не разноситься по сто-

ронам. Такие захоронения иногда называют гипавтохтонными. Для реконструкции экосистем гипавтохтонные и автохтонные остатки часто можно рассматривать совместно.

Если фоссилии и их ассоциации не несут прямых указаний на транспортировку, то отличить автохтонные, гипавтохтонные и аллохтонные остатки можно, лишь изучив образ жизни соответствующих организмов. Для этого нужна актуалистическая модель, выбор которой можно оспаривать. Например, для многих палеозойских фораминифер нельзя указать точные современные аналоги, а поэтому невозможно сказать, были ли данные фораминиферы бентосными, планктонными или псевдопланктонными. Не существует надежных критериев для опознания заведомо сухопутных и водных слоевищных и травянистых растений. Соответственно нельзя, например, сказать, были ли остатки многих палеозойских и мезозойских печеночников транспортированы с суши или захоронились в месте произрастания, а если они были водными, то плавающими или донными.

Нет необходимости пояснять, что перечисленные и все прочие компоненты тафономического исследования нуждаются в большем или меньшем использовании актуопалеонтологических и вообще актуалистических исследований. Правда, следует заметить, что актуалистические исследования нередко указывают на такие процессы, которые едва ли когда-нибудь удается расшифровать на палеонтологическом материале. В качестве примера можно привести весьма экзотический способ сортировки — селективное уничтожение морскими птицами левых створок *Spisula solida* [1412].

ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ТАФОНОМИЧЕСКИХ НАБЛЮДЕНИЙ. СВЯЗЬ ТАФОНОМИИ С ДРУГИМИ ДИСЦИПЛИНАМИ

Тафономические наблюдения наряду с таксономическими и морфологическими сыграли огромную роль в геологии и палеонтологии при формировании представлений о неполноте геологической летописи. Тафономия, с одной стороны, ясно указывает на эту неполноту, показывает причины ее возникновения, а с другой — предоставляет хотя бы некоторые способы реконструкции утраченного. В частности, тафономия дает возможность для обоснованного выбора актуалистической модели, которая позволяет реконструировать утраченные компоненты экосистем.

Реконструкция экосистем приобретает в современной палеонтологии огромное значение. Только через реконструкцию экосистем палеонтология может осуществлять полноценное взаимодействие с другими дисциплинами. Соответственно тафономия оказывается связующим звеном между палеонтологией и этими дисциплинами, что порой остается неосознанным. Так, когда палеонтолог выделяет биостратиграфически значимый комплекс фоссилий и подразумевает, что соответствующие остатки организмов не были переотложены, то он опирается на хотя бы простейшие тафономические наблюдения. В современной стратиграфии все

шире признается трактовка стратиграфических границ как следов палеоэкосистемных перестроек (см. 8.1), которые могут отражаться главным образом на транспортировке и сортировке органических остатков, смене доминирования таксонов [527] и других явлениях, в расшифровке которых тафономия играет ведущую роль. Любая экосистемная перестройка не может быть реконструирована без помощи тафономии.

Связь тафономии с литологией, в частности седиментологией, еще более очевидна. Совершенствование техники извлечения фоссилий свидетельствует, что в земной коре нет заведомо немых осадочных пород [112]. Соответственно при реконструкции обстановок осадконакопления нельзя сбрасывать со счетов хотя бы потенциальную возможность привлечения палеонтологического, а с ним и тафономического материала (рис. 111, 112). Если же речь идет об осадочных породах, обогащенных органическими остатками, то любое седиментологическое исследование неизбежно будет хоть в какой-то мере и тафономическим. Существенно тафономической предстает проблема накопления карбонатных пород, фосфоритов, горючих ископаемых и многих других осадочных образований. Из всего этого видно значение тафономии и для палеогеографии.

Менее очевидна связь тафономии с палеоклиматологией. В некоторых случаях само распределение захоронений указывает на палеоклиматическую обстановку. Здесь достаточно напомнить разницу в распределении захоронений растительных остатков в аридных пестроцветных и гумидных угленосных толщах. Структура захоронений не в последнюю очередь указывает на то, что позвоночные гиппарионовой фауны жили на открытых степных пространствах, пересекавшихся речными системами, т. е. в семиаридном климате. Переход определенной группы растений из аллохтонных захоронений в автохтонные может указывать на движение поясов растительности по склонам, что удается связать с эпизодами похолоданий [527].

Тафономические наблюдения важны и для биогеографии. В современной биогеографии уже нельзя ограничиваться изучением ареалов, приходится анализировать распределение в пространстве целых биот, экосистем, которые, как уже говорилось, не могут реконструироваться без помощи тафономии. Только тафономическими методами можно проследить распространение определенных типов растительности (например, мангровых зарослей), имеющих строгую ботанико-географическую приуроченность.

Можно указать на взаимосвязь тафономии также с морфологией, экологией, физиологией, систематикой и филогенетикой. Полноценное морфологическое исследование фоссилий должно учитывать процессы фоссилизации и деструкции. Известны многочисленные случаи, когда вторичные преобразования фоссилий в осадке принимались за прижизненные признаки. Например, следы деятельности бактерий и грибов принимались за первичные микроструктурные признаки.

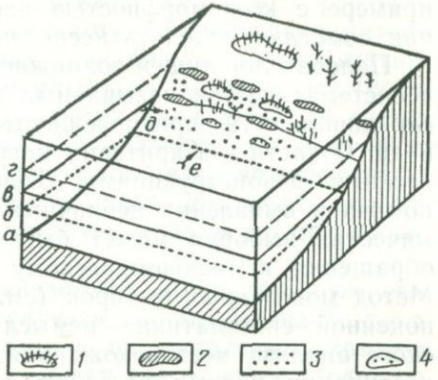


Рис. 111. Реконструкция обстановки захоронения конхострак, рыб, лабиринтодонтов и плевромей в прибрежном участке раннетриасового Паршинского озерного бассейна (С. Тихвинское Рыбинского р-на Ярославской области). *По А. В. Миниху.*

а — поверхность дна; *б* — старый, более низкий уровень воды в водоеме с захороненной осадками береговой линии; *в* — уровень воды в водоеме; *г* — старый, более высокий уровень воды в водоеме; *д* — направление прибрежного течения; *е* — направление волноприбойных движений; *1* — заросли плевромей; *2* — прибрежные валки; *3* — прибрежные россыпи органических остатков; *4* — неровности дна, заполненные мелкими органическими остатками

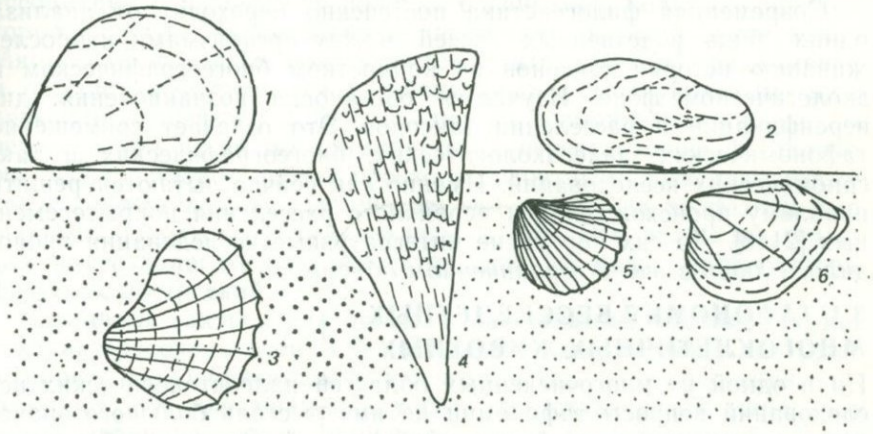


Рис. 112. Автохтонное захоронение раковин двустворчатых моллюсков в прижизненном положении. *По Цингеру.*

1 — Plagiostoma; 2 — Modiolus; 3 — Pholadomya; 4 — Pinna; 5 — Cardium; 6 — Myophoria

Законченное морфологическое исследование всегда подразумевает морфофункциональный анализ (см. гл. 1.1). Функциональная (физиологическая и экологическая) интерпретация структур сильно усложняется мультифункциональностью и тем, что разные экологические факторы могут вызывать очень сходную реакцию организма. Так, у растений ксероморфный облик вызывается недостатками не только почвенной влаги, но и азотистого питания. Нередко многозначность функциональной интерпретации морфологических структур снижается тафономическими исследованиями. Это видно хотя бы из того, что без тафономических наблюдений часто невозможно узнать, жил ли данный организм на суше или в воде, в пресноводном или морском бассейне. В упомянутом

примере с ксероморфностью растений тафономические наблюдения помогают отделить ксерофитов от обитателей болот.

Палеонтолог лишен возможности непосредственно использовать в систематике так называемые «биологические» критерии вида — скрещиваемость, приуроченность к определенному типу биотопа и др. Отчасти эти критерии могут быть предоставлены тафономическими реконструкциями. Только анализ захоронений может помочь в выявлении первичных популяций. Более того, таксономическая выборка может быть правильно сделана лишь путем обращения к тафономическому анализу, хотя бы простейшему. Метод монотопных выборок (см. 4.1) — непременное условие полноценной систематики — немыслим без грамотного тафономического анализа местонахождения. О том, насколько важно знание ассоциации разных частей в захоронении для правильной реконструкции и систематизации растений, уже говорилось.

Современная филогенетика постепенно переходит от анализа одних лишь родственных связей между организмами к прослеживанию истории таксонов на конкретном биогеографическом и экологическом фоне. Изучается обстановка возникновения, диверсификации и расселения таксонов. Это означает совмещение тафономических, палеоэкологических, биогеографических и таксономических исследований. Именно так сейчас пытаются решить проблему происхождения и первичного расселения покрытосеменных [2143]. До сих пор такие интегративные исследования проводились лишь в очень ограниченном объеме.

3.4. ТАФОНОМИЯ БЕССКЕЛЕТНЫХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Ни в одной из многочисленных областей палеонтологических исследований вопросы тафономии не имеют столь большого значения, как при изучении фации, включающей организмы без минерального скелета. Здесь палеонтологи сталкиваются с тафономическими задачами на всех стадиях работы — от поисков отложений, благоприятных для сохранности остатков бесскелетных, до морфологической и экологической интерпретации окаменелостей. Вместе с тем условия захоронения бесскелетной фауны и особенно сложные и разнообразные процессы образования окаменелостей и местонахождений остатков бесскелетных беспозвоночных наименее изученная область тафономии. Это объясняется прежде всего дефицитом материала — местонахождения бесскелетных крайне редки на фоне изобилующих скелетными остатками, а иногда и нацело сложенных скелетным материалом пород фанерозоя.

Уникальным по распространению мягкотелых организмов можно считать вендский период. При значительном разнообразии животного мира (в венде сейчас известны все основные типы беспозвоночных) организмы этого периода были бесскелетными. В настоящее время известно несколько богатейших местонахождений бесскелетной фауны, подобных беломорскому и эдиакарскому [483, 756, 1092, 1094, 1639].

Остановимся подробнее на анализе наиболее важных факторов среды, которые способствовали массовому захоронению и фоссилизации бесскелетных метазоа. При этом попытаемся отметить и чисто вендские явления, не характерные для последующей геологической истории. Обобщение же данных по тафономии мягкотелых беспозвоночных фанерозоя имеет значение для выявления широкого спектра условий, в которых фоссилизировались остатки этих организмов, а это, в свою очередь, может послужить основой для направленного поиска новых местонахождений докембрийской фауны.

Анализ местонахождений бесскелетных многоклеточных свидетельствует, что в большинстве случаев мы имеем дело с танатоценозами. Однако то, что последние представлены остатками лишенных скелета беспозвоночных, имеет два важных следствия. Во-первых, местонахождения бесскелетных представляют собой ассоциации одновременно живших организмов, большая часть которых обитала на небольшом расстоянии от мест захоронения. Мягкие ткани легко подвергаются бактериальному разложению и обычно не отличаются устойчивостью к деструктивным механическим воздействиям. Это исключает возможность длительного переноса тел погибших организмов, а переотложение фоссилизированных остатков делает просто невероятным, поскольку окаменелости бесскелетных сложены ни чем иным, как веществом вмещающей породы и формировались in situ. Это важно не только для палеоэкологических реконструкций, но и для биостратиграфических построений.

Процессы захоронения остатков бесскелетных организмов, как и характер сохранности образовавшихся ихнофоссилий, контролировались разнообразными факторами. Различные сочетания этих факторов так или иначе нарушали представления о первичном (прижизненном) соотношении численности представителей разных видов и других таксонов и экологических групп.

Среди факторов, определяемых особенностями каждого организма в отдельности, можно назвать: 1) размеры тела, 2) плотность тканей тела, 3) устойчивость их к механическим, химическим и биохимическим агентам деструкции, 4) наличие или отсутствие химических или механических приспособлений, отпугивающих хищников и трупоедов, 5) место обитания, 6) положение в пищевой цепи. На эти факторы накладывалось действие других, внешних по отношению к каждому животному факторов: 1) характера движения воды, 2) свойства субстрата, на котором обитало животное, 3) свойства осадка, в котором оно было погребено, 4) скорости осадконакопления и 5) интенсивности биологической переработки осадка. Мы еще проиллюстрируем влияние каждого из перечисленных факторов в отдельности либо в совокупности с другими.

В беломорской биоте венда (впрочем, это характерно и для эдиакарской биоты) наблюдается интересная закономерность — по мере усложнения организации животных уменьшаются их чис-

ленность, видовое разнообразие и размеры тела [1091, 1096]. При этом чем меньше размеры данного бесскелетного организма, тем соответственно меньше вероятность сохранения его остатков в ископаемом состоянии. В связи с тем, что кишечнополостные были наиболее крупными животными в рассматриваемой биоте, они чаще сохраняются и соответственно чаще попадаются палеонтологу. Отсюда представления о большей их численности и видовом разнообразии.

Размеры тела животных и соответственно образовавшейся окаменелости имеют несомненное значение в практической работе палеонтологов. Отпечатки размеров менее 2—3 мм, которые нередко встречаются вместе с более крупными на плоскостях напластования мелкозернистых пород, практически очень трудно интерпретировать, поскольку тонкие детали их строения сравнимы с размером зерен породы. Как правило, в столь малых по размерам отпечатках не удается установить иных деталей строения, кроме очертаний тела. Сложно бывает обнаружить и целые отпечатки крупных животных, достигающих в длину метра и более, особенно если они имели гладкую поверхность.

Плотность тела животного могла влиять на характер прижизненного или посмертного переноса, хотя в последнем случае газообразные продукты бактериального разложения уменьшали плотность и увеличивали плавучесть тела. У морских бесскелетных животных плотность тканей определяется содержанием воды, количеством органического вещества и его структурированностью. Известно, что чем выше организация животных, тем ниже содержание воды в тканях, но даже и у таких примитивных форм, как кишечнополостные, разные ткани (клеточный слой, мезоглея, гонады) имеют разную плотность и поэтому разную вероятность сохраниться в ископаемом состоянии. Например, у мелких вендских медуз, обладавших тонким нежным зонтиком, лучше всего сохраняются гонады и каналы гастроваскулярной системы, т. е. органы, в состав которых входит сравнительно меньшее количество воды. Лучшая сохранность гонад и гастроваскулярных каналов может объясняться и тем, что в этих органах в результате деятельности бактерий после гибели организма накапливались газообразные продукты разложения, и за счет внутреннего давления некоторое время поддерживалась упругость этих органов. Если медуза была погребена живой, то мерцательный эпителий каналов не сразу прекращал функционировать, что, по сообщению Н. Н. Марфенина (МГУ), способствовало заполнению гастроваскулярной системы тонкими глинистыми частицами и органическим детритом. У крупных медузовидных полипов с мощной мезоглеей часто сохраняется лишь внешний контур тела. С плотностью тканей коррелирует их устойчивость к механическим воздействиям, позволяющая сохранять форму тела при переносе, а в процессе захоронения существенно деформировать вмещающий осадок и не утрачивать в течение некоторого времени свой объем.

Плотность и дифференциация тканей, по-видимому, должны коррелировать с повышением их устойчивости к химическим и биохимическим агентам деструкции, а также к воздействию бактерий. Поэтому логично предположить, что наиболее многочисленные окаменелости должны представлять наиболее высокоорганизованные группы животных. Но в венде все было иначе — большую часть окаменелостей всегда составляют Radialia. Здесь, по-видимому, сказывалось действие четвертого, пятого и шестого указанных выше факторов. Во-первых, кишечнополостные обладают стрекательными клетками, которые, как было сказано ранее, сохраняли активность даже некоторое время спустя после гибели животного. Эта особенность резко выделяла кишечнополостных среди других животных, поскольку предотвращала возможность быстрого поедания их трупоедами и оставляла время для захоронения в осадке. Свойство стрекательных клеток сохранять свою функцию некоторое время после гибели организма защищало также погребенное тело от падалеедов, которые могли довольствоваться другими организмами, изымая их из числа потенциальных окаменелостей. Во-вторых, среди вендских кишечнополостных известно большое количество разнообразных полипов, которые при жизни деформировали осадок, так как по крайней мере базальная часть была в него погружена. Поэтому они, как правило, не испытывали значительного переноса и захоронялись на месте, не претерпев заметных посмертных изменений. К сказанному надо добавить, что кишечнополостные в венде, вероятно, были столь же активными хищниками, какими они являются и сейчас, т. е. они замыкали пищевые цепи. Все это могло способствовать преимущественному захоронению и фоссилизации кишечнополостных.

Большую роль в формировании ископаемых ассоциаций бесскелетных метазоа играет подвижность воды, которая в значительной степени определяет скорость осадконакопления, состав и структуру осадка, в котором происходит захоронение животного. Скорость течений влияет на перенос живых и погибших организмов и может выступать в качестве фактора, искажающего общую картину сепарации отдельных форм в соответствии с особенностями их размеров, плотности, плавучести, механической устойчивости и т. д.

Наиболее благоприятны для захоронения остатков мягкотелых метазоа толщи, сложенные тонкопереслаивающимися алевролитами и аргиллитами или песчаниками и аргиллитами. При этом отпечатки и следы чаще располагаются на подошве более грубозернистых слоев и реже на их кровле. Это объясняется, по-видимому, тем, что псаммитовый и алевритовый материал накапливается быстрее, чем пелитовый, в связи с тем животные оказывались погребенными в осадке до того, как их тела успевали разложиться. К тому же относительно крупнозернистый осадок значительно облегчает выход продуктам распада тел, в том числе и газам, а это, естественно, способствовало лучшей сохранности

остатков организмов в еще нелитифицированной породе. Подстилающая же глинистая порода благодаря большей пластичности запечатлевает тончайшие детали строения тела — многократно ветвящиеся каналы гастроваскулярной системы медуз и т. п.

Окаменелости могли формироваться в двух случаях. Во-первых, когда новая порция более крупнозернистого материала засыпала тело живого или погибшего животного, лежавшее на глинистом субстрате. Во-вторых, когда животное какое-то время пребывало на глинистом грунте, а затем оставленный им отпечаток или след перемещения заполнялся более грубозернистым осадком, игравшим роль скульптурного материала.

Довольно часты находки остатков бесскелетных в глинистых толщах, вмещающих линзы алевролитов. Следы жизнедеятельности и остатки мягкотелых метазоа, как и в предыдущем случае, прослеживаются на подошве алевролитов в виде форм позитивного и негативного гипорельефа. Приуроченность этих окаменелостей к линзам алевролитов объясняется прежде всего различием физико-механических свойств алевролитов и глин, что значительно повышает вероятность фоссилизации и, главное, последующего отчленения этих литологических разностей друг от друга в результате естественного или искусственного препарирования. Однако не исключено, что в ряде случаев накопление алевролитов в виде небольших линз могло быть обусловлено самим наличием на дне живого или погибшего организма: турбулентные вихри, образовывавшиеся вокруг тела в движущемся потоке воды, вымывали тонкие пелитовые частицы вокруг животного, а появившиеся затем углубления могли служить ловушкой для более крупных алевритовых частиц.

Рассматриваемый тип сохранности характерен для подавляющего большинства местонахождений вендских бесскелетных, хотя в общем спектр пород, в которых встречаются окаменелости, значительно шире. Большое количество отпечатков было обнаружено, в частности, в гомогенных неслоистых алевропелитовых породах. В качестве примеров сошлемся на многочисленные *Pteridinium* из сюзьминских слоев на Летнем берегу Белого моря [756, 1096]. Обширную коллекцию вендской фауны удалось собрать и из тонкослоистых доломитов хатыспытской свиты в долине р. Хорбусуонки на Оленекском поднятии [2303].

Нередко быстрому захоронению и фоссилизации остатков бесскелетных способствовали различные катастрофические явления. Ярким примером может служить фауна Мистекен Пойнт из серии Консепшен (п-ов Авалон, Ньюфаундленд), где на кровле пластов вендских кремнистых алевролитов сохранились многочисленные отпечатки древнейших бесскелетных кишечнополостных великолепной сохранности. Эти животные были практически мгновенно погребены под тонким слоем вулканического пепла, сохранившегося в виде прослоев туффитов. Подобных уровней в разрезе серии Консепшен немало, что свидетельствует о частых извержениях прибрежных вулканов [1272].

Другое довольно распространенное явление катастрофического характера, способствующее захоронению бесскелетных,— турбидитные потоки и штормы. Последние в характерных для венда условиях мелководных эпиконтинентальных морей играли важную роль. В накопившихся при штормах породах, характеризующихся косой и подвернутой слоистостью, плохой сортированностью, следами эрозии и вмывания осадка в нижележащие слои, остатки бесскелетных животных встречаются довольно редко, особенно в грубозернистых разностях. В более тонких алевролитовых породах отпечатки можно обнаружить значительно чаще, причем их ориентировка может быть различной, во многих случаях не совпадающей с поверхностью напластования и даже не параллельной ей. Обычно в этих случаях отмечаются изогнутые «неправильные» отпечатки, свидетельствующие о деформации тела в процессе захоронения.

Сходная картина наблюдается и в случае захоронения бесскелетных турбидитными потоками, но последние более характерны для областей интенсивного прогибания земной коры, или для склоновых фаций палеоконтинентов. Именно турбидитной природой вмещающих пород объясняется изобилие и разнообразие скелетной и бесскелетной фауны в Берджесс Шейл Британской Колумбии [1452, 2489]. Турбидитный генезис этих сланцев подчеркивается не только структурным положением толщ и их текстурными особенностями, но и разнообразной ориентировкой окаменелостей, а также смешением представителей самых разных местообитаний в одном захоронении.

Наиболее бедные ассоциации окаменелостей характерны для существенно глинистых толщ. Очень малое количество окаменелостей встречается, как правило, в пелитовых темноцветных разностях пород, накопившихся в относительно глубоководных условиях эпиплатформенных морей, вероятно ниже уровня воздействия штормовых волн. В венде в таких толщах изредка попадаются однообразные следы *Palaeopascichnus* и мелкие седентарные формы медузовидного облика. Большое количество дисперсного органического вещества (скорее всего, растительного происхождения), которое влияет на окраску пород, свидетельствует, что оно лишь в незначительной степени утилизировалось бентосом и пелагическими организмами. Редкость находок остатков вендских метазоа в глинах отчасти связана и с тем, что гомогенные и даже слоистые разности этой породы довольно редко образуют при выветривании хорошо отпрепарированные поверхности напластования. Но главные причины редких находок вендских бесскелетных в тонких пелитовых разностях заключаются, по-видимому, в следующем. Глины являются очень пластичным материалом и в тех случаях, когда в иле погребалось бесскелетное животное (особенно с низким содержанием «сухого» органического вещества в тканях), после разложения которого почти ничего не оставалось, осадок заполнял объем, занимаемый трупом, поверхности подстилающего и перекрывающего его слоев

смыкались и пелитовые частицы могли, вероятно, пересекать границу потенциального отпечатка в вертикальных направлениях, тем более, что глина сохраняла пластичность в течение длительного времени. Другой причиной может быть генезис этих отложений, которые во многих случаях были связаны с довольно глубоководными условиями морского бассейна, т. е. с зонами наименьшей биомассы метазоа в докембрии.

Иная картина предстает при исследованиях существенно глинистых, но относительно мелководных толщ с признаками подводного размыва и течений. В самих глинах, которые растрескиваются и рассыпаются в мелкую крошку или размокают под действием поверхностных и грунтовых вод, очень трудно обнаружить остатки бесскелетных или следы жизнедеятельности. Однако растворение глин в дистиллированной воде иногда позволяет выделять оттуда тонкие палочковидные образования, сложенные алевритовыми частицами. Эти образования скорее всего являются фрагментами тонких ходов илоедов. В сухих плотных глинах мелководного происхождения довольно часто встречаются тонкие пиритизированные ходы. Пирит, вероятно, развивался по органическому веществу, которым было обогащено заполнение норок (слизь, фекальный материал).

Существенно иной тип захоронения остатков бесскелетных метазоа приурочен к конкрециям. В определенных условиях, которые еще мало изучены, вокруг погребенного в толще осадка организма образуются конкреции, которые останавливают аэробное разложение тела и предотвращают полное сжатие породы вокруг него. Мягкие части животных в конкрециях сохраняются в виде пятен, цвет которых отличается от цвета окружающей породы, а также в виде тонких минеральных пленок и слепков; иногда сохраняется и слегка измененная кутикула.

Случаи нахождения остатков организмов в разнообразных конкрециях заслуживают особого внимания. Так, например, крупнейшее местонахождение рассматриваемого типа известно с конца прошлого века в пенсильванских отложениях Иллинойса (США). Эта богатейшая ассоциация окаменелостей, известная под названием «фауны Мэйсон Крик», включает представителей кишечнополостных, моллюсков, аннелид, приапулид, немертин и разнообразных проблематичных животных неясного систематического положения, причем в ней присутствуют как бесскелетные, так и скелетообразующие формы [1937]. Эти фоссилии, среди которых доминируют остатки бесскелетных кишечнополостных, сохраняются в сфероидальных и эллипсоидальных конкрециях сидерита размером от 1 до 30 см, залегающих в серых алевропелитовых сланцах. Сохранность окаменелостей в конкрециях такова, что мягкие ткани и даже внутренние органы большинства животных можно наблюдать в ископаемом состоянии. Вмещающие конкреции породы накопились в условиях крупной дельты при стабильном положении уровня моря [2281]. Формированию фоссилий способствовали здесь два процесса: 1) быстрое захоронение орга-

низмов, которое предотвращало аэробное разложение, и 2) сингенетическое образование конкреций, которые окружали и «консервировали» организм.

Основная часть хорошо сохранившихся образцов в описываемом местонахождении была найдена в конкрециях, расколовшихся естественным путем благодаря выветриванию и трещинам, которые проходят по самому отпечатку, отделяя его от вмещающей породы. Естественное выветривание вообще является одним из лучших способов препарирования окаменелостей. Хорошие результаты по вскрытию конкреций были получены также путем повторного замораживания и последующего оттаивания их в воде. Повторение этих операций (от двух до пятидесяти раз и более) дает значительно лучший эффект, чем применение механического способа.

Иную методику выделения окаменелостей применил К. Мюллер [1987, 1988]. Растворение в уксусной кислоте черных желваковых известняков из верхнего кембрия Южной Швеции позволило ему извлечь большое количество окаменелостей, в основном остатков членистоногих с хорошо сохранившимися мягкими частями, даже их личинок. Размеры последних не превышают 1 мм, тем не менее с помощью сканирующего микроскопа удалось рассмотреть не только их форму, но и тонкие детали строения придатков. Подобная сохранность и сама возможность химического препарирования организмов с сохранившимися мягкими частями стала возможной благодаря фосфатизации органического вещества в известковой матрице. Не исключено, что исследование конкреций и желваков, подобных описанным выше, позволит обнаружить новые местонахождения древнейших метазоа и создаст дополнительные возможности для изучения морфологии вендских бесскелетных, их стратиграфического и географического распространения.

Образование пирита в условиях разложения органического вещества заслуживает особого внимания. Вполне возможно, что это явление можно будет использовать для детального изучения строения остатков бесскелетных организмов, поскольку в участках наибольшей массы исходного органического вещества следует ожидать и наибольшее содержание пирита в породе.

Находки остатков бесскелетных метазоа в карбонатных толщах пока редки. Это объясняется отчасти тем, что процессы диа- и эпигенеза в карбонатных породах во многих случаях могут приводить к разрушению первичных структур, образованных живыми и погибшими организмами в карбонатном иле. Наиболее мощными деструктивными агентами здесь выступают процессы растворения и перекристаллизации. Тем не менее в тонкослоистых листоватых разностях черных битуминозных доломитов хатыспытской свиты на Оленекском поднятии нами было обнаружено большое количество отпечатков бесскелетных метазоа. Встречаются окаменелости и в более светлых плитчатых разностях вместе с ископаемыми следами жизнедеятельности вендских

грунтоедов. Разрез хатыспытской свиты в целом характеризуется наличием большого количества туфогенного материала, который также мог играть существенную роль в захоронении остатков животных.

Мягкие ткани погребенного организма обычно довольно быстро разлагаются. Существуют веские доказательства, что большая часть бесскелетных испытывает определенное коллапсирование в результате разложения тканей до того, как начинается уплотнение и сжатие вмещающего осадка [1455, 1803]. Нередко вокруг остатков бесскелетных наблюдается темное пятно, которое интерпретируется как результат вытекания содержимого из разлагающегося тела в осадок [1451, 1453, 1454]. В большинстве случаев коллапсирование тела в результате разложения происходит по вертикали без заметных размеров по латерали, хотя иногда встречаются отпечатки с двойным контуром, отражающим некоторые боковые деформации [2192, 2443]. По мере разложения мягких тканей объем, занимаемый телом погребенного животного, постепенно заполняется осадком. Нередко на кровле слоя можно видеть пологие депрессии, располагающиеся прямо над слепком организма. Они образуются в результате проседания осадка, перекрывавшего погребенный организм. Реже встречаются случаи подтекания осадка из подстилающего слоя на место разлагающегося тела. Иногда это связано с тем, что продукты разложения удаляются вверх сквозь перекрывающий осадок через вертикальный канал и увлекают за собой пластичный материал подстилающего слоя.

Немалые трудности в интерпретации окаменелостей могут вызывать типичные и случайные деформации мягкого тела при захоронении, такие, например, как нерегулярные концентрические морщинки аборальной части зонтика медуз, которые довольно часто рассматриваются как очертания гастральной полости, кольцевой канал и тому подобное, или редкие радиальные бороздки, трактуемые как радиальные каналы гастроваскулярной системы; бороздки могут оказаться следами разрыва мезоглеи.

Кроме особенностей, связанных с захоронением организма и с процессом разложения тканей, в окаменелостях бесскелетных метазоа обычно запечатлены результаты уплотнения осадка и его последующей истории. Эти литологические процессы выражаются в многократном сжатии (нередко более чем в 10 раз) остатков животного по вертикали, в наличии складок, морщин, прожилков и трещин, изменяющих облик окаменелости. Нередко в тонкослоистых породах на подошве нижнего микрослоя наблюдается слепок лишь наиболее выступающей части организма, а на подошве более высоких микрослоев видны отпечатки других частей тела. Во многих же случаях в аналогичных породах на подошве более грубозернистых прослоев видны в основном слепки его базальных частей. Еще одно важное обстоятельство — в зависимости от характера породы, от плотности тканей и органов животного и от их устойчивости к факторам разложения в по-

роде могут запечатлеться те или иные черты организма. Например, в одних случаях отпечатываются все особенности строения покровов организма, в других — только пищеварительной системы и т. д. Изучение полихет из среднекембрийских Берджесс Шейл Британской Колумбии показало, что совершенно различные части одного и того же организма могут сохраняться в тонкослоистой породе в виде отпечатков. Положение поверхности преимущественного расщепления сланцев в этом случае определяется «конкуренцией» между различными частями тела и контролируется тремя независимыми факторами: площадью поверхности структуры (ткани, органа и др.), толщиной структуры и углом наклона ее поверхности к плоскости напластования [1455]. Эти факторы определяют характер сохранности таким образом, что один экземпляр подчас может демонстрировать разные фрагменты структур в зависимости от того, какой микрослой породы обнажается на конкретном участке окаменелости. В зависимости от толщины, наклона или локальных изменений состава микрослоя даже подобные структуры могут иметь разную сохранность и размеры. Поэтому в большинстве случаев требуется детальное изучение микрорельефа отпечатков; особое внимание должно быть уделено микрослоистости и наклону запечатленных структур к плоскости напластования.

В отличие от фоссилизированных скелетов остатки бесскелетного организма обычно невозможно извлечь из породы, и в каждом конкретном случае можно видеть лишь одну сторону его отпечатка или слепка. Следует заметить, что для многих животных существуют характерные позиции при захоронении, в частности, некоторые современные виды медуз после гибели падают на дно преимущественно книзу аборальной стороной зонтика. Если бы эти медузы могли сохраниться в ископаемом состоянии, то это были бы почти сплошь отпечатки или слепки аборальной стороны зонтика. И в тех редких случаях, когда в осадке запечатлелась бы субумбрелла, она могла быть описана как другой таксон. Корреляция отпечатков и слепков обратных сторон тела одного и того же вида возможна не всегда.

За редчайшим исключением, ископаемые остатки бесскелетных метазоа представляют собой слепки или отпечатки. Случаи находок следов временного пребывания живых организмов на субстрате можно интерпретировать как следы жизнедеятельности, однако последние не всегда позволяют наблюдать все детали морфологии животного, тем более, особенности его внутреннего строения. Еще меньше информации в этом отношении дают следы временного пребывания на поверхности осадка трупов животных. После их удаления с поверхности дна (течением или в результате всплывания по мере накопления газообразных продуктов разложения тканей) оставленный отпечаток, как правило, оплывает, тонкие детали его рельефа исчезают, не говоря уже о том, что даже в случае его хорошей сохранности и фоссилизации отпечаток этот даст представление лишь о форме тела и

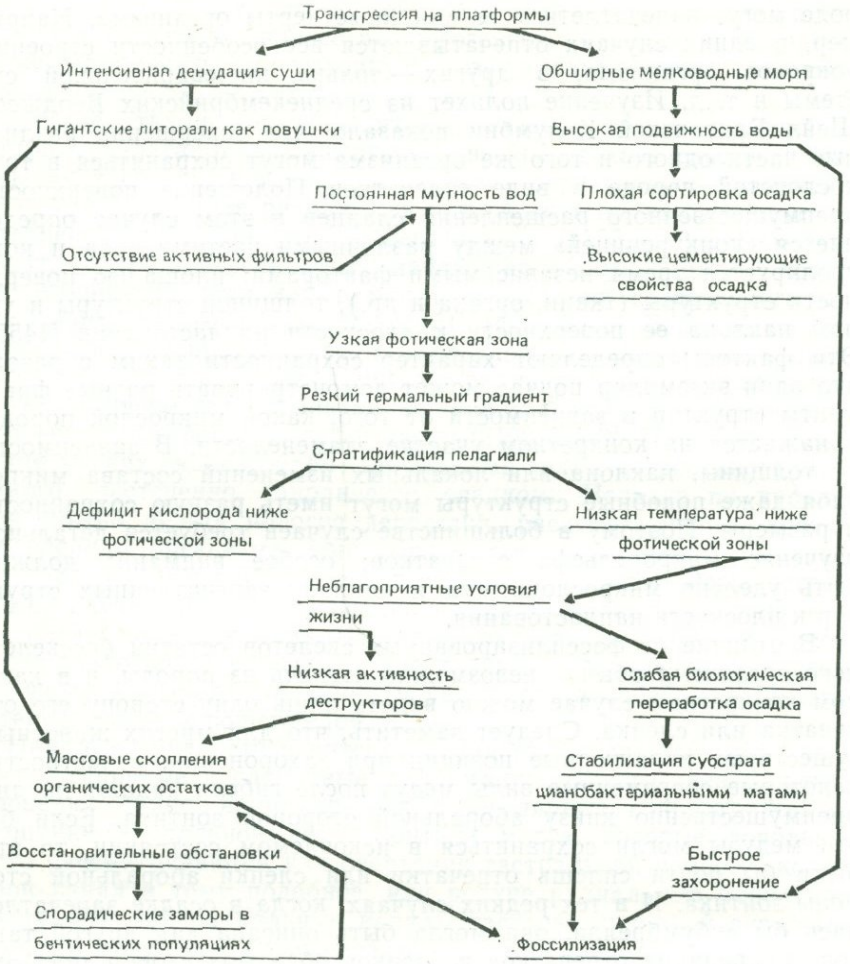


Рис. 113. Некоторые биотические и абиотические факторы среды, способствующие массовому захоронению и сохранности остатков вендских многоклеточных животных. *По М. А. Федонкину, оригинал*

рельефе одной из его сторон, обращенной вниз. В настоящей главе затронуты лишь некоторые аспекты тафономии бесскелетных организмов, но уже сейчас видно, что данные тафономического анализа имеют большое значение для понимания особенностей экологии, морфологии и уровня организации вымерших организмов [986].

Уникальность сохранности бесскелетной фауны венда определяется спецификой некоторых абиотических факторов и неповторимыми особенностями биоса (рис. 113). Среди абиотических факторов следует отметить существование обширных мелководных материковых морей, благоприятных для обитания растений

и животных; протяженные плоские литорали, которые служили громадными естественными ловушками для большой массы организмов, выброшенных приливами и штормами. Вероятно, в таких условиях сформировались знаменитые Эдиакарское местонахождение в Южной Австралии [1089] и местонахождение в ломозовских слоях могилевской свиты Подолии [1096]. Интенсивный снос продуктов денудации с суши обеспечивал высокую скорость осадконакопления, способствовавшую быстрому захоронению животных, которое временами могло иметь катастрофический характер (штормы, турбидитные потоки и т. п.). Мелководность морей, существование обширных литоралей и снос громадного объема продуктов размыва в море — все это вместе обусловило поддержание повышенной мутности воды. Следствием этого было наличие узкой фотической зоны, ниже которой в относительно глубоких зонах могла существовать лишь очень бедная жизнь из-за резкого дефицита кислорода.

Резкий температурный градиент, большая разница в температуре относительно тонкого верхнего слоя, хорошо прогреваемого и обогащенного кислородом в результате жизнедеятельности водорослей и растворения атмосферного кислорода, и холодного нижнего слоя морских вод препятствовали перемешиванию и аэрации природных слоев. Все это могло повлечь обеднение жизни в пелагиали и на дне относительно глубоководных зон и служить препятствием к их активной колонизации. Более того, пониженная деструктивная деятельность биоса в пелагиали и на дне из-за низкого содержания кислорода могла приводить к накоплению местами (даже на мелководье в понижениях рельефа дна) больших количеств остатков растений и животных и образованию восстановительной среды в результате медленного разложения органического вещества. Эти явления могли вызывать массовые заморы бентосных популяций, расположенных неподалеку, особенно в тех случаях, когда смена течений перемещала воды, отравленные продуктами разложения, в населенные зоны дна.

Среди важнейших биотических факторов, способствовавших массовому захоронению и сохранности вендских метазоа, можно выделить следующие:

1) высокую плотность популяций морских беспозвоночных в зонах с относительно большой скоростью осадконакопления, значительное количество прикрепленных организмов крупных размеров, в прижизненном состоянии создававших в поверхностном осадке такие структуры, которые потенциально могли запечатлеться в ископаемой летописи;

2) низкую активность плотоядных животных, прежде всего деструкторов-макрофагов, обусловливавшая длительную сохранность погибших животных, достаточную для погребения их под слоем осадка;

3) сравнительно невысокую степень биологической переработки осадка илоедами и другими активными представителями

бентоса, способствовавшую ненарушенному состоянию структур, образованных живыми или погибшими животными в мягком осадке.

Следует учитывать также, что многие группы вендских многоклеточных уже обрели к этому времени разнообразные структуры, несшие опорную функцию, а у некоторых известных видов были довольно плотные кутикулярные покровы. Все это позволило им длительное время после захоронения сохранять устойчивость.

На границе докембрия и кембрия ситуация резко изменилась, главным образом благодаря резкой смене палеоэкологической и палеогеографической обстановки. В частности, сократилась площадь литорали, а также резко возросла интенсивность переработки осадков илоедами и другими представителями инфауны. И все же в фанерозойских отложениях встречается много остатков бесскелетных, особенно разнообразных червей. Известны и богатые их местонахождения, такие, как фауна среднекембрийских Берджесс Шейл Британской Колумбии [1454, 2488 и др.] и эссекская фауна из среднего пенсильвания северного Иллинойса в США [1803, 2380].

Дальнейшее накопление фактического материала приведет, несомненно, к углублению имеющихся и, возможно, установлению новых закономерностей захоронения остатков этих организмов, а следовательно, к дальнейшему прогрессу рассматриваемого направления палеонтологических исследований.

СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ

4.1. ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКИ

Принципам и методам систематики, т. е. таксономии современных и ископаемых организмов, посвящена огромная литература. Она включает как сводные работы, касающиеся организмов вообще, так и более частные исследования, затрагивающие методы обработки и интерпретации материала (нумерическую систематику, кладистику и т. п.) конкретных групп организмов (например, аммоноидей) или определенную группу признаков (например, биохимическую систематику). Так как мнения исследователей по обсуждаемым вопросам сильно различаются, целесообразно ограничить круг разбираемых вопросов, сконцентрировав внимание на своеобразии систематики в палеонтологии.

Обычно отличия в таксономии современных и ископаемых форм видят в неполной сохранности последних (отсутствие многих частей, нарушение прижизненной их связи, посмертная деформация частей). Указывается на неприменимость в палеонтологии таких «биологических» признаков, как репродуктивная несовместимость, особенности этологии и прочих. Тем самым получается, что палеонтологическая систематика отличается от неонтологической только обедненным «признаковым пространством» (хотя иногда палеонтологу достается материал исключительно хорошей сохранности), а не какими-то иными принципами. Однако есть основания считать, что неполнота палеонтологических документов настолько велика, что приходится говорить о некоторых принципах и методах, с которыми неонтолог сталкивается лишь в исключительных случаях, т. е. опять же при неполноценном материале. Конечно, следовало бы говорить о различии таксономии не в палеонтологии и неонтологии, а в условиях полноценного и дефектного материала.

Главное отличие обоих видов материала не в том, сколько и каких признаков вовлекаются в анализ, а то, накладывает или нет данный материал окончательный запрет на таксономическое использование и принципиальную наблюдаемость некоторых классов признаков. В случае полноценного материала исследователь волен выбирать любые признаки, хотя практически может пользоваться только немногими из них. В случае же дефектного материала он заранее знает, что некоторые признаки принципиально недоступны, даже если их высокий вес вне сомнений (на-

пример, на палеонтологическом и плохо фиксированном неонтологическом музейном материале нельзя наблюдать признаки кариотипа). Поскольку с дефектным материалом палеонтолог сталкивается несравненно чаще, чем неонтолог, в дальнейшем мы будем условно рассматривать работу с дефектным материалом как специфику и прерогативу палеонтологии.

Остановимся на некоторых понятиях и терминах, которые потребуются для дальнейших рассуждений. Изучение разнообразия окружающего, в том числе органического мира идет двумя путями. С одной стороны, мы выделяем группы объектов, с другой — исследуем их свойства. Имеется в виду, что и группы, и свойства объективно существуют. В отношении групп надо различать понятия, соответствующие процессу их получения (1), достигнутому результату в виде списка, схемы или представленному иначе (2), самой объективной группировке (3), если таковую принимать существующей вне зависимости от субъекта и теории всей работы (4). Эти четыре понятия получили разное наименование в литературе. Мы примем для первого понятия термин систематика, для второго и третьего — система или классификация, для четвертого — таксономия. Будем считать, что система — частный случай классификации. Это — «привилегированная» классификация, отобранная исследователем в качестве опорной, базисной.

Остановимся на мерономизации систематики в палеонтологии самостоятельных и несамостоятельных признаках, типологических экстраполяциях, принципе монотопных выборок, проблеме возрастной множественности систем и проблеме свертки таксономического разнообразия. Вопросы систематики, связанные с кладистическим анализом (кладизмом, кладистикой), не рассматриваются (см. 4.3 и 4.4).

Мерономизация систематики в палеонтологии. Многочисленные авторы подчеркивали, что палеонтологическая систематика должна быть систематикой организмов, а не просто дисперсных частей. Особенно много об этом говорилось в связи с растительными остатками, в частности спорами и пыльцой [2238]. Выдвигалось мнение, что надо выделять не роды и виды оболочек спор и пыльцы, а роды и виды растений, представленных лишь этими микрофоссилиями. Некоторые остатки, например конодонты, не удавалось систематизировать при таком подходе, поскольку об общем облике конодонтоносителей известно крайне мало (см. 1.4 и 1.8). Соответственно появилась тенденция различать в палеонтологии таксоны, более или менее эквивалентные таксонам неонтологии (будем называть их эвтаксонами), и паратаксоны, соответствие которых неонтологическим таксонам необязательно.

Легко заметить, что выделение паратаксонов вообще не вполне сопоставимо с выделением эвтаксонов. Паратаксоны объединяют отдельные части организмов. В неонтологии для мысленной группировки частей не используется термин «таксон». Вместо этого говорят об органе определенного типа; соответственно упо-

требляются понятия «правая створка», «опистоцельный позвонок», «перистый лист» и им подобные. Данные понятия несут некоторую таксономическую нагрузку (ясно, что опистоцельные позвонки могут иметь только определенные позвоночные), но в основе своей они морфологические, а не таксономические. Иногда палеонтолог может найти на дисперсных частях достаточно богатый комплекс признаков, который позволяет приблизить классификацию частей к системе соответствующих эвтаксонов. Если такой возможности нет, то классифицируют только дисперсные части и получают именно разные типы частей, а не таксоны организмов. Выделение же типов частей — прерогатива не систематики и не таксономии, а морфологии. По сути, здесь следует говорить не о морфологии, а о более общей дисциплине — мерономии, объединяющей морфологию, физиологию и экологию. Обращение к мерономии, а не просто к морфологии необходимо, так как фактически при выделении даже структурных компонентов организмов важна не только морфология. Ведь классификационными критериями при выделении частей служат также их физиологические и экологические функции [653]. Например, существует мнение, что цветок — не столько морфологическое, сколько функциональное понятие.

Те компоненты, которые выделяются мерономией у организмов данного таксона, называются меронами — органеллы, клетки, органы, отдельные функции, целые функциональные системы и др. Следовательно, распределяя дисперсные ископаемые части по определенным группам, мы получаем скорее мероны, а не таксоны. Чем сильнее при этом мы абстрагируемся от эвтаксонов, тем ближе наши паратаксоны к меронам. Происходит все большая мерономизация систематики.

В мерономии процедура получения меронов называется гомологизацией частей. Один из ведущих критериев гомологии — критерий положения части в целом (точнее, в архетипе). Классифицируя же дисперсные ископаемые части организмов, не всегда можно опереться на критерий положения. Поэтому нельзя отождествлять процедуру гомологизации (т. е. получения меронов) и процедуру получения паратаксонов. Выделяя паратаксоны, палеонтолог далеко не всегда может судить об отношениях сходства между однородными частями одного организма (например, судить об изменчивости листьев в пределах дерева), отличить части одного организма от частей, принадлежавших разным организмам (индивидам). Покровы, отделившиеся при линьке одного индивида, он может принять за независимые индивиды.

Провести строгую грань между эв- и паратаксонами нельзя. Некоторое сближение эвтаксонов с меронами (играющими роль паратаксонов), т. е. мерономизация, наблюдается в любой систематике, когда мы лишены возможности учесть какие-либо признаки или умышленно ими пренебрегаем. Известно много примеров выявления синонимии таксонов, оказывавшихся стадиями жизненного цикла или экологическими модификациями особей

одного таксона. Например, «вид» диатомовых водорослей *Moelleria antarctica* Castr. оказался молодой стадией развития вида *Eucampia balaustium* Castr. [2336]. Установить подобные соотношения нелегко даже на современном материале, и здесь исследователю приходится опираться на косвенные соображения. Так, на основании числа попадающихся экземпляров, биометрических и гидростатических исследований было высказано предположение, что аммониты *Otoscaphites puerculus* (Jimbo) и *Scaphites planus* (Yabe) — особи разного пола одного вида [2353]. Статус обоих видов в отношении понятий эв- и паратаксон сложен и интерпретируется нелегко. Взятый порознь по отношению ко всем прочим аммонитам, каждый из видов может интерпретироваться как полноценный эвтаксон, но по отношению друг к другу эти виды — типичные паратаксоны. Следовательно, все зависит от того, в каком отношении рассматривается таксон. В одном отношении он выступает как типичный эвтаксон, в другом — как паратаксон. Эта относительность эв- и паратаксонов должна приниматься во внимание.

Палеонтологические таксоны расположатся довольно равномерно на воображаемой линии, соединяющей полноценные эвтаксоны с паратаксонами. Поэтому возьмем наиболее трудные для палеонтологии случаи, когда группировки фоссилий приближаются к паратаксономическому концу этой воображаемой линии.

Наиболее показательны палеоботанические материалы, где мерономизация таксономии была осознана еще в начале прошлого века и где отработана процедура обращения с паратаксонами, их выделения и наименования. На палеоботаническом материале особенно хорошо видны следующие основные отличия палеонтологической и неонтологической таксономии и номенклатуры [661].

1. У современных растений каждый индивид, будь то целый или представленный рассеянными частями (например, опавшими листьями и семенами), включается в один вид, род и т. д., т. е. в один таксон каждого ранга и получает единственное биноминальное название; исключения делаются лишь для гибридов.

У ископаемых растений различающиеся дисперсные части, даже первоначально принадлежавшие одному индивиду, если их прижизненная связь не наблюдается, а лишь предполагается, могут быть отнесены к разным таксонам одного ранга и получают самостоятельные биномиальные названия. Части выступают как независимые индивиды, классифицируемые независимо от их первичных взаимосвязей (табл. 7). Так, род *Stigmaria* объединяет ризофоры плауновидных, стволы которых относятся к родам *Lepidodendron, Sigillaria* и др., стробилы — к родам *Flemingites, Lepidostrobus, Lepidocarpon* и др. Упразднить род *Stigmaria*, даже зная прижизненное сочетание стволов и ризофоров, нельзя, так как невозможно поставить во взаимно-однозначное (изоморфное) соответствие виды, принадлежащие этим родам. В частности, не-

Таблица 7

Распределение дисперсных частей, относимых к форм-родам Pecopteris, Taeniopteris и Samaropsis, по надродовым таксонам высших растений

Отдел	Класс	Порядок	Листья типа		Семена типа
			Pecopteris	Taeniopteris	Samaropsis
Pteridophyta	Polypidiopsida	Zygopteridales	+	—	—
		Botryopteridales	+	—	—
		Polypodiales	+	+	—
Pinophyta	Ginkgoopsida	Calamopityales	—	—	+
		Callistophytales	+	+	+
		Peltaspermales	+	+?	+
		Ginkgoales	—	—	—
		Leptostrobales	—	—	—
		Caytoniales	—	—	—
		Arberiales	—	+	+
		Pentoxylales	—	+	—
	Cycadopsida	Lagenostomales	+?	—	—
		Trigonocarpales	?	?	—
		Cycadales	—	+	—
		Bennettitales	—	+	—
	Pinopsida	Cordaitanthales	—	—	+
		Pinales	—	—	+

Примечание. Знак «+» означает присутствие листьев и семян, «—» — отсутствие.

известно, с какими стволами и стробилами ассоциировали ризоформы вида *Stigmaria stellata* Goepp.

2. У современных растений все индивиды вида принадлежат одному роду, все виды рода одному семейству и т. д.

У ископаемых растений индивиды одного вида могут принадлежать разным родам и надродовым эвтаксонам (если бы растения встречались целиком), разные виды рода могут принадлежать разным семействам. Например, к виду *Stigmaria ficoides* (Stbg.) Brgt. относятся экземпляры, исходные растения которых могли относиться к разным семействам. Среди видов рода *Pecopteris* есть виды, заведомо относящиеся к разным семействам, и большое количество видов неопределенного систематического положения.

3. У современных растений каждый индивид должен быть включен в полную иерархию таксономических категорий от вида до отдела.

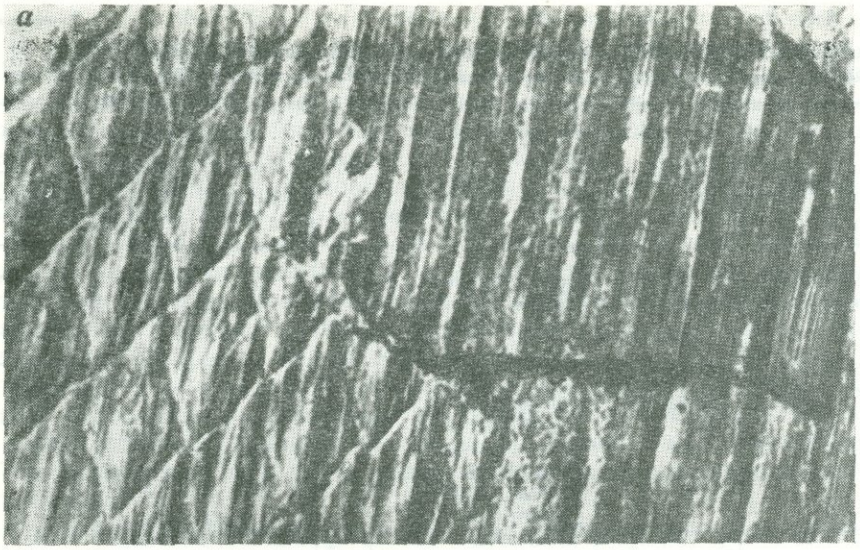


Рис. 114. Разные стадии декортикации ствола *Lepidodendron* и соответствующие им форм-роды. *По В. Шусте.*

а — общий вид ствола с разными типами декортикации, соответствующими родам *Aspidiaria* (слева) и *Knorria* (справа); *б* — соотношение форм-родов схематически показанное на поперечном сечении ствола *Lepidodendron*

У ископаемых растений каждый экземпляр должен быть включен (если допускает сохранность) в вид и род; таксоны более высокого ранга могут быть неизвестны или ими можно пренебречь. Например, вид *Rhipidopsis ginkgoides* Schm. иногда условно относят к порядку Ginkgoales без указания семейства, но это может быть и пельтаспермовое голосеменное или представитель иной группы.

4. Если экземпляр современного растения не обнаруживает признаков, по которым нельзя определить его род и вид, то это не может служить основанием для выделения такого экземпляра в самостоятельный род и вид только в силу его дефектности.

Виды и роды ископаемых растений могут устанавливаться для различных степеней сохранности даже одной и той же части. Так, в зависимости от степени декортикации стволы лепидофитов, даже первично относившихся к одному виду, могут быть отнесены к разным родам (*Lepidodendron, Aspidiaria, Bergeria, Knorria* и др.; рис. 114).

5. Разные онтогенетические фазы современных растений одного вида не могут выделяться в самостоятельные таксоны (кроме грибов с плеоморфным циклом).

Роды и виды ископаемых растений могут устанавливаться по разным фазам онтогенетического цикла даже одного вида. Достаточно вспомнить, что отдельные роды и виды выделяются для дисперсных спор, семян и плодов.

На основании некоторых из перечисленных пяти различий в таксономии и номенклатуре ископаемых и современных растений делались неоднократные попытки различать «полноценные» роды, орган-роды и форм-роды. Эти попытки нашли отражение в разных вариантах Международного кодекса ботанической номенклатуры. При этом не было принято во внимание, что перечисленные пять особенностей в большей или меньшей мере, явно или завуалированно, актуально или потенциально свойственны всем родам ископаемых растений. Каждый род выделяется по частям растений, всегда может обнаружиться, что разные виды одного рода относятся к разным семействам, всегда можно оспорить помещение вида в полную иерархию надродовых таксономических категорий, каждый род устанавливается для определенной онтогенетической фазы (полный онтогенетический цикл неизвестен ни у одного вымершего растения).

Перечисленные отличия могут служить для разделения эв- и паратаксонов по каждому из этих признаков и по любым их комбинациям. Для некоторого «абсолютного паратаксона» будут выполняться все вторые члены из перечисленных пар. Ясно, что палеонтология стремится приблизиться к эвтаксонам (для них нужно сочетание всех первых членов тех же пар), т. е. «демеронизировать» палеонтологическую систематику с тем, чтобы можно было интегрировать систематику всех организмов когда-либо заселявших Землю. С этой целью используется ряд приемов, на которых мы еще остановимся.

Самостоятельные и несамостоятельные признаки. Каждый палеонтолог должен знать, что конхостраки относятся к членистоногим, а двустворки — к моллюскам. Таксономическая дистанция между ними огромна. На практике же начинающий палеонтолог может легко ошибиться и принять раковины конхострак за двустворок. Опытный палеонтолог даже не станет смотреть, есть ли у данного экземпляра замок или иные признаки двустворок. Он обратит больше внимания на резкость линий нарастания, уплощенность створок, их вещество или просто будет исходить из того, что перед ним род *Leaia*, который, как известно, относится к конхостракам.

Палеонтологи очень часто опираются на комплекс характерных и заметных признаков, каждый из которых отдельно имеет небольшое значение, но все вместе эти признаки оказываются высоко скоррелированными с признаками очень высокого веса. Примерно то же происходит в случаях, когда палеонтолог определяет высшие таксоны, отталкиваясь от знания низших. Предста-

вим себе, что найден бивень формы и размеров, свойственных виду *Elephas primigenius* Blum. Достоверное определение, что это остаток плацентарного млекопитающего, а точнее, хоботного из рода *Elephas*, требует наблюдения широкого комплекса признаков, а не просто размеров и формы бивня. Все эти признаки могут лишь подразумеваться, «домысливаться», что и делается на основе допущения, что бивень принадлежит мамонту. Такую операцию палеонтолог проделывает постоянно. Род *Pleuromeia* без колебаний относится к плауновидным и вообще растениям, хотя никто никогда не видел у остатков этого рода важнейший признак растений — хлорофилл в фотосинтезирующих тканях.

«Домысливание» признаков высокого веса по наблюдению комплекса признаков невысокого веса широко применяется и при изучении современных организмов. Каждый биолог знает, что обладание клеточным ядром с ядерной мембраной и хромосомами — признак едва ли не высшего веса. Тем не менее на практических занятиях по систематике студент увидит ядро лишь у немногих организмов. Многие важнейшие таксономические признаки никогда не изучаются у большинства объектов и в то же время уверенно им приписываются. Такие постулируемые признаки назовем несамостоятельными, а действительно наблюдаемые — самостоятельными. По-видимому, не существует признаков, неизменно самостоятельных или несамостоятельных. Каждый признак может быть тем или другим в зависимости от материала, детальности и целей таксономического исследования. Казалось бы, можно хромосомы ископаемых организмов отнести к несамостоятельным признакам с большой уверенностью, однако недавно были описаны структуры, очень похожие на хромосомы, в микрогаметофитах карбонового вида рода *Lepidostrobus* [1368].

Возможность делать вывод о несамостоятельных признаках по самостоятельным свидетельствует о вхождении тех и других в достаточно прочный комплекс (синдром), являющийся неслучайным, т. е. закономерным. В то же время каждый признак может в отдельных случаях выходить из синдрома. Последний поэтому имеет не жесткий, а статистический характер. Отсюда и статистическая природа таксонов, различий между таксонами, а также неизбежно вероятностный характер всех таксономических утверждений [653].

Типологические экстраполяции. Любое типологическое (таксономическое или мерономическое) исследование основывается на определенных правилах выборки. Мы изучаем не всю популяцию, а только выборку, результаты исследования которой экстраполируются на всю популяцию. Из выборки первого порядка делаются выборки следующих порядков. Какие-то экземпляры подвергаются анатомическому изучению и из них могут быть изготовлены шлифы. Другие могут изучаться химическими методами. Не всегда можно применить широкий комплекс методов к одному экземпляру. Получив полную серию поперечных сечений одиноч-

ного коралла, необходимо изготовить полную серию продольных сечений из другого экземпляра.

Сложные технические приемы применяются не для отнесения результатов к единичным особям. Требуется экстраполировать на другие экземпляры изученные признаки, которые становятся для них несамостоятельными. Та же операция проделывается и в мерономических исследованиях. Обычно таксономические (с отдельных экземпляров на таксон) и мерономические (с отдельных частей на мерон) экстраполяции идут бок о бок. Поэтому разумно говорить об общем принципе типологических экстраполяций. Нетрудно видеть, что суждение о ненаблюдавшихся несамостоятельных признаках высокого веса по наблюдавшимся самостоятельным признакам малого веса — частный случай типологических экстраполяций.

Типологические экстраполяции — главный инструмент, благодаря которому постепенно «демеронизируется» систематика, а паратаксоны приближаются к полноценным биологическим таксонам. Сходство частей в разных таксонах ограничивает типологические экстраполяции, которые неизбежно будут в разной степени вероятностными. Заметим еще, что правила и виды типологических экстраполяций остаются невыявленными и неформализованными. Поэтому они пока не поддаются математизации. Отсюда, в частности, невысокая продуктивность математических методов в палеонтологической систематике, в которой объем типологических экстраполяций особенно велик .

Принцип монотопных выборок. К числу важных несамостоятельных признаков почти всех ископаемых форм принадлежит интерфертильность внутри вида. Захороненных при копуляции животных до сих пор не обнаружено. Имеются данные о бесполом размножении (например, почковании у кораллов). Некоторые фазы полового процесса известны у ископаемых растений (проросшая пыльца в семезачатке каллистофитового *Callospermarion*, предполагаемое чередование поколений *Zosterophyllum*). Эти единичные сведения не заполняют огромного пробела в наших знаниях о репродуктивной совместимости или несовместимости организмов геологического прошлого.

Следует заметить, что и в неонтологии этот признак чаще всего относится к несамостоятельным. О нем обычно судят не по экспериментальным или наблюдаемым в природе скрещиваниям, а по косвенным свидетельствам. О межвидовой гибридизации судят по находкам особей с трансгрессирующими признаками двух видов (и делают при этом массу ошибок, принимая параллелизм в изменчивости за следы гибридизации). О репродуктивной изоляции судят по отсутствию переходных форм, размежеванию экологических ниш и (или) ареалов. Такие возможности, пусть более ограниченные, есть и у палеонтолога. В этом, в частности, и заключается смысл приложения географического и стратиграфического критериев видовой и надвидовой обособленности палеопопуляций.

Против обоих критериев было выдвинуто немало веских обвинений. Указывалось, что приложение их к таксономии приводит к логическому кругу, поскольку сначала мы обособляем таксоны по этим критериям, а потом используем те же таксоны для стратиграфических и биогеографических построений. Подобные нарекания во многом справедливы. Приходится постоянно сталкиваться с практикой, когда систематика фоссилий настолько тесно связана с их возрастом, что иной палеонтолог не берется за определение коллекции, пока геолог не укажет ему возраст вмещающих пород. Это, конечно, недопустимо.

В меньшем масштабе с тем же явлением приходится встречаться и в отношении биогеографического критерия в таксономии. Например, некоторые палеоботаники долго сохраняли независимыми роды *Noeggerathiopsis* и *Cordaites* только потому, что они приурочены к разным фитогеографическим областям.

Если разная стратиграфическая и биогеографическая приуроченность фоссилий подкрепляется пусть малозаметными, но выдерживающимися признаками, то нет оснований отвергать стратиграфическое и биогеографическое положение как дополнительный критерий самостоятельности таксонов. Более того, эти критерии должны применяться совместно, приводя в конечном счете к принципу монотопных выборок, ранее называвшихся монотопными рядами [638, 643]. Монотопные выборки применялись при изучении различных групп ископаемых растений [1076, 1709, 2250], двустворок [1934], строматолитов [541] и других фоссилий. Специфика монотопных выборок предусматривает следующее предположение: в одном захоронении или в стратиграфически и географически сближенных захоронениях больше вероятность того, что формы, близкие по самостоятельным признакам, представляют организмы, обладавшие общими несамостоятельными и весомыми признаками, в том числе и репродуктивной совместимостью. Устанавливая в монотопной выборке постепенные переходы между формами, резко различающимися по определенному признаку, мы интерпретируем эти различия как внутривидовые (рис. 115). Примерно такой же смысл имеют «биозаписи» (biorecords) Н. Хьюза [1761], нацеленные, правда, чуть ли не на полный отказ от традиционной видовой систематики, но с максимальным учетом полиморфизма в выборках.

Опытные палеонтологи всегда обращаются к монотопным выборкам, хотя приходится сталкиваться и с противоположным подходом, когда малейшие отличия служат для выделения (или определения) множества видов одного рода в одном захоронении, хотя бы эти виды и были связаны постепенными переходами. Такая практика при установлении видов ведет к их бесконечному дроблению, а при определении видов — к канонизации когда-то установленного диапазона внутривидовой изменчивости.

И то и другое нет оснований осуждать. Исследователь вправе выделять и определять таксоны, в том числе виды, так, как он считает правильным. Но все же заметим, что игнорирование

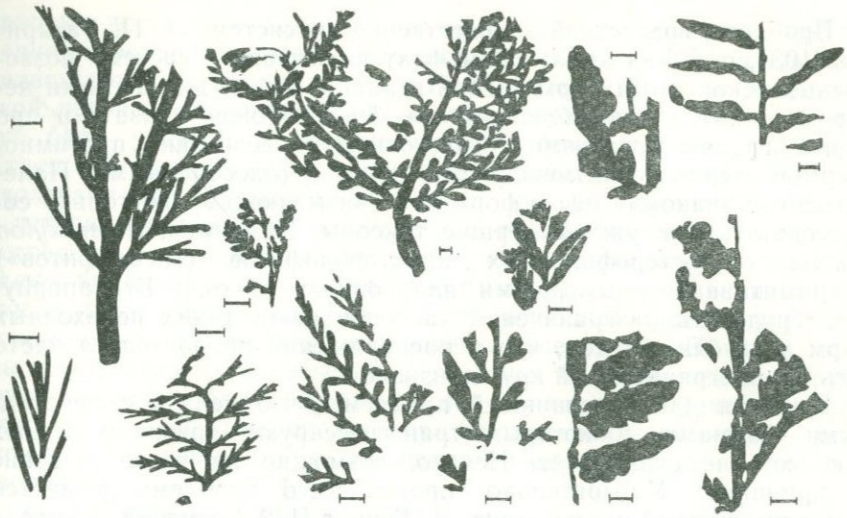


Рис. 115. Внутривидовой полиморфизм листьев *Rhaphidopteris praecursoria* S. Meyen (*Peltasmermales*), выявленный по двум монотопным выборкам в казанских отложениях Притиманья. *По С. В. Мейену.*
Листья изображены в разном масштабе, линейка всюду соответствует 1 см

принципа монотопных выборок лишает исследователя возможности выявлять внутривидовую изменчивость или корректировать ранее сложившиеся представления о таковой. Изучение современных организмов убеждает, что всем им свойственна бóльшая или меньшая изменчивость по всем признакам. Нет оснований считать, что у организмов прошлого дело обстояло иначе. С другой стороны, имеющиеся взгляды на конкретный диапазон изменчивости могли сложиться на материале худшем, чем тот, который надо определить.

Можно назвать случаи, когда удавалось показать справедливость принципа монотопных выборок и несостоятельность пренебрежения им. Например, верхнепалеозойские кордаиты Сибири долго делились на виды по макроморфологическим признакам (пропорции, размеры, форма листа, густота жилкования и проч.). В одном захоронении нередко указывалось очень много видов одного рода. Изучение монотопных выборок приводило к иной систематике, основанной на микроструктуре листа, а из макроморфологических признаков — особенно на строении основания листа. Вывод по монотопным выборкам полностью подтвердился, когда были найдены облиственные побеги с весьма изменчивыми по форме листьями [638].

Известно, что перед палеонтологией традиционно стоит проблема восстановления прижизненной связи частей, встречающихся дисперсно. Анализ монотопных выборок помогает и в этом, в том числе в восстановлении жизненных форм растений.

Проблема возрастной множественности систем. Л. П. Татаринов [1031, с. 26] заметил: «Сам факт включения в систему позвоночных ископаемых форм сделал границы между их классами неопределенными и колеблющимися». То же можно сказать и про другие группы организмов. Так, открытие девонских прогимноспермов стерло грань между споровыми и голосеменными. Палеонтология знакомит нас с формами, связывающими не только современные, но и уже вымершие таксоны. Например, *Asteroxylon* связывает зостерофилловых проптеридофитов («псилофитов») с примитивными вымершими плауновидными типа Drepanophycus. Трудность разграничения таксонов из-за таких переходных форм усугубляется тем, что в распоряжении палеонтолога часто есть лишь ограниченный круг признаков.

Решения давно возникшей проблемы, что делать с переходными формами, в которых трансгрессируют признаки разных таксонов, не существует. Неясно, возможно ли такое решение в принципе. Умозрительно проще всего проблема решается в кладистической систематике. В. Геннинг [1724] отмечал, что если в ходе дифференциации вида со временем возникнут разные классы, то нет ничего страшного и противоречащего логике, если разные особи этого вида отойдут к разным классам. На практике такое, однако, не случается, поскольку с точностью до исходного вида (и тем более его части) монофилетическое происхождение высших таксонов реконструировать невозможно. Происхождение таксонов высокого ранга от единственного предкового вида лишь теоретически постулируется кладистической систематикой и никогда не было продемонстрировано на конкретном материале. По этой и ряду других причин «практика кладизма далеко не так радикальна, как его теория» [526, с. 123]; см. также [1036, 1037].

Другие таксономисты предлагают иной выход из положения, считая, что сам принцип филогенетической систематики, покоящейся на феномене возрастающей во времени дивергенции (постепенном расхождении таксонов в признаковом пространстве), требует смены ранга одного и того же таксона во времени. Имеется в виду, что, скажем, современные классы когда-то были более сходными и составляли лишь разные отряды, еще раньше — семейства и т. д. Соответственно предлагалось построение разных систем для разных эпох. Пример такого подхода на палеоботаническом материале показал Р. Дабер [1479]. Он предложил самостоятельные системы для эпох, которые он выделил по этапам эволюции растительного мира и назвал Psilophyticum (ранний и средний девон), Pterophyticum (поздний девон), Pteridospermophyticum (ранний карбон), Варисская эпоха (остальная часть карбона и ранняя пермь), Mesophyticum (поздняя пермь — ранний мел), Känophyticum (альб — квартер). Пока никто не воспользовался предложенной системой.

Есть «за» и «против» такого подхода к систематике. «За» могут быть высказаны следующие соображения. Во-первых, мы действительно сталкиваемся в геологической летописи с таксонами,

которые достаточно ясно отграниченны друг от друга на определенном временном срезе, но совмещают признаки таксонов, появившихся раньше или позже. Некоторые таксоны в исторической перспективе приобретают статус переходных форм и не могут быть уложены в общую систему без серьезных натяжек. Строя системы для определенных временных интервалов, мы преодолеваем эти трудности. Во-вторых, как бы мы ни относились к историческим толкованиям системы организмов и даже ее отождествлению с филогенетическим древом (против этого обоснованно высказывались многие теоретики), огромная, если не ведущая роль унаследованных сходств в общей массе внутритаксономических сходств представляется очевидной. Признав это, мы вынуждены согласиться и с тем, что таксономические структуры не могут рассматриваться вне связи с исторической перспективой, а из этого следует принципиальная возможность значительной дивергенции и повышения ранга таксона в ходе его эволюции.

Соображения «против» тоже можно свести к двум положениям. Во-первых, неизвестно, как и на какие отрезки следует членить историю какой-то крупной группы или всего органического мира, чтобы затем для каждого отрезка строить самостоятельные системы. Стратиграфические подразделения связаны переходами (стратоэкотонами). Возникает вопрос, как быть с переходными зонами между отдельными этапами эволюции или седиментации. Вместо трудности с отражением в структуре системы форм, переходных в признаковом пространстве, мы получим неменьшие трудности в отражении переходных форм в земном пространстве — времени. Во-вторых, проведение общего принципа самостоятельных систем для разных отрезков геологической истории потребует аналогичного подхода и в мерономии (например, в морфологии). Тогда надо будет создавать и самостоятельный язык для описания организмов разных эпох. Вместо интеграции наших знаний об органическом разнообразии мы рискуем столкнуться с дезинтеграцией этих знаний по разным отрезкам времени. Возрастную множественность систем придется как-то снова интегрировать, а как это сделать, непонятно.

Противоположение аргументов «за» и «против» в конечном счете связано с недостаточностью существующих формальных средств для отражения того разнообразия организмов и той упорядоченности в нем, которые призвана отразить систематика (точнее, типология в оговоренном выше смысле). Система дискретных таксонов ограниченного числа рангов грубо упрощает то, что исследователь действительно видит в природе. Необходимы какие-то иные средства для адекватного отражения этого разнообразия в системе таксонов, меронов и архетипов. На поиск этих средств и должно быть направлено внимание исследователей. Отчасти к этому ведут и попытки ввести возрастную множественность систем. Насколько перспективны эти попытки — покажет будущее.

Сказанное о несоответствии формальных средств, используемых для выражения наблюдаемого разнообразия, самому этому разнообразию — старое противоречие действительности и образа, а также формы и содержания. Из этого же вытекают и прочие проблемы. С ними так или иначе связан любой систематик, будь то палеонтолог или неонтолог. В палеонтологии эти проблемы лишь ярче выступают, поскольку здесь приходится иметь дело с дефектным материалом и поскольку в палеонтологической таксономии разнообразие организмов с неизбежностью должно совмещаться с координатой времени. Поэтому обсуждение общих принципов палеонтологической систематики имеет большое методологическое значение для биологии в целом. Ископаемый органический мир — тот пробный камень, на котором можно успешно проверять принципы и методы на общебиологическую значимость. Ни один принцип или метод не может считаться универсальным и, следовательно, фундаментальным, если он неприложим к трудным случаям. Именно такой трудный случай и предоставляет теоретической биологии, в том числе и теоретической систематике, палеонтология.

Проблема свертки таксономического разнообразия. Задача каждой науки — свести все разнообразие изучаемых ей объектов в некую компактную и легко обозримую систему понятий, которые должны быть связаны друг с другом таким образом, чтобы одни понятия легко выводились из других по определенным правилам вывода. Связанные таким путем понятия не приходится запоминать поодиночке. Эту задачу преследует и систематика организмов, в том числе и ископаемых. Ее основные понятия — все те таксоны, которые она описывает. В некоторой степени систематика удовлетворяет указанному требованию. Зная соподчинение таксонов и признаки высших из них, мы уже можем не запоминать многих признаков низших таксонов. Так, нет необходимости помнить о наличии позвоночника у каждого вида позвоночных, поскольку наличие позвоночника — признак таксона высокого ранга. Классическая систематика, построенная по иерархическому принципу, всегда наделяет таксоны низшего ранга признаками таксонов более высокого ранга. Однако она не позволяет судить о признаках таксона того же ранга. Поэтому, зная признаки позвоночных и отвлекаясь от таксона более высокого ранга, мы ничего не можем сказать о признаках моллюсков. «Горизонтальное разнообразие» (в пределах таксонов одного ранга) необходимо просто фиксировать и запоминать, перебирая таксон за таксоном, каждый из которых получает независимую характеристику. Когда дело доходит до видов и разновидностей, приходится оперировать миллионами таксонов, запоминая их признаки порознь. Нечего и говорить о компактности и обозримости складывающейся структуры понятий.

Правда, систематики давно заметили, что сходство между таксонами не вполне соответствует иерархической древовидной структуре с независимыми конечными ветвями. В дереве сходств

обнаруживаются поперечные связки, соединяющие порой весьма удаленные ветви. Еще К. Линней отмечал, что система организмов имеет форму сети, а не дерева. Впервые наиболее детально и на большом материале, включая палеонтологический, это явление подробно рассмотрел Э. Д. Коп [291]. Он описал параллельные изменения органов в разных таксонах, а сами параллельные ряды форм назвал «гомологическими группами». Соответственные члены разных рядов он назвал «гетерологическими». Опираясь на это явление, уже можно что-то сказать о таксоне того же ранга, если у этого таксона есть тот же тип органа, что и у изучаемого таксона.

Параллелизм в разнообразии разных таксонов отмечался многими исследователями и обычно использовался в борьбе с эволюционизмом дарвинистского толка. Упорядоченность в изменчивости выдвигалась в качестве опровержения тезиса случайной, ненаправленной изменчивости. Между тем на это же явление, хотя и на низком таксономическом уровне, обращал внимание и Ч. Дарвин, обозначив его термином «аналогическая изменчивость».

Ч. Дарвин и большинство его последователей трактовали параллелизм в изменчивости как дополнительное свидетельство филогенетического родства (чем ближе таксоны, тем полнее параллелизм в изменчивости; справедливым признавалось и обратное утверждение). Если связь с родством казалась сомнительной, то сходство в изменчивости связывалось с внешними факторами или сходством функционирования (конвергенция). Другие исследователи, преимущественно противники дарвинизма, видели в параллелизме свидетельство определенных закономерностей в изменчивости, которые могут проявляться и безотносительно к родству, внешним факторам и сходству в функции. Эти две точки зрения удержались до наших дней.

После работ Э. Д. Копа наиболее обстоятельно явления параллелизма были рассмотрены в работах Н. И. Вавилова [132][1] и Н. П. Кренке [533], однако если первые получили широкую известность, то вторые, хотя явления параллелизма были в них проанализированы глубже, прошли почти незамеченными. Отчасти используя терминологию Э. Д. Копа, Н. И. Вавилов говорил о «законе гомологических рядов в наследственной изменчивости» и иллюстрировал его материалами преимущественно по культурным растениям. «Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм и у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны, тем полнее сходство в рядах их изменчивости. Целые семейства растений в общем характери-

[1] Первые работы Н. И. Вавилова на эту тему относятся к 1920 и 1922 гг. Ссылки на статьи Н. И. Вавилова даются по изданию 1967 г.

зуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство» [132, с. 35]. «Вместо случайных поисков исследователь ищет определенных форм, предвидя их существование на основании сходства изменчивости с ближайшими известными видами и родами» (там же, с. 51—52).

Распределение признаков по родам и видам Н. И. Вавилов представил в виде наглядных формул:

$$L_1(a+b+c\ldots);$$
$$L_2(a+b+c\ldots);$$
$$L_3(a+b+c\ldots),$$

где L — радикалы, т. е. признаки, отличающие виды друг от друга, a, b, $c\ldots$ — признаки, одинаково варьирующие в разных видах. Количество признаков, которые можно выделить в радикал, обычно очень невелико.

В работах Н. И. Вавилова не получили должного внимания два обстоятельства, на которые обоснованно сделал упор Н. П. Кренке. Во-первых, признаки в скобках брались Н. И. Вавиловым в виде некоего списка, порядок членов в котором не имел существенного значения. Однако члены этого списка могут быть упорядочены по некоторому правилу преобразования данного признака. Этот упорядоченный набор признаков (или состояний одного признака) был назван рефреном [653, 1952]. Именно наличие рефренов и дает возможность тех прогнозов, о которых пишет Н. И. Вавилов. Во-вторых, признаки радикала тоже подвержены изменчивости и входят в рефрены. Правда, изменчивость радикала наблюдается редко, для этого нужны огромные выборки, иногда из десятков тысяч экземпляров. Поэтому изменчивость радикала трактуется как уродство и мало интересует систематиков. Будучи «уродством» в одном таксоне, признаки радикала обычно встречаются в качестве нормы в другом таксоне. На это явление, которое Н. П. Кренке назвал «законом родственных отклонений», а С. В. Мейен «правилом Кренке» [653, 1950], исследователи обращали внимание еще в XVIII в. [1135]. Как и в случае рефренов, диапазон родства, при котором проявляется правило Кренке, не имеет ограничений.

Подчиняя изменчивость признаков определенным правилам преобразования, рефрены позволяют «свертывать» разнообразие, наблюдаемое в пределах одного таксона и в разных таксонах. По существу, обращение к рефренам, их систематическое выведение на всем биологическом материале — пока единственный реальный путь номотетизации систематики, т. е. введения в систематику закономерностей, не отличающихся по статусу от тех, которые описываются точными науками. Иное дело, что пока преобразования меронов в рамках рефренов не часто удается описать с помощью математических средств.

Исследователи параллелизма на палеонтологическом материале вместо построения рефренов с ясно сформулированными

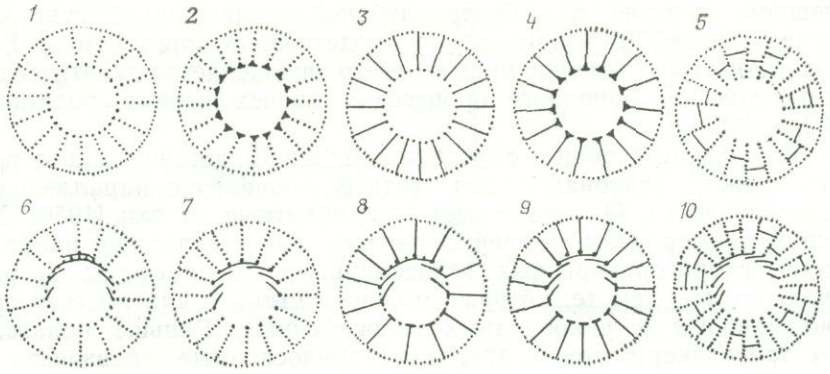


Рис. 116. Гомологические ряды археоциат семейств Ajacicyathidae и Cyclocyathidae. *По А. Ю. Розанову.*

1 — Aldanocyathus; 2 — Robustocyathus; 3 — Ajacicyathus; 4 — Mongolocyathus; 5 — Sibirecyathus; 6 — Kellericyathus; 7 — Gordonicyathus; 8 — Denaecyathus; 9 — Compositocyathus; 10 — Gordonifungia

правилами преобразования меронов чаще всего ограничиваются построением решеток комбинирующихся признаков. С помощью таких решеток иллюстрируются приложения «гомологических рядов» к ископаемому материалу. Наиболее обстоятельно это сделано в работах А. Ю. Розанова [873], который положил «гомологические ряды» в основу упорядочения систематики правильных археоциат (рис. 116). В некоторых случаях он показал последовательность форм, которая может рассматриваться как рефрен. Вслед за А. Ю. Розановым этот же подход был применен другими исследователями археоциат [372, 768, 1486, 1487], причем в методическом отношении следует выделить последнюю из указанных работ, в которой наряду с обычными для палеонтологии приемами использован математический метод распознавания образов — алгоритм «Форэль-1» (*Формальный элемент-1*). Известны работы по приложению гомологических рядов к фораминиферам [578, 839], кораллам и другим группам ископаемых. Рефрены, демонстрировались на палеоботаническом материале [1950, 1952].

С принципиальной точки зрения гомологические ряды могут быть составлены на всех систематических уровнях. Но в палеонтологии выбор уровня, на котором наиболее последовательно могут быть прослежены эти ряды, представляет собой немалую сложность, обусловленную возможными (практически довольно частыми) изменениями соподчинения выделяемых таксонов в зависимости от степени изученности данной группы ископаемых при отсутствии надежного обоснования их действительного ранга.

Выше уже говорилось, что вслед за Ч. Дарвином многие исследователи связывают параллелизм в изменчивости с единством происхождения соответствующих групп. Именно так трактовал свои ряды и Н. И. Вавилов: «Дело не только в параллелизме, во

внешнем сходстве, а в более глубокой эволюционной сущности наследственной изменчивости у родственных организмов. Всеобщность этого явления прежде всего определяется генетическим единством эволюционного процесса и происхождения, родством» [132, с. 48].

Безусловно, в общем случае чем ближе филогенетическое родство между таксонами, тем полнее проявление параллелизма в изменчивости. Однако известны и обратные случаи [1950]. Хороший пример дают рефрены, построенные для листьев папоротников и тригонокарповых голосеменных. Эти рефрены несравненно полнее, чем те, которые можно построить для листьев тригонокарповых и пиноксидных голосеменных. Раньше полагали, что тригонокарповые и другие «птеридоспермы» произошли от папоротников; на основании этого можно было бы согласовать полноту рефренов с филогенетической близостью. Теперь известно, что папоротники и птеридоспермы не связаны прямым филогенетическим родством. Обе группы независимо произошли от тримерофитов, от которых взяли начало через прогимноспермов и прочие голосеменные. Хорошо известен параллелизм в поведении высших позвоночных и насекомых. Связывать этот параллелизм с общностью происхождения тех и других — значит, ничего не сказать. Попытки связать рефрены с общностью внешней среды или функционирования чаще всего тоже оказываются безуспешными, так как их невозможно конкретизировать.

Поведение признаков в эволюционирующих таксонах обычно описывается понятиями дивергенции, конвергенции и параллелизма. Привлечение понятий рефрена и правила Кренке существенно конкретизируют понятие параллелизма, поскольку в рассмотрение вводятся упорядоченность членов внутри параллельных множеств форм (рефренов) и частотные характеристики повторяющихся членов (правило Кренке). При конвергенции отдельные признаки таксонов сближаются в признаковом пространстве или же происходит сближение частот общих признаков (на эту разновидность конвергенции обычно не обращают внимания). Точно так же и дивергенцию можно представить как расхождение признаков таксонов в признаковом пространстве и как расхождение частот общих признаков. Имеются понятия и для различных сочетаний дивергенции, конвергенции и параллелизма — транзитивный полиморфизм, присутствие синтетических типов в основании филогенетических ветвей и др. [653, 1955].

В целом получается следующая модель соотношения таксонов и признакового пространства [661]. Можно представить признаковое пространство как многомерную панель, несущую лампочки-признаки, зажигающиеся при проявлении признака у индивидов данного таксона. Дискретные таксоны в той упрощенной характеристике, которую им обычно дают определители, будут представлены пятном постоянно горящих лампочек, а тераты (уродства) — лампочками, редко вспыхивающими вдали от основного пятна. Таксоны, детально изученные на огромных вы-

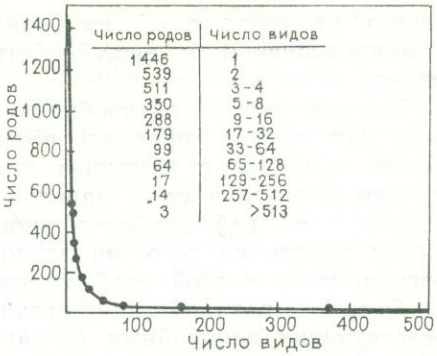
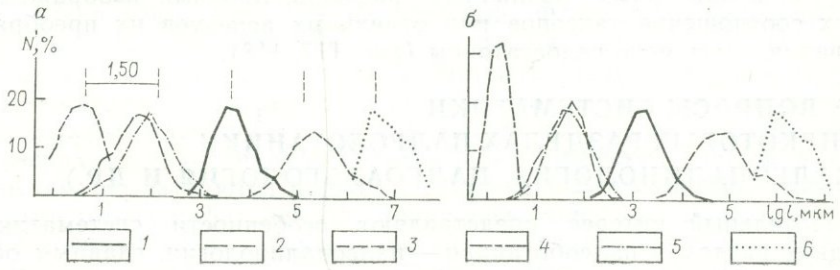


Рис. 117. Пример вогнутой кривой — число видов в 3510 родах долгоносиков семейства Curculionidae. *По Киссингеру, из Э. Майра*

Рис. 118. Процентное распределение числа *N* видов главнейших групп организмов пелагиали Мирового океана в зависимости от максимальных линейных размеров. *По Л. Л. Численко.*

(*а*) и приведенных линейных размеров *l* (*б*): *1* — Crustaceae; *2* — Flagellata; *3* — Pisces; *4* — Bacteriae; *5* — Diatomea; *6* — Cetacea



борках (известны случаи, когда выборки исчислялись сотнями тысяч особей), обнаруживают изменчивость чуть ли не по всем признакам. Соответственно такие таксоны будут представлены более крупным пятном горящих лампочек, ни одна из которых не будет гореть постоянно, а лишь с большей или меньшей частотой (или с разной яркостью, если изменчивость континуальна). Переход от таксона к таксону (с учетом рефренов и правила Кренке) будет происходить за счет вспыхивания новых лампочек и за счет перераспределения частот вспыхиваний (или яркости свечения) в одном и том же множестве лампочек. Строго говоря, каждый рефрен скорее можно представить не набором лампочек, а нитью, у которой в одном таксоне светятся (причем с варьирующей яркостью) одни участки, а в другом — те же или другие участки.

Вполне допустимо предположение, что сложная картина изменчивости, наблюдающаяся у хорошо изученных таксонов, свойственна всем таксонам. Тогда типология организмов во всей ее полноте предстанет в виде сложной системы размытых и прихотливо переплетающихся пятен на нашей воображаемой панели. Таксономическая эволюция организмов будет выглядеть как перемещение пятен и как разрастание самой панели. Различить оба процесса на практике, видимо, можно лишь в масштабе геологической летописи. Так называемая микроэволюция демонстрирует лишь перераспределение частот в проявлении признаков и

ничего не говорит об их появлении. Поэтому относить учение о микроэволюции к числу собственно эволюционных преждевременно.

Задачу свертки разнообразия в этой модели можно представить как умение управлять вспыхиванием и интенсивностью горения лампочек с помощью лаконичных команд, а также как умение описать и саму панель, и разнообразие световых пятен-таксонов на ней наиболее экономным способом. Пока мы не умеем делать ни того, ни другого, а лишь наметили отдельные регулярности в этой воображаемой очень сложной панели.

Свертка разнообразия организмов требует разработки соответствующих понятийных (семантических) и знаковых (семиотических) средств. Имеющиеся средства вроде филогенетических древес, дендрограмм, различных графиков, линиями изображающих соотношение таксонов или отдельных аспектов их преобразования, здесь явно недостаточны (рис. 117, 118).

4.2. ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ В НЕКОТОРЫХ РАЗДЕЛАХ ПАЛЕОБОТАНИКИ (ПАЛЕОПАЛИНОЛОГИЯ, ПАЛЕОАЛЬГОЛОГИЯ И ДР.)

Значительный интерес представляют особенности систематики в двух разделах палеоботаники — палеопалинологии, главным образом той ее части, которая изучает споры и пыльцу высших растений, и палеоальгологии с преимущественным вниманием к известьвыделяющим водорослям. Начнем рассмотрение со специфики систематики в палеомикологии, палеокарпологии и палеоксилологии.

Палеомикология. Древнейшие грибы указываются из докембрия, но их природа остается невыясненной. Достоверные остатки грибов (гифы, спороцисты и др.) встречаются в минерализованных осях высших растений начиная с девона. Предполагается, что уже в девоне они вступали в симбиотические отношения с высшими растениями, образуя микоризу [1363]. Большое количество гифов, склероциев, оогониев и других частей разнообразных грибов очень часто находят в углях и угольных почках карбона [1312, 1314, 2324]; в пермских и более молодых отложениях часто встречаются эпифильные грибы, обычно попадающие в палинологические или кутикулярные препараты [515, 833, 1502, 1519 и др.]. Данные об ископаемых грибах, их морфологии, систематике, эволюции, связи с высшими растениями, месте в экосистемах рассеяны в литературе [2382]. Занимались этими вопросами почти всегда попутно с какими-то другими.

Перед палеомикологией стоят те же, что и перед другими разделами палеоботаники таксономические и номенклатурные проблемы из-за фрагментарности и различных типов сохранности изучаемых остатков. Однако если для систематики высших растений основная трудность заключается в реконструкции целых растений, чтобы можно было систематизировать их, а не их ча-

сти, то для грибов особенно важно установление полных жизненных циклов, поскольку по некоторым их стадиям нельзя устанавливать эвтаксоны. Эта задача несравненно более сложная, чем установление прижизненного соединения частей высших растений, и редко поддается решению. По этой причине в палеомикологии лишь в немногих случаях удается установить принадлежность грибов к вымершим надродовым таксонам (хотя таковые, несомненно, были) и приходится ограничиваться сближением ископаемых родов с современными группами грибов. Правда, недавно удалось показать, что один из карбоновых грибов (*Paleosderotium*) совмещает признаки базидиомицетов и аскомицетов [1500, 2335].

Палеокарпология. Термин «палеокарпология» этимологически не вполне удачен, поскольку объектом палеокарпологии являются не только ископаемые плоды растений. Фактически палеокарпологи изучают не только плоды, но также семена и мегаспоры, а порой и остатки вегетативных частей растений, главным методом извлечения которых служит промывка и просеивание на ситах рыхлых кайнозойских отложений (в том числе при археологических исследованиях). Остатки докайнозойских плодов и семян обычно изучаются наряду с растительными макрофоссилиями (в отпечатках и фитолеймах, минерализованных остатках в угольных почках и т. п.). Докайнозойские мегаспоры и отчасти семена часто извлекаются вместе с самыми разными остатками растений при палинологических исследованиях или при использовании метода объемной (комплексной) мацерации (bulk maceration) — [515, 1705].

Возникающие перед палеокарпологией проблемы примерно те же, что и в палеопалинологии, а различия, скорее, имеют технический, чем методический характер [см. подробнее 335].

Палеоксилология. Под палеоксилологией понимают изучение изолированных обломков стволов, в которых сохранилось анатомическое строение хотя бы вторичной древесины. Чаще всего это стволы пикноксилического типа, т. е. стволы с преобладающей вторичной древесиной и небольшим объемом сердцевины и (или) коры. Комплексы таких остатков называют «лигнотафофлорой»; термин предложен А. А. Яценко-Хмелевским [см. 576]. Таксономия и номенклатура изолированных кусков древесины иногда полностью самостоятельна от прочих макрофоссилий, но нередко предполагаемая их систематическая принадлежность отмечается в родовых названиях. Иногда это служило источником путаницы (например, *Araucarioxylon* не относится к араукариевым; к роду *Cordaites*, установленному для листьев, относили куски древесины неопределенного систематического положения).

Специфических для палеоксилологии методов или принципов систематики не существует. Здесь, как и при изучении других растительных фоссилий, приходится иметь дело с индивидуальной изменчивостью анатомических признаков и неполнотой сохранности остатков. В частности, не всегда сохраняются кора, пер-

вичная древесина и сердцевина, а поэтому порой приходится создавать независимую таксономию и номенклатуру для остатков одной лишь вторичной древесины [1875].

Известную обособленность в палеоботанике приобрело изучение дисперсных кутикул, иногда классифицируемых самостоятельно, вне зависимости от их предполагаемой систематикой принадлежности [637, 2177], различных растительных остатков в углях [246], торфах и экскрементах животных. На этих разделах палеоботанической систематики мы останавливаться не будем и перейдем к палеопалинологии и палеоальгологии.

Палеопалинология. Хотя ископаемая пыльца впервые была обнаружена Г. Р. Геппертом в 1836 г., возникновение палеопалинологии как самостоятельной дисциплины относится к началу нашего века и связано с именами В. Н. Сукачева, Г. Лагергейма, Л. фон Поста, В. С. Доктуровского и Г. И. Поплавской. Сам же термин «палинология» был предложен Х. Хайдом и Д. Вильямсом лишь в 1944 г.

Первоначально данные палеопалинологии применялись исключительно при изучении четвертичных отложений, так что единственной проблемой была правильная диагностика пыльцы и спор, которые классифицировались по их принадлежности к современным таксонам растений. В 20-е годы началось систематическое изучение спор и пыльцы в углях, большей частью палеозойских (М. Д. Залесский, А. А. Любер, И. Е. Вальц, С. Н. Наумова, А. К. Ибрахим, Р. Потонье и др.). Сначала эти микрофоссилии классифицировались на очень обобщенные таксоны, нередко обозначавшиеся лишь номерами. Но позже были созданы их детальная таксономия и бинарная номенклатура, не связанные с таксономией и номенклатурой макрофоссилий и современных растений [585, 729, 2100, 2101, 2244]. В 1937 г. В. П. Гричук ввел методику сепарации спор и пыльцы с помощью тяжелых жидкостей. Это революционизировало палеопалинологию, которая получила возможность извлекать споры и пыльцу, содержащиеся в породах даже в небольшом количестве. Начиная с этого времени палеопалинология стала широко использоваться в стратиграфии отложений всех систем вплоть до силурийской. Это потребовало разработки детальной систематики спор и пыльцы

Для спор и пыльцы из молодых отложений по-прежнему использовалась систематика современных растений, а для наиболее древних — независимая палинологическая систематика («искусственные», или «формальные», классификации). Положение осложнялось для нижнего кайнозоя и мезозоя. Здесь обе тенденции столкнулись и привели к противоречиям. С одной стороны, казалось естественным размещать споры и пыльцу наравне с прочими фоссилиями в одной системе. С другой стороны, такой подход приводил к необоснованным выводам. Например, из того, что среди современных растений мешковая пыльца известна лишь у хвойных, вовсе не следует, что любая ископаемая пыльца с мешками или сходными с ним структурами принадлежит хвойным.

Еще в 30-х годах было показано, что такая пыльца свойственна кейтониевым (T. M. Harris). Затем такая мешковая и протосаккатная (квазисаккатная) пыльца была обнаружена и у других групп, но до сих пор некоторые палеоботаники относят палеозойскую и мезозойскую пыльцу к хвойным только на основании этого признака. Точно так же нередко относят всю палеозойскую квазимоносаккатную пыльцу к кордаитам, хотя такая пыльца известна и в других порядках голосеменных. В результате необоснованного отнесения спор и пыльцы к таксонам целых растений (естественной системы) создавалось ложное впечатление о флоре и растительности прошлого; см. примеры в работе [515]. Но полное таксономическое обособление спор и пыльцы грозило вовсе нарушить связи между палеопалинологией и исследованиями прочих остатков растений. Эта дилемма до сих пор не нашла решения. Правда, в последние десятилетия резко возросло количество данных о спорах и пыльце in situ, т. е. заключенных в спорангиях ископаемых растений. Использовались способы установления систематической принадлежности дисперсных спор и пыльцы (сравнение доминантов в захоронениях, находки пыльцы в семязачатках и др.). Сейчас все больше распространяется тенденция не смешивать таксономию и номенклатуру дисперсных спор и пыльцы с гипотезами об их систематическом положении. Эти гипотезы могут использоваться лишь на стадии интерпретации палинологических данных.

Таксономические проблемы возникают в палеопалинологии и по иным причинам. Одна из них связана с морфологической интерпретацией признаков пыльцы и спор. Прежде всего часто бывает трудно или невозможно разграничить споры от пыльцы, мегаспоры от микроспор, микроспоры от изоспор. Поэтому широко используется термин миоспоры, относящийся к микроспорам, изоспорам, наиболее мелким мегаспорам, предпыльце и пыльце. У примитивных голосеменных, по-видимому, совмещалось проксимальное прорастание спор (как у птеридофитов) с опылением семязачатков, свойственным семенным растениям. Такая переходная стадия от спор к пыльце обозначается термином предпыльца (prepollen). Предполагается, что переход от проксимального прорастания к дистальному произошел независимо у разных голосеменных [1415]. У современных цикадовых стадия настоящей пыльцы не достигнута (дистальное прорастание зерен при проксимальном освобождении сперматозоидов). Положение многих ископаемых миоспор в ряду «споры—предпыльца—пыльца» остается невыясненным.

Другие понятийные и терминологические трудности связаны с недостаточной сохранностью структуры миоспор, с тем, что некоторые понятия имеют онтогенетический смысл, хотя их приходится прилагать к дефинитивным стадиям, а также просто с техническими трудностями. Например, сходные по облику элементы скульптуры могут продуцироваться в спороцитах, а могут иметь тапетальное происхождение — тельца Убиша, [2368]. Для разгра-

ничения этих признаков необходимы ультратонкие срезы миоспор разных стадий зрелости и их изучение под электронным микроскопом, что не всегда возможно (например, если приходится иметь дело с типовым материалом в ранее изготовленных препаратах). Часто в ископаемом состоянии плохо сохраняются тонкие детали скульптуры и структуры, нередко нацело исчезают отдельные слои спородермы как внешние, так и внутренние. Иногда от мешковой пыльцы сохраняются только мешки вместе с проксимальной частью сэкзины или, наоборот, только внутреннее тело (нэкзина). Изолированные тела могут симулировать безмешковую монокольпатную пыльцу. Случается, что сложенная «лодочкой» одномешковая пыльца тоже имитирует монокольпатную пыльцу [1419]. Долго считали, что у карбоновых каламитов в отличие от современных хвощевых споры лишены элатер. Однако более детальные исследования показали, что в спорах in situ свернутые элатеры просто трудно различимы, а у дисперсных спор они отрываются [1654]. Преодоление всех подобных трудностей требует лишь более тщательных исследований обычными методами, а не каких-либо особых методов или принципов.

Сложнее обстоит дело с изменчивостью пыльцы внутри таксонов и с параллелизмом изменчивости между таксонами. Многие признаки, играющие первостепенную роль в систематике миоспор, обнаруживают значительную изменчивость не только в пределах вида, установленного по целым растениям, но даже в пределах одного спорангия. Например, в основе систематики миоспор лежит их разделение на одно- и трехлучевые. Пыльца голосеменных делится на безмешковую и мешковую, а последняя — на одно-, двух- и трехмешковую (реже наблюдается большее число мешков). Для систематики пыльцы покрытосеменных важно количество пор и борозд. При изучении большого материала in situ все эти признаки обнаруживают изменчивость. В одном спорангии можно обнаружить одно- и трехлучевые споры, пыльцу с разным числом мешков, пор или борозд [959, 1101, 2339 и др.]. С другой стороны, одинаковые направления в изменчивости наблюдаются в разных таксонах, и полнота повторности в изменчивости тем больше, чем обширнее изучаемый материал.

Эти закономерности в изменчивости, если их не учитывать, являются постоянным источником таксономических ошибок, которые в свою очередь вызывают погрешность в палеофлористических, стратиграфических, филогенетических и иных заключениях. Приведем некоторые примеры.

Как известно, поздний палеозой был временем резкой палеофлористической дифференциации, устанавливаемой по макрофоссилиям. Однако общность миоспоровых комплексов разных палеофлористических областей, если исходить из опубликованных списков, довольно велика. Поэтому предпринимались неоднократные попытки сопоставлять отложения, соответствующие разным фитохориям, по комплексам миоспор. Например, граница карбона и перми в Гондване нередко проводится по массовому появлению

квазимоносаккатной пыльцы, поскольку то же явление наблюдается на границе этих систем в Европе. Присутствие рода *Vittatina* в Гондване также используется для отнесения пород к перми, поскольку этот род в Северном полушарии характерен именно для нее (хотя появляется там в среднем карбоне). Между тем, как уже говорилось, сходная по общей организации пыльца может быть свойственна разным группам растений. Квазимоносаккатная пермская пыльца Европы обычно связывается с лебахиевыми, а сходная пыльца Гондваны — с глоссоптеридами. Ребристая пыльца типа *Vittatina*, по-видимому, также могла принадлежать разным группам голосеменных. Характерная для верхнего палеозоя и триаса квазидисаккатная пыльца с ребристым телом известна у хвойных (*Rissikia*) и глоссоптерид (*Senotheca*). Этих данных вполне достаточно, чтобы не доверять приведенным стратиграфическим сопоставлениям.

Есть немало оснований утверждать, что сходство верхнепалеозойских миоспор Гондваны и северных материков — результат параллелизма, а не свидетельство флористической общности этих территорий.

Весьма поучителен пример с проблемой происхождения покрытосеменных. В юре и нижнем мелу известна пыльца, относившаяся к роду *Eucommiidites* и считавшаяся пыльцой покрытосеменных, неизвестных среди макрофоссилий. У *Eucommiidites* есть три борозды, сопоставлявшиеся с бороздами пыльцы покрытосеменных, хотя природа борозд (и даже их число) вызывали разногласия; см. подробнее [2101]. Однако дальнейшие исследования, в том числе электронно-микроскопические [1522], показали, что эта пыльца принадлежит голосеменным. То, что одноборозднная безмешковая пыльца может принадлежать как голо-, так и покрытосеменным, было известно давно. В настоящее время установлено, что аналогичная повторность свойственна и трехборозднной пыльце. Здесь, как и в случае с мешковой верхнепалеозойской пыльцой, мы встретили разнообразие там, где ожидали однообразие, и, наоборот, сходство, не подкрепляемое родством.

Эти и подобные им ошибки ставят перед палеопалинологией постоянную проблему. С одной стороны, понятно стремление поставить классификацию миоспор в соответствие с естественной системой целых растений, чтобы комплексы макрофоссилий можно было согласовывать с палинологическими данными. С другой стороны, косвенные соображения и просто догадки не должны подменять наблюдения и слишком сильно влиять на систематику и особенно номенклатуру дисперсных миоспор. Эта проблема принципиально не может быть решена сразу для всех случаев. Она должна решаться постоянно, составляя неизменный компонент палеоботанических исследований. Необходимо при этом учитывать не только сходство миоспор с теми, что были найдены in situ, и не только имеющиеся данные о закономерностях внутривидовой изменчивости спор и пыльцы, но и характер ассоциирующих макрофоссилий. Например, когда находка пыльцы *Asteropol-*

lis и Tricolpites, по морфологическим признакам близкой к пыльце покрытосеменных, в нижнем мелу Забайкалья подкрепляется находкой листа покрытосеменного типа [157], то отнесение этой пыльцы к покрытосеменным получает хорошее дополнительное обоснование. Наоборот, когда из докембрия указывались микрофоссилии, якобы принадлежащие спорам высших растений, а никаких иных остатков высших растений найдено не было, сама интерпретация таких микрофоссилий, как спор вызывала сомнения [178, 1416].

Недавно была установлена возможная ассоциация таких микрофоссилий с проблематичными водорослями из группы вендотенид [179]. О внутривидовой изменчивости миоспор можно составить представление и просто путем внимательного сравнения экземпляров, принадлежащих одному комплексу, т. е. используя метод монотопных выборок. Если материал достаточно обилен, то обычно удается проследить непрерывные морфологические ряды, связывающие различные по облику миоспоры. В этом отношении палеопалинологический материал не отличается от любого иного палеонтологического материала. Таким путем была продемонстрирована изменчивость верхнепалеозойской пыльцы типа *Vittatina* [3], квазимоносаккатной пыльцы верхнего палеозоя Индии [1874], триасовых спор со смешанным типом апертуры [1244]. Хотя можно привести немало других подобных исследований, общее их количество явно недостаточно.

После того как морфологические, таксономические и номенклатурные проблемы нашли приемлемое решение, перед палеопалинологом встают проблемы интерпретации данных. Сюда относится выяснение представительности палинологических комплексов, характера и причин их смены, их соответствия флоре и растительности территории, расшифровка вмытых и переотложенных миоспор, стратиграфических сопоставлений, палеофлористического районирования, филогении растений и флорогении. Всем этим проблемам посвящена огромная литература, в том числе многочисленные сборники и руководства, обзоры [см., например 520, 684, 846, 959, 1414, 1418, 1569, 2373].

Решение перечисленных и некоторых других проблем в палеопалинологии осуществляется примерно так же, как и вообще в палеоботанике. Главное отличие палеопалинологии в том, что ее объекты очень мелкие и обычно встречаются огромными массами. Из-за мелких размеров миоспоры, имеющие к тому же весьма устойчивые оболочки, рассеивались на большие расстояния, так что их ассоциации нередко дают представление лишь о суммарной ботанической характеристике крупных территорий (причем неопределенного размера). Это особенно характерно для комплексов из морских отложений или относящихся к территориям с бедной растительностью. Миоспоры легче чем другие растительные фоссилии подвергаются переотложению в более молодых осадках и вмыву по трещинам в более древние породы. Представительность комплексов миоспор сильно зависит от принятой техники

мацерации осадка и обогащения проб. Обилие миоспор в пробах создает технические трудности при составлении списков и спектров.

Говоря о палеопалинологии, мы имели в виду изучение миоспор высших растений (включая моховидные). Однако в последние десятилетия в число объектов палеопалинологии часто включаются все микрофоссилии с органической оболочкой (органостенные), выделяемые из пород палинологическими методами. Это споры грибов, цисты динофлагеллят, проблематичные микрофоссилии, объединяемые в группы акритарх и криптарх. Сюда же попадают микроскопические остатки некоторых животных. Как нередко случается в палеонтологии, объем дисциплины стал определяться не столько систематическим положением остатков, сколько их размерами, химическим составом и способом извлечения из пород. Поэтому современная палеопалинология стала разделом палеонтологии, изучающим любые органостенные микрофоссилии.

Против такого расширения объема палеопалинологии выдвигались возражения, вызываемые многочисленными организационными вопросами (например, должен ли палеопалинолог определять все органостенные микрофоссилии, попавшие в препарат, или он может передать определение цист динофлагеллят палеоальгологу). Однако появились и вопросы научные (например, надо ли включать в подсчеты и соответственно в палинологические спектры микрофоссилии, не относящиеся к высшим растениям). Ясно, что единого ответа на подобные вопросы не может быть дано. Для стратиграфических целей иногда целесообразно учитывать все остатки, выделенные при мацерации пород, но, скажем, для реконструкции растительности включать в палинологический спектр цисты водорослей бессмысленно. В то же время обнаружение в породе большого числа таких цист может указывать на присутствие в толще континентальных пород морского прослоя, который послужит ценным стратиграфическим маркером. Важно только не смешивать вопросы организационного характера с научными.

Палеоальгология. Хотя ископаемые водоросли по числу описанных родов сравнимы с высшими растениями и не реже встречаются в ископаемом состоянии, вопросы их морфологии и систематики разработаны гораздо хуже. В целом палеоальгология при определении таксонов высшего ранга (от порядка и выше) ориентируется преимущественно на систематику современных водорослей. Поэтому для общей систематики водорослей ископаемый материал имеет второстепенное значение. Так же обстоит дело при морфологической интерпретации вымерших форм.

Основные трудности для палеоальгологии создает само распределение ископаемых форм разного облика по высшим таксонам. Если у животных и высших растений таксонам наиболее высокого ранга (типам у животных и отделам у растений) соответствуют достаточно хорошо выделяющиеся уровни общей мор-

фологической организации (морфологические или таксономические архетипы), то у водорослей в один отдел могут входить формы от одноклеточных с простым жизненным циклом до многоклеточных с весьма сложными талломами и сложным жизненным циклом. При этом в разных отделах водорослей повторяются ступени общей организации (одноклеточные, нитчатые, пальмеллоидные и т. д.), которые иногда эпиморфологически поразительно сходны у представителей разных отделов.

Подразделение современных водорослей на отделы и другие таксоны высшего ранга производится преимущественно по признакам, сохранение которых в ископаемом состоянии или не происходит вовсе, или случается крайне редко (состав пигментов, наличие и строение жгутиков у подвижных форм, строение гаметангиев и др.). Поэтому систематическое положение очень многих ископаемых водорослей остается дискуссионным. Это касается и тех родов, которые традиционно включаются в определенные отделы скорее по косвенным второстепенным, чем по надежным таксономическим признакам (например, принадлежность соленопоровых водорослей нижнего палеозоя к багрянкам не подтверждена находками органов размножения). О строении слоевищ часто приходится судить лишь по строению известкового чехла, где от клеток и органов размножения остаются лишь полости. Неудивительно, что систематическое положение многих таких фоссилий определяется различно. Например, кембрийский род *Epiphyton* помещался в красные, зеленые и синезеленые водоросли. В отношении некоторых фоссилий неясно, принадлежат ли они водорослям или животным (губкам, кишечнополостным, фораминиферам).

Трудности в систематике водорослей связаны еще и с тем, что у них наблюдаются признаки, не поддающиеся гомологизации. Например, у девонских *Protosalvinia* в специальных полостях размещаются необычные булавовидные органы [2013]. Неясно, с какими органами современных водорослей их можно гомологизировать. У девонских же спонгиофитовых водорослей описаны своеобразные капсулы, которые растрескивались и становились похожими на устьица высших растений [451]. Гомологи этих органов также неизвестны. Наконец, у ископаемых водорослей известны структуры, которые внешне сходны со структурами высших растений (например, окаймленные поры на трубках *Prototaxites*, трахеиподобные клетки со спиральными утолщениями у *Orestovia*, трехлучевые споры с устойчивой к мацерации экзиной у *Protosalvinia* и др.). Возможно, что в каких-то случаях появление подобных структур чисто конвергентное, но может быть мы имеем дело и с группами водорослей, давших начало высшим растениям.

Сталкиваясь с необычными, не поддающимися интерпретации структурами ископаемых водорослей, палеоальгологи обычно все же пытаются найти их современные гомологи, хотя вполне возможно, что вымершие группы имели «вымершие» органы (как утрикулы у ископаемых харофитов).

В прошлом могли существовать водоросли, относящиеся к полностью вымершим таксонам очень высокого ранга, вплоть до отделов. На такую возможность указывают проведенные в последние годы исследования рецептакулитов и сходных с ними фоссилий. Высказывались мнения, что к водорослям могут относиться соаниты, афросальпингоиды и археоциаты (последние обычно считаются особым типом животных). Если эти организмы действительно окажутся в числе водорослей, то скорее всего это будут представители вымерших классов или даже отделов (правда, рецептакулиты сближались с зелеными водорослями). С другой стороны, палеоальгологи уже не раз сталкивались с тем, что для очень своеобразных и считавшихся вымершими таксонов водорослей удавалось подыскать современные аналоги из числа редких или плохо изученных групп.

Так, палеозойские тасманиты, оболочки которых порой встречаются огромными массами и даже целыми углеподобными пластами, удалось сблизить с празинофитовыми водорослями. Последние сейчас включаются в число зеленых водорослей в ранге класса, но не исключено, что в будущем их придется выделить в самостоятельный отдел. У многих современных водорослей недостаточно изучен полный жизненный цикл. В частности, у динофлагеллят долго не было изучено разнообразие цист. Когда оболочки цист встречались в ископаемом состоянии, то их правильно относили к динофлагеллятам, но считали особыми нетабулированными формами. Лишь позже стало ясно, что это оболочки цист, а не активных стадий. В дальнейшем оказалось, что к цистам динофлагеллят принадлежат и многие проблематичные органостенные микрофоссилии, широко распространенные в нижнем палеозое.

Недостаточная изученность современных водорослей, особенно из морского планктона, приводит к трудностям в систематике и тех групп, общее систематическое положение которых очевидно. Например, у диатомовых водорослей внутривидовая изменчивость панциря, отчасти из-за смены поколений, может быть очень высокой. Случалось, что описанные в литературе современные виды и даже роды затем оказались формами, принадлежащими одному виду. Учесть такую возможность у ископаемых форм очень трудно. К этому надо добавить, что и общая систематика современных форм недостаточно разработана. У тех же диатомовых обычно используемая система Ф. Шютта и Ф. Хустедта явно неудовлетворительна.

Пожалуй, наибольшие сложности связаны с систематикой акритарх и нитчатых водорослей нижнего палеозоя и докембрия. У многих из них оболочки несут недостаточное количество диагностических признаков, иногда трудно отделить первичные признаки от вторичных, связанных с захоронением и воздействием бактерий и грибов. При всем том для этих фоссилий было введено очень большое количество таксонов с нечеткой, недостаточной и даже ошибочной характеристикой. Распределение многих из описанных родов по отделам проблематично, а в отношении некоторых родов

нельзя сказать, относятся ли они к прокариотам (синезеленым водорослям) или эквариотам. Одни и те же формы включались одними исследователями в зеленые водоросли, а другими — в синезеленые. Соответственно те структуры, которые одними интерпретировались как клеточные оболочки, другими описывались как преобразованные слизистые чехлы.

Этот перечень трудностей, с которыми сталкиваются палеоальгологи, можно продолжить. Их преодоление обычно мыслится прежде всего как введение ископаемых форм в одну систему с современным путем углубленного изучения тех и других.

Безусловно, это необходимое направление в исследованиях. Однако для более эффективной инвентаризации имеющихся и поступающих материалов и для более быстрого вовлечения водорослевых фоссилий в стратиграфическую практику, вероятно, нужна разработка всеобъемлющей формальной системы, сходной с той, которая используется в палеопалинологии. Нужны формальные надродовые группировки, в которых роды могут размещаться по действительно наблюдаемым, а не косвенно реконструируемым признакам. Статус таких группировок имеют некоторые семейства, выделявшиеся для палеозойских известковых водорослей. Общее количество уже описанных родов ископаемых водорослей приближается к 2000. Из них примерно половина отнесена к отделам и классам, а остальные в лучшем случае гипотетически сближены с современными высшими таксонами. Наиболее полно такая систематика ископаемых водорослей представлена в руководстве Х. Таппан [2354]. В то же время ясно, что, не имея формальной и, в сущности, поисковой системы для этой массы родов, разобраться в них уже невозможно. Кроме того, наверное, стоит воздерживаться от прямого отнесения к современным таксонам тех фоссилий, у которых нужные диагностические признаки подменялись второстепенными внешними признаками. Такие фоссилии можно группировать в надродовые таксоны неопределенного систематического положения, как это делали в отношении рецептакулитов. Наконец, полезной может быть практика условного отнесения родов к надродовым таксонам на правах сателлитных родов [652].

Отметим, что в литературе до сих пор все эти вопросы не рассматривались применительно ко всем ископаемым водорослям. Теоретические вопросы систематики ископаемых форм разбирались независимо для кокколитов, диатомовых, динофлагеллят и др. Думается, что, поскольку таксономические трудности в разных группах повторяются, было бы полезно проанализировать их и попытаться найти общее приемлемое решение, не ограничиваясь отдельными группами.

Известковый нанопланктон. В настоящее время понятием «известковый нанопланктон»[1] объединяют в палеонтологии довольно разнородные микрофоссилии, размер целого панциря которых не

[1] От латинизированного греческого «*nanos*» — карлик.

превышает 50 мкм. Несмотря на формальность и искусственность такого объединения, этот термин, так же как и термин «известковые нанофоссилии», прочно вошел в международный лексикон микропалеонтологов. Естественно, что в такой сборной группе ископаемых количество видов велико и продолжает неуклонно расти. В одиннадцати томах выпускаемого А. Фариначчи «Каталога известковых нанофоссилий» собрано описание 2750 таксонов и, хотя среди них немало синонимов, эта цифра далеко не исчерпывает действительное их многообразие.

Среди этой группы микроорганизмов резко преобладают как по количеству таксонов, так и по массовому развитию остатки одноклеточных золотистых водорослей — кокколитофорид (тип Chrisophyta класс Chrisomonadineae). В последнее время в связи с установлением нового типа Haptophyta Hoek, 1978 многие неонтологи, а за ними и палеонтологи относят кокколитофорид к этому типу и классу Haptophyceae Christensen, 1962. Благодаря тому, что представители этого порядка в изобилии обитают и в наши дни в водах Мирового океана, а фрагменты их панциря — кокколиты в значительной степени слагают известковые пелагические илы, биология кокколитофорид изучена, хотя и неисчерпывающе, но все же довольно хорошо.

В настоящее время известно, что кокколиты начинают формироваться в аппарате Гольджи, а затем выводятся на поверхность клетки. Жизненный цикл некоторых ныне живущих кокколитофорид включает как неподвижные, так и подвижные стадии (формы), снабженные панцирем из резко отличных кокколитов. Наблюдались также стадии, когда клетки были совсем лишены кокколитов. У современных видов нередко отмечается диморфизм кокколитов в пределах одной коккосферы (панцыря), однако среди ископаемых коккосфер древнее четвертичного возраста ярко выраженного диморфизма пока не отмечено.

То обстоятельство, что в подавляющем большинстве случаев в ископаемом виде палеонтологи имеют дело лишь с отдельными кокколитами (размер которых исчисляется первыми микрометрами) или даже с их фрагментами порождает специфику изучения нанофосилий и, естественно, свои проблемы. Подобно тому, что наблюдается, например в палеопалинологии, для систематики и таксономии кокколитофорид характерен двойственный подход. Систематика современных представителей кокколитофорид базируется на биологических признаках, во многом установленных еще в начале века Х. Ломаном [1890]. Таксоны выделяются по количеству жгутиков, обрамлению «ротового отверстия», форме клетки и т. п. В том случае, когда изолированные четвертичные кокколиты соответствуют фрагментам панциря живых клеток, биологическая классификация применяется и для этих ископаемых. Однако в огромном большинстве случаев для ископаемых кокколитофорид ничего не известно не только об особенностях клетки, но даже и о строении целой коккосферы. Поэтому специалистам по ископаемому нанопланктону приходится пользоваться формаль-

ной классификацией, основанной на морфологии изолированных кокколитов [1201, 1387, 1433, 2075 и др.]. Основы такой классификации были заложены работами Э. Камптнера, Г. Дефляндра и других исследователей в 30—50-х годах нашего века. Г. Дефляндр, сознавая ее условность, даже предложил особые таксономические категории: когорта, центурия, манипула. Однако в настоящее время они практически никем не используются. В ряде случаев морфологическая классификация кокколитов, правда, подкрепляется прослеживанием их изменений во времени, даже с применением математической статистики, но при этом не следует все же забывать, что это «эволюционные ряды» только морфологии фрагментов панциря организмов.

Вторая особенность изучения нанофоссилий — чисто методическая. Исключительно малые размеры сильно затрудняют их изучение с помощью обычных микроскопов, поэтому освоение электронно-микроскопических методов исследования (которые и начали внедряться в палеонтологию с нанофоссилий в середине 50-х — начале 60-х годов нашего столетия) привело, можно сказать, к второму их открытию. Помимо того, что с помощью электронных микроскопов было описано значительное количество новых таксонов нанофоссилий, большинство старых также подверглось переизучению на новой основе. Даже само понятие «голотипа» ввиду специфики электронно-микроскопических исследований относится сейчас часто не к самому органическому остатку, который при изготовлении реплик растворяется, а к электронно-микроскопическому негативу, полученному при съемке оригинала.

Первоначально применение электронной микроскопии вызвало новые проблемы, связанные с трудностью сопоставления информации по морфологии нанофоссилий, полученной на микроскопическом и электронно-микроскопическом уровнях. Однако с накоплением фактического материала и освоением сканирующей электронной микроскопии, позволяющей получить изображение в непрерывном широком диапазоне увеличения (от первых сотен до нескольких тысяч раз), эти проблемы в значительной части разрешены или успешно решаются, а таксономический разнобой, характерный для 60-х годов нашего века, сменяется созданием общеупотребительных таксономических систем, как для кокколитофорид, так и для нанофоссилий вообще.

На второе место после кокколитофорид по распространению и значению для стратиграфии следует поставить звездообразных нанофоссилий — дискоастеров (Discoasteroceae), характерных для палеогена и неогена. Хотя большинство нанологов рассматривает их в качестве особого семейства в составе кокколитофорид, действительное их систематическое положение дискуссионно. Считается, что к началу плейстоцена организмы, продуцировавшие дискоастеры, вымерли. Однако в арктических водах как будто удалось обнаружить живые клетки с заключенными в них различными типами астеролитов, на основании чего было выделено новое семейство Dinoasteromonadaceae, невыясненного систематического

положения [1388, 1389]. Новых подтверждений справедливости такого понимания дискоастерид пока не получено.

Еще более дискуссионно систематическое положение таких более мелких групп нанофоссилий, как известных с мезозоя торакосферид, юрских и меловых наноконид, позднемеловых микрорабдулид, палеоценовых фасцикулитов, палеогеновых и неогеновых сфенолитов, неогеновых и четвертичных цератолитов и др. Несмотря на то что биологическая принадлежность этих известковых образований неизвестна и, по-видимому, в большинстве своем так и не будет выяснена, многие представители этих групп имеют большую стратиграфическую ценность и удовлетворяют требованиям, предъявляемым к зональным видам. Поэтому им нередко отдается преимущество перед кокколитофоридами, среди которых преобладают «транзитные виды».

Остается все еще не выясненным до конца вопрос о возрасте древнейших известковых нанофоссилий. В самом начале их изучения указывалось на распространение кокколитов с кембрия [1681]. Эти сведения, не подкрепленные иллюстративным материалом, повторялись во многих учебниках и руководствах по палеонтологии вплоть до наших дней, однако не находили подтверждения в более поздних исследованиях. Лишь в немногих новых публикациях отмечались палеозойские наноостатки: в нерасчлененном силурородевоне Северной Африки [1489], в карбоне США [1625, 2016], в перми Турции [2090]. Однако либо оставалась неясной систематическая принадлежность этих нанофоссилий, либо возникали сомнения в их залегании. Недавно почти одновременно и независимо с помощью электронного микроскопа были обнаружены остатки нанопланктона в среднем и верхнем триасе Средиземноморья [2015] и нижнем триасе северо-востока Сибири [1202]. Изученные нами нанофоссилии в отличие от средиземноморских находок в ряде случаев обладают довольно хорошей сохранностью, и принадлежность их к кокколитофоридам не вызывает сомнения. Таким образом, существование кокколитофорид в палеозое обретает реальное обоснование.

Подводя итог обзору, освещающему некоторые аспекты исследований ископаемого нанопланктона, нельзя не подчеркнуть, что открытый полтора века тому назад [1541], но интенсивно и углубленно изучающийся лишь последние два десятилетия, он с успехом применяется для решения вопросов биостратиграфии и осадконакопления. Несмотря на то что дискутируется выделение «нанопланктонных зон» или «стратиграфических уровней», известковые нанофоссилии уже сыграли чрезвычайно важную роль в стратиграфическом расчленении осадков океана, особенно при глубоководном бурении, осуществляемом «Гломаром Челленджером». Именно благодаря им в последние годы удалось создать межрегиональные стратиграфические схемы, охватывающие интервал от юрских отложений до голоцена. Это выводит данную группу на одно из ведущих мест в современной биостратиграфии.

4.3. ФИЛОГЕНЕТИКА

Филогенетика — это совокупность методов реконструкции и интерпретации филогенеза, т. е. основных событий эволюции конкретных групп организмов. Реконструкции и интерпретации подлежат любые события в эволюции изучаемой группы — эволюционные изменения морфологии, физиологии, экологии, биоценотических отношений и т. д. и, в частности, хронология, география, характер, направление, причины, закономерности и значение всех этих изменений. Однако большая часть данных вопросов решается методами соответствующих разделов биологии, геологии, географии и т. д., а собственные методы филогенетики, составляющие ее специфику, направлены лишь на реконструкцию родственных отношений между группами организмов.

Проблемы филогенетики в указанном, более узком смысле за последние 20—25 лет стали необычайно популярными, особенно в зарубежной литературе. Объясняется это появлением концепции так называемой филогенетической систематики или кладизма, созданной В. Геннигом [1724—1730]. В этой концепции выделяются два аспекта — таксономический и филогенетический. Первый из них, подробно рассмотренный ранее [см. 4.1], представляется весьма спорным [832, 858], но его историческое значение как мощного стимула, привлекшего внимание к принципам таксономии и обеспечившего их новое осмысление и развитие, очень велико. Еще более значителен вклад В. Геннига в филогенетику, именно в формализацию ее процедуры, создание четких и ясных принципов реконструкции филогенеза.

Как уже отмечалось, литература по филогенетике весьма обширна и число публикаций все время растет. Помимо работ самого В. Геннига, значительный интерес представляет журнал Sistematic zoology», где с начала 70-х годов постоянно публикуются статьи по филогенетике, рецензии на работы по филогенетике и отчеты о многочисленных конференциях и симпозиумах. Следует упомянуть еще несколько работ, опубликованных в других изданиях, включая и некоторые из тех, где проблемы филогенетики рассматривались независимо от дискуссий вокруг кладизма [188, 855, 887, 1033, 1037, 1549, 1580, 1704, 1720, 2086, 2491].

В этой главе не будет отражено все разнообразие подходов, точек зрения и направлений исследований по филогенетике. В частности, почти не затрагивается весьма популярное сейчас направление — кладистика, цель которого разработка математических методов расчета кладограмм (древовидных схем, отражающих степень относительного родства анализируемых групп независимо от их хронологической последовательности).

Предпосылки и предварительные условия филогенетической реконструкции. Реконструкция филогенеза никогда не начинается «с нуля». Очевидно, что даже открыв совершенно новую группу живых существ с еще неясными родственными связями между ее членами и между ней и ранее известными группами (наиболее

ярким примером может служить фауна венда-эдиакария), исследователь начинает с предварительного объединения коллекционных экземпляров в иерархически организованные группы, вначале часто не определяя даже их таксономического ранга и давая им совершенно условные названия. Эта предварительная иерархия групп оказывается одновременно первым черновым наброском родственных отношений, рабочей гипотезой филогенеза. Поэтому филогенетика представляет собой в действительности процесс не столько создания заново схемы родственных отношений, сколько проверки и улучшения уже имеющихся представлений (так же, как и систематик обычно не столько строит совершенно новую классификацию, сколько улучшает имеющиеся). Эти более ранние представления широко, но часто в неявном виде используются в анализе признаков (см. ниже) и для сопоставления с полученными новыми результатами с целью выявления различий и анализа их возможных причин. Однако для простоты и четкости изложения формальные схемы филогенетической процедуры описываются здесь именно для случая реконструкции филогенеза без использования ранее существующих гипотез. Излагаемые здесь схемы идеализированы и не претендуют на описание реального пути использования. Реальные же реконструкции филогенеза слишком сложны для описания, поскольку технические, легко формализуемые элементы исследования там тесно переплетены с творчеством и даже с искусством. Необходимо все же отметить, что задачи эти в основном решаются итеративно, с многократным повторением однажды пройденного этапа, но с учетом все более и более широкого круга данных. Вначале на основе беглого знакомства с данными создается, причем часто помимо и даже против воли исследователя, первая рабочая гипотеза о характере связей между свойствами изучаемого объекта. Более внимательное изучение объекта (в данном случае — исследуемой совокупности животных или растений) обнаруживает как несоответствие наших представлений объекту в тех или иных деталях, так и особенности объекта, позволяющие выдвинуть новые и углубить прежнюю гипотезу. Гипотеза пересматривается и вновь сравнивается с объектом — и так до тех пор, пока итерации (повторные подходы) не перестают сколько-нибудь существенно уточнять наши представления.

Рассмотрим теперь некоторые более общие проблемы, связанные с реконструкцией филогенеза. Важнейшая из них состоит в том, что в биологии, в отличие от математики, невозможны строгие доказательства. Биологическую гипотезу можно опровергнуть, можно собрать множество фактов, согласующихся с ней, и не обнаружить ей противоречащих, тем самым показав, что гипотеза правдоподобна, но строго доказать ее невозможно в принципе. Более подробно эта сложная и далекая от разрешения проблема обсуждается К. Поппером [835]. Для наших целей достаточен упрощенный подход в виде первоначальной концепции К. Поппера. Действительно, в филогенетике, например, принципиально

невозможно строго доказать, что вид А является предком вида В, поскольку о родственных отношениях судят, опираясь, во-первых, на стратиграфические отношения ископаемых, во-вторых, на сходство и различие признаков. Однако палеонтологическая летопись не бывает полной настолько, чтобы мы могли проследить историю видов поколение за поколением, исключив на 100 % возможность миграций, а признаки, как известно, подвержены конвергенциям, обратному развитию и т. п. Конечно, надежность этих данных в некоторых случаях может быть весьма велика, но все же не абсолютна.

Из сказанного вытекает несколько важных следствий. К. Поппер и его последователи утверждают, что раз гипотезы не могут быть строго доказаны (верифицированы), критерием научности концепций остается только их опровержимость (falsifiability). Выдвигаемые концепции, чтобы быть научными, должны указывать пути и способы их проверки, указывать эксперименты (или наблюдения), результаты которых могут оказаться несовместимыми с предложенной гипотезой. Эта точка зрения слишком категорична, поскольку предполагает возможность постановки однозначных экспериментов, все обстоятельства и условия которых строго контролируемы, хотя в биологии эта цель столь же недостижима, сколь и окончательная верификация гипотезы. Все эти обстоятельства необходимо учитывать в филогенетических, равно как и в любых других биологических исследованиях.

Таким образом, все наши построения лишь более или менее вероятны, и мы не можем рассчитывать на построение истинной схемы филогенеза. В частности, сходство двух конкретных групп организмов по конкретному признаку нельзя абсолютно уверенно квалифицировать ни как унаследованное, ни как конвергентное. Мы должны принять то, что кажется более правдоподобным, не забывая о степени правдоподобности нашего решения. Фактически исследователь так и поступает, но полезно сформулировать эту методологию более четко. Так, принимая решение о характере признака (точнее, о его генезисе и соответственно о генетическом типе — конвергентный он или унаследованный, а в последнем случае — унаследованный от ближайшего или более далекого предка), мы осознанно или неосознанно опираемся на некоторые априорные гипотезы, наименее рискованные, судя по нашему предыдущему опыту, но в каждом отдельном случае подлежащие проверке (попытке опровержения). Иногда такого рода гипотезы именуются постулатами, но постулаты в общепринятом понимании не подлежат проверке, тем более в каждом отдельном случае. Значительно точнее этому типу гипотез соответствует юридическое понятие презумпции, определяемое как факт, принимаемый юридически достоверным, пока не доказано обратное. В качестве примера презумпции, служащей (обычно неосознанно) опорой в филогенетическом исследовании, сформулируем презумпцию унаследованности: сходство двух групп организмов по какому-то признаку является унаследованным (неконвергентным), если нет

надежных свидетельств противного. Эта презумпция означает фактически, что сходство, по нашему мнению, в общем и целом чаще бывает унаследованным, чем конвергентным (или по иным причинам мы меньше рискуем, считая сходство унаследованным), но что всегда нужно искать способ это проверить. Другие презумпции филогенетики сформулированы ниже.

Возникает вопрос. Неужели здание нашей науки построено столь ненадежными методами и на столь ненадежном основании? Почему же ее выводы и предсказания не рассыпаются ежеминутно в прах при столкновении с действительностью, с практикой? Ответ на этот вопрос следует из достижений той же биологии. Живые организмы также построены, как известно, из весьма ненадежных элементов и тем не менее они весьма надежны — прежде всего за счет многократного дублирования ненадежных элементов, за счет параллельных систем контроля и репарации и т. д. Так и биология — каждый ее шаг, каждая гипотеза многократно проверяется на совместимость как с фактами, так и в особенности с другими, ранее высказанными и уже выдержавшими ряд проверок гипотезами. Это и обеспечивает значительную хотя и не абсолютную устойчивость научных представлений [см., например, 554].

Формальная процедура филогенетики. Первый необходимый этап реконструкции филогенеза — фиксация границ группы, филогенез которой подлежит восстановлению, и нижнего таксономического уровня анализа, т. е. ранга групп, принимаемых в данном исследовании далее неделимыми, элементарными (мы можем изучать и родственные отношения видов данного рода, и классов данного типа). После этого можно начинать реконструкцию генеалогии, т. е. системы кровного родства, системы связей между предками и потомками. Поскольку предки не всегда известны, важными элементами генеалогических схем являются сестринские группы — группы (пары, тройки и т. д.) наиболее близкородственных форм, независимо произошедших от общего предка.

Основные методы генеалогической реконструкции — анализ распределения групп и анализ признаков. В первом случае сопоставляются группы, во втором — реконструируются их отношения по распределению разных категорий признаков. Учитывая, что один из важнейших методов анализа распределения групп — хронологический (последовательность ископаемых форм во времени), возникает желание считать этот метод прямым, а все прочие — косвенными методами реконструкции. Это ошибочно, поскольку исчерпывающая палеонтологическая последовательность, как уже говорилось, невозможна, а случаи существенного приближения к ней весьма редки; в противном случае (например, в неутихающем споре между сторонниками концепции punctuated equilibris, что переводится как перемежающееся или прерывистое равновесие) его участники не оперировали бы столь удручающе небольшим числом сколько-нибудь надежных последовательностей [1035]. Ориентироваться на такие исключения опасно, поэтому лучше счи-

тать хронологический метод косвенным, опирающимся лишь на презумпцию древности (из двух близких групп более древняя является предком более молодой, если нет надежных свидетельств противного) и обязательно требующим проверки (попытки опровержения) любыми доступными методами. При этом важно помнить, что применимость хронологического метода зависит от ранга и от характера (в конечном счете от систематической принадлежности) группы, но это в той или иной мере свойственно всем филогенетическим методам.

Хронологический метод — не единственный вариант метода анализа распределения групп. В частности, наряду с ним иногда может использоваться географический метод (если состав той или иной группы в одном регионе соответствует более раннему этапу эволюции, чем в другой). Успех зависит от того, насколько точно биогеографические различия воспроизводят хронологические. Поскольку точность в данном случае обычно невелика, пользоваться этим методом следует крайне осторожно.

Еще один широко распространенный метод — паразитологический. Он приложим не только к паразитам и их хозяевам, но и к другим ситуациям, например, когда одна группа организмов экологически тесно ассоциирует с другой (комменсал и его хозяин, специализированный хищник и его постоянная жертва, специализированный фитофаг и его кормовое растение и т. д.) Эволюция таких пар нередко тесно связана, и неясные моменты генеалогии одной группы можно реконструировать по аналогии с другой. Однако до того как установлен параллелизм по крайнем мере некоторых участков генеалогических схем, пользоваться этим методом не следует потому, что число исключений очень велико.

Процедура анализа признаков — ключевая в филогенетике [2349], и ценнейшим, на наш взгляд, вкладом В. Геннига в филогенетику была именно четкая формулировка целей этого анализа. Не будем подробно разбирать вопрос о том, что следует считать признаком — это проблема не только филогенетики, но и всей сравнительной биологии. Ограничимся лишь формулировкой нашей позиции, согласно которой в качестве признака может рассматриваться любое свойство, демонстрирующее сходство и отличие двух и более организмов, их частей или их групп, включая как стабильные внутри данного объекта, так и изменчивые свойства, спектр и характер этой изменчивости, в том числе характер и спектр отклонений от нормы (тератология и т. п.).

Часто говорят, что данные организмы (их группы, органы и т. п.) различны (сходны) по таким-то признакам. Во многих случаях этого достаточно, но для наших целей удобно различать признак и его состояние, модальность (character и character state англоязычных авторов). Например, если признак — окраска, то его модальностями будут темная и светлая, пестрая и однотонная окраска и т. д. Если признак — строение передних конечностей позвоночных, то его модальности — плавник, нога, рука, крыло, ласт и т. д.

Анализ признаков состоит в квалификации их модальностей соответственно их генезису; различают три главных категории — апоморфию, плезиоморфию и конвергенцию (гомоплазию). Последняя категория не требует дополнительных пояснений помимо того, что в конвергенцию включают вместе с другими случаями независимо приобретенного сходства также реверсию — обратное развитие признака, ведущее к конвергенции с исходным состоянием.

Апоморфия и плезиоморфия (буквально — далекое и близкое от исходного строения) различаются лишь в прямом сравнении: из двух модальностей одного признака апоморфна более молодая эволюционно вторичная, т. е. возникшая как модификация более древней, плезиоморфной модальности[1]. Естественно, что для признака, включающего более двух модальностей, одна из них может быть апоморфна относительно другой и плезиоморфна по сравнению с третьей (в рассмотренном ранее примере такое место занимает нога по отношению к плавнику и руке соответственно).

Сходство по апоморфии есть синапоморфия и интерпретируется она у́же, чем апоморфия, именно как сходство по модальности, возникшей у ближайшего общего предка сравниваемых групп после отщепления предков всех других групп и потому исходно свойственной только сравниваемым группам (и их потомкам). Сходство по плезиоморфии (симплезиоморфия) интерпретируется как сходство по модальности, возникшей у более отдаленного предка, и потому исходно свойственной каким-то другим группам, кроме сравниваемых и их потомков, но вторично утраченной и замещенной апоморфиями у других (не симплезиоморфных) групп. Соответственно аутапоморфией называется отличие по апоморфии — модальности, возникшей у непосредственного предка данной группы после отделения предков других близких групп и потому исходно отсутствовавшей у этих последних. Наоборот, аутаплезиоморфия — отличие одной группы от другой (других) по модальности, возникшей до дивергенции их предков и первоначально свойственной всем группам, но вторично утраченной (замещенной апоморфиями) у некоторых из них. Графически все эти понятия[2] изображены на рис. 119.

Сопоставим категории признаков с генетическими (в смысле их генезиса) категориями групп (таксонов). Обычно говорят

---

[1] Это определение плезиоморфии использовано некоторыми авторами [2093] как основание для переопределения признака таким образом, что плезиоморфия оказывается случаем отсутствия признака. После этого утверждается, что группы, выделяемые по сходству в плезиоморфных признаках (например, рептилии без птиц и млекопитающих; такие группы именуются парафилетическими), в действительности сходны по отсутствию признака и потому не имеют права на существование. Правомерность такой процедуры вызывает сомнение.

[2] В литературе встречаются и другие производные понятия, из которых следует отметить криптапоморфию — ложную плезиоморфию, возникшую в результате реверсии апоморфной модальности к исходному состоянию, и диапоморфию — отличие близких групп по разным апоморфиям, т. е. модальностям, отклонившимся от плезиоморфной в разных направлениях [1444].

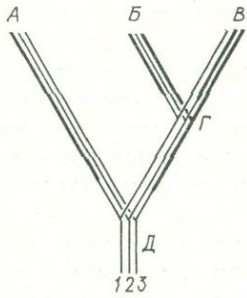


Рис. 119. Схема эволюции видов *А—Д* по признакам *1*, *2*, *3*. *Составил А. П. Расницин, оригинал.*

А, *Б*, *В* — сравниваемые группы; *Г*, *Д* — их предки; *1*, *2*, *3* — признаки, причем их плезиоморфные модальности изображены тонкой, апоморфные — толстой линией; *А* и *Б* конвергентны, а *В* — аутплезиоморфна по признаку *1*; *А* и *Б* симплезиоморфны, *В* — аутапоморфна по признаку *2*; *А* аутплезиоморфна, *Б* и *В* синапоморфны по признаку *3*

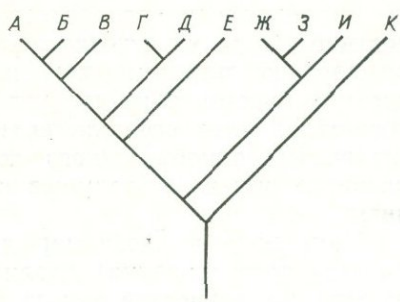


Рис. 120. Филогенетическое древо десяти видов. *Составил А. П. Расницин, оригинал.*

о моно- и полифилетических группах, но в данном случае необходима более дробная классификация с монофилией, подразделенной на пара- и голофилию. Общепринятые, хотя и не строгие определения описывают монофилию как происхождение группы от одного предка, а полифилию — от многих. Приложение этих определений к рис. 119 показывает, что группа *БВ* монофилетична, так как сходна по возникшему у ее предка *Г* признаку *3*, тогда как группа *АБ* полифилетична, так как объединяющий и характеризующий ее признак *1* возник независимо у разных членов группы и, следовательно, сама группа возникла от разных предков (от *Г* и непосредственно от *Д*). Впрочем, если мы будем ориентироваться на признак *2*, группа *АБ* окажется монофилетичной, возникшей одним корнем от одного общего предка *Д*, но впоследствии отщепившей от себя группу *В*.

Обобщая эти нестрогие рассуждения и учитывая выводы В. Геннига и его последователей, с одной стороны, П. Д. Эшлока [1283] 1824], А. Г. Пономаренко и А. П. Расницына [832, 858], с другой, можно определить полифилетическую группу как группу, объединенную по конвергентному признаку или признакам (*АБ* по признаку *1* на рис. 119), так что ближайший общий предок всех членов группы по этому признаку (признакам) не является членом этой группы. Монофилетическая группа (в классическом понимании) — это группа, объединенная по синапоморфии или по симплезиоморфии, так что ближайший общий предок по тому же признаку (признакам) является членом этой группы (в понимании В. Геннига и у ранних его последователей это монофилия и парафилия вместе). Более детально парафилетическая группа — это группа, выделенная по симплезиоморфии (*АБД* по признаку *2*)

и, следовательно, включающая не всех потомков ближайшего общего предка ее членов, тогда как голофилетическая группа выделена по синапоморфии (*БВГ* по признаку *3*) и включает всех потомков общего предка. Чтобы отразить возражения против определений, опирающихся на понятие ближайшего общего предка [2490], уточним, что под ближайшим общим предком понимается последний в ряду предков перед дивергенцией, впервые разделившей членов данной группы; о ближайшем общем предке вида в этом контексте говорить вообще не приходится, так как вид не состоит из эволюционно независимых членов.

Из приведенных определений следует, что для реконструкции генеалогии группы необходимо и достаточно знания полного набора голофилетических (охарактеризованных синапоморфиями) ее подгрупп. Например, если мы изучаем род с десятью видами *А—К* (рис. 120) и если нам каким-то образом удалось установить, что синапоморфии по разным признакам очерчивают голофилетические группы видов *АБ*, *АБВ*, *ГД*, *АБВГД*, *АБВГДЕ*, *ЖЗ*, *ЖЗИ*, *А...И*, *А...К* и других голофилетических групп в роде нет, то легко проверить, что генеалогия рода реконструируется однозначно и без затруднений. Таким образом, если выявлен набор голофилетических подгрупп анализируемой группы, то для завершения реконструкции ее генеалогии остается только установить, происходят ли наиболее близкородственные подгруппы одна от другой или они являются сестринскими, т. е. происходящими независимо от общего предка. Это устанавливается с помощью аутопоморфий: если один из ближайших родичей лишен их (*Г* по отношению к *Б* и *В* на рис. 119), то это и есть предок, если же все они обладают своими аутапоморфиями, т. е. диапоморфны (*Б* и *В* на том же рисунке), то мы имеем дело с сестринской группой.

Отсюда можно было бы сделать вывод, что для реконструкции генеалогии группы необходимо и достаточно иметь по одной синапоморфии на каждый узел дендрограммы, отражающей генеалогию, и по одной аутапоморфии на каждое ее окончание. Кладисты иногда почти так и утверждают, говоря, что лучше иметь по одной надежно обоснованной синапоморфии на каждый узел, чем много, но слабо обоснованных. Этот вывод чересчур оптимистичен, поскольку он предполагает возможность безошибочной идентификации синапоморфий, но он и опасен, так как расхолаживает исследователя в его поисках дополнительных, дублирующих синапоморфий. А такой поиск совершенно необходим, поскольку идентификация плезиоморфной и апоморфной модальностей и особенно выявление конвергенций часто бывают очень трудными и чреваты ошибками, которые легче всего выявляются именно при использовании многих признаков. В частности, ложные синапоморфии образуют с истинными противоречивое распределение; две группы, очерченные разными синапоморфиями, перекрываются, но не входят целиком одна в другую. Поскольку исходно известны только признаки, а не их история, то, зная только группы *А*, *Б* и *В* (см. рис. 119), мы видим, что *Б* синапоморфна с *А* по приз-

наку *1* и с *В* по признаку *3*, и соответствующие предположительно голофилетические группы *АБ* и *БВ* перекрываются не полностью, имея каждая одного общего члена из двух. Это — принципиально невозможная ситуация, и по крайней мере одна из синапоморфий ложна и является в действительности либо симплезиоморфией, либо конвергенцией. Дополнительные синапоморфии как раз и позволяют установить место ошибки, поскольку обычно они распределяются асимметрично, дублируя одну из двух несовместимых синапоморфий, что и рассматривается как подтверждение этой многократно дублированной и опровержение альтернативной синапоморфии[1]. Естественно, лучше с самого начала оперировать многими признаками, а не подбирать их после обнаружения несовместимых синапоморфий, поскольку при малом числе признаков ошибки могут остаться скрытыми. Например, если бы в нашем случае (см. рис. 119) мы оперировали только признаками *1* и *2*, то несовместимых синапоморфий не было бы, и мы ошибочно объединили бы *А* и *Б* в голофилетическую группу, сочтя их сходство по признаку *1* за синапоморфию.

Что же касается характера ошибки (симплезиоморфия или конвергенция), а также ошибок, при которых аутапоморфию принимают за аутоплезиоморфию и наоборот, или предполагаемая симплезиоморфия в действительности оказывается синапоморфией либо результатом реверсии (конвергенции с истинной плезиоморфией), то если эти ошибки не сопряжены с несовместимыми апоморфиями, для их идентификации необходим дополнительный анализ признаков — анализ полярности морфоклин (см. ниже).

Легко заметить, что, обсуждая проблему, как сделать реконструкцию генеалогии более надежной (правдоподобной), мы опирались на предположение, что наша идентификация синапоморфии в большинстве случаев (т. е. с вероятностью более 0,5) правильна, так как только в этом случае дублирование предполагаемых синапоморфий может повысить надежность результата. Это предположение — тоже своего рода презумпция, но тривиальная (если она не верна, то занятие филогенетикой бессмысленно) и, на первый взгляд, чисто гносеологическая, характеризующая процесс познания, а не положение дел в природе. Однако это неверно, по крайней мере в одном отношении: необходимым, хотя и недостаточным *условием* справедливости этой презумпции является справедливость предположения, что вероятность конвергенции

---

[1] В рамках философии К. Поппера эта процедура описывается как применение принципа парсимонии (простоты, экономии), восходящего к «бритве Оккама» (не следует умножать сущности без нужды) и интерпретируется как минимизация допускаемых конвергенций. При этом кладисты часто рекомендуют прямо выбирать из конкурирующих генеалогических схем ту, которая включает наименьшее число конвергенций, и существует большое число работ, посвященных математическим методам решения этой задачи [1580]. Здесь же опровержение минимально дублированной синапоморфии предлагается считать не окончательным, а требующим проверки, а именно: выяснения всеми доступными способами, какие из конкурирующих синапоморфий в целом более склонны к конвергентному развитию; критерии такой оценки приведены в работе [1720].

меньше, чем 0,5, и, следовательно, сходство в большинстве случаев унаследовано (презумпция унаследовательности, обсуждавшаяся ранее). Доказать справедливость последнего предположения довольно трудно. Ясно только, что конвергенции не являются в целом одновременно массовыми и случайно (статистически равномерно) распределенными, так как иначе сходные модальности признаков распределялись бы случайно и не только реконструкция филогении, но и построение иерархической классификации было бы невозможным.

По-видимому, трудно исключить только одну возможность массового распространения конвергенций: конвергентное изменение признаков в близкородственных линиях, где сходство организации определяет (через сходство эпигенетического ландшафта — см 7.4) сходный спектр возможных эволюционных изменений [1720]. Неслучайно реконструкция генеалогии видов, особенно в больших родах, часто гораздо более трудная, чем в случае старших таксонов из-за комбинаторного характера межвидовой изменчивости (признаки встречаются почти в любых комбинациях, и концентрация предполагаемых синапоморфий часто не наблюдается). И это несмотря на то, что виды дивергировали относительно недавно (по сравнению с родами, семействами и т. д.) и должны сохранять гораздо больше следов событий того времени [592]. Но даже если конвергенции на ранних этапах эволюции действительно были очень широко распространены и своеобразие групп лишь постепенно выкристаллизовывалось из архаического многообразия [619], это вряд ли может иметь катастрофические последствия для филогенетики. Конечно, вполне возможно и даже вероятно, что многие, если не большинство, старших таксонов в действительности полифилетичны (происходят от разных видов одного или даже разных родов) и что в основном мы принципиально неспособны это обнаружить из-за невозможности реконструкции видовых признаков столь отдаленных предков (теоретически это возможно лишь для случаев исчерпывающе полной палентологической документации ранних этапов филогенеза). Но все это означает только, что разрешающая способность филогенетических методов не беспредельна и что мы восстанавливаем генеалогию с точностью лишь до определенного таксономического уровня. Однако это — недостаточное основание для пессимизма. Действительно, если указанное обстоятельство имеет место, что весьма вероятно, то оно делает нереалистичными постоянные утверждения кладистов [2491], что предком может быть только вид, а предок более высокого ранга — не более чем таксономический артефакт. Более правдоподобно, что артефактом окажется большинство случаев идентификации предкового вида для таксона более высокого ранга, чем род или в лучшем случае семейство.

Теперь в описании филогенетической процедуры не хватает лишь одного момента — метода идентификации предков. Поскольку мы исходим из того, что предположительно единая группа анализируется в полном составе, со всеми известными ее представителями

независимо от того, современные они или ископаемые, детально или только поверхностно они известны, то предков подгрупп разного ранга и объема нужно искать прежде всего внутри анализируемой совокупности. Для этих целей используются два дополняющих друг друга критерия. Во-первых, предок должен быть лишен аутапоморфий, и их отсутствие у одного из членов сестринской группы служит указанием, что это предок другого (других) члена группы (если, конечно, поиск аутапоморфий проведен достаточно тщательно). Во-вторых, таким указанием является древность одного члена сестринской группы по сравнению с другим (другими), т. е. здесь используется хронологический метод. Опыт показывает, что эти два метода нередко вступают в противоречие, и более древний член сестринской группы обнаруживает аутапоморфии, а лишенный аутапоморфий член группы оказывается одновозрастным или даже более молодым, чем обладающий ими. В такой ситуации проводится дополнительное исследование с целью вскрыть причину противоречия. Причин может быть несколько: палеонтологическая летопись не отражает исторической последовательности групп (предок либо совсем неизвестен, либо время его существования известно лишь частично), неправильная идентификация модальности (апоморфной и плезиоморфной) признака. Не следует исключать и еще одну возможность, формально вызванную первой из указанных двух причин, но ведущую к несколько иной интерпретации результатов: если более древняя группа аутапоморфна по относительно несущественному признаку, то ее можно рассматривать как апоморфного (уклоняющегося) представителя предковой группы более высокого ранга.

Все это относится к поиску предков низших (элементарных) и более крупных подгрупп внутри анализируемой группы, но может применяться и в отношении общего предка всей исследуемой группы. Поиск такого предка необходим для определения монофилетичности этой группы. Если среди известных ее членов такого предка опознать не удается, то его приходится реконструировать, придав ему плезиоморфные модальности всех использованных при анализе признаков (гипотетический предок как сумма плезиоморфий фактически незримо присутствует при любом поиске предков, выступая в роли модели, с которой сравниваются претенденты на роль предка). Если при определении монофилетичности группы реконструируемый предок по своим признакам окажется сходен с членами анализируемой группы, то последняя в соответствии с приведенным ранее определением монофилии признается монофилетической. Если же окажется, что этот предок существенно ближе к какой-либо «чужой» группе, то либо реконструкция неверна, либо группа полифилетична. В этом случае неизбежны дополнительный анализ использованных признаков и, по возможности, привлечение новых. Если реконструкция предка и тогда не опровергается, то наиболее правдоподобным остается предположение о полифилии анализируемой группы. Практические выводы о судьбе группы относятся уже к области систематики.

Многие кладисты отрицают возможность опознания реальных предков или считают их поиски слишком рискованными. Наиболее четкое обоснование этого подхода состоит, помимо ссылок на принципиальную неполноту палеонтологических данных, в утверждении, что опознание предка по отсутствию апоморфий есть аппеляция к незнанию: если мы не обнаружили апоморфий у предполагаемого предка, то это еще не означает их действительного отсутствия [2092]. Но реконструкция филогенеза по синапоморфиям — это тоже аппеляция к незнанию, ибо предполагаемая синапоморфия законно используется как таковая лишь постольку, поскольку не обнаружены другие, несовместимые с ней синапоморфии.

В итоге идеализированную схему филогенетической процедуры можно описать следующим образом. После того как выбрана анализируемая группа и выявлено достаточное число признаков сходства и отличия ее подгрупп (это этап таксономического, а не филогенетического исследования), проводится анализ признаков и выделение их предположительно апо- и плезиоморфных модальностей (методы такого выделения еще будут обсуждаться).

Особое внимание обращается на синапоморфии и, в частности, на максимизацию числа как дублирующих, так и не дублирующих друг друга синапоморфий. Далее выявляются случаи неполного перекрывания групп, очерченных синапоморфиями, проводится дополнительный анализ обнаруженных несовместимых синапоморфий и поиск новых, дублирующих синапоморфий с целью разрешения выявленных противоречий (установления ложных синапоморфий в каждой несовместимой паре). Затем строится генеалогическая схема начиная с самых мелких голофилетических (очерченных синапоморфиями) групп. После этого, опираясь на распределение аутапоморфий и на палеонтологические данные, во всех голофилетических группах, включая анализируемую совокупность целиком, идентифицируются или реконструируются предки. Наконец, генеалогическая схема накладывается на геохронологическую шкалу (если, конечно, известны ископаемые) и составляется описание филогенетических преобразований морфологии, экологии, географического распространения и любых других событий, представляющих интерес.

В современной литературе представлена иная, менее дробная схема филогенетического исследования [1548]. В ней выделены только три этапа: построение кладограммы, филогенетического древа и составление сценария. Кладограмма определяется как дендрограмма, отражающая последовательность возникновения синапоморфий, древо — как схема родственных отношений, сценарий — как описание событий, сопровождающих филогенез. Приблизительное соответствие двух схем достаточно очевидно, однако сопоставить их в деталях трудно, так как кладограмма, в которой устранены внутренние противоречия, — это одновременно схема родственных отношений, лишь с невыясненными еще предками, а этап наложения этой схемы на геохронологическую шкалу

формально уже не принадлежит к этапу построения древа (хотя обычно включается в него) и в то же время предшествует построению сценария.

Процедура генеалогической реконструкции на схеме выглядит простой и строгой. Это и неудивительно, поскольку все проблемы, решение которых основывается на опыте, интуиции и чувстве меры исследователя, устранены из формализованной схемы и скрываются в тонкостях применения формальных процедур, прежде всего в умении обращаться с презумпциями. К сожалению, об этом не всегда помнят. Сформулированная В. Геннигом четкая схема филогенетического анализа (здесь она изменена, но не в главном) вызвала неумеренный энтузиазм исследователей, особенно западных, и чтение последующей литературы создает впечатление, что в филогенетике не осталось более важных и сложных проблем, чем разработка наиболее экономных и продуктивных методов, особенно математических, для реконструкции генеалогии по готовому набору син- и аутапоморфий. В то же время такой актуальной проблеме, как надежное опознание апо- и плезиоморфии и конвергенции, уделяется значительно меньше внимания.

Анализ признаков. Признаки анализируются с целью установить, к какой из пяти категорий (сим- и аутплезиоморфия, син- и аутапоморфия и гомоплазия) относится сходство или отличие по той или иной модальности определенного признака, чтобы затем признак можно было бы использовать в филогенетическом анализе в соответствии с описанной нами схемой.

Проще всего различить синапоморфию, симплезиоморфию и конвергенцию, с одной стороны, и аутапоморфию и аутплезиоморфию, с другой; первая группа отражает сходство, вторая — отличие. Нужно только учитывать, что одна и та же модальность даже по отношению к одной группе, но в разном контексте (в зависимости от уровня рассмотрения), может попадать в разные категории.

Обратимся снова к рис. 119. Здесь апоморфная модальность признака *3* одновременно является: а) аутапоморфией группы *БВ*, отличающей ее от *А*; б) синапоморфией *Б* и *В*, отражающей их сходство между собой по сравнению с *А*; в) симплезиоморфией подчиненных таксонов внутри *Б* и *В*, если такие имеются, и, наконец, г) аутплезиоморфией для некоторых из последних, если их сестринские группы внутри *БВ* утратили эту модальность и приобрели другую, еще более апоморфную. Таким образом, категории модальностей (все, кроме гомоплазии) относительны и идентифицируются только одновременно для всех альтернативных модальностей при фиксированном уровне рассмотрения.

Значительно сложнее идентификация апоморфии, плезиоморфии и конвергенции, связанная с реконструкцией истории признаков и, в частности, с определением исторической последовательности и модальностей. Эта процедура именуется определением

полярности морфоклины (под морфоклиной понимается упорядоченный набор модальностей одного признака). Поскольку реконструкция истории признака проводится для того, чтобы восстановить историю группы, и соответственно до того, как эта история будет выяснена, такая реконструкция всегда основывается на косвенных данных и поэтому лишь более или менее правдоподобна, что еще раз подчеркивает важность дублирования филогенетических аргументов.

Методы реконструкции истории признаков разнообразны, но их можно, видимо, разделить на три основные группы — оценка конструктивного совершенства, реконструкция по аналогии и то, что называют внегрупповым (outgroup) сравнением (название устоявшееся, но неточное, поскольку аналогии также часто проводятся с выходом за пределы данной группы). Начнем с последнего метода, легче поддающегося формализации.

Система организмов, как принято считать и как подтверждается сравнительно высокой преемственностью систем до- и последарвинского периода, в целом отражает их историю, хотя и в весьма общем виде. Поэтому, учитывая, что определенная модальность признака, возникшая у предка какой-то группы, может сохраниться у разных потомков, разумно сделать вывод, что более древняя модальность должна быть распространена в целом шире, чем более молодая. Конкретно это означает, что если из двух модальностей признака одна характеризует изучаемую группу и только ее, а другая встречается также за ее пределами, то весьма вероятно, что первая модальность возникла лишь с появлением этой группы, т. е. она апоморфна, а вторая унаследована от более далекого предка и плезиоморфна. Это и есть метод внегруппового сравнения. Он, конечно, не безошибочен, а его справедливость зависит от выполнения трех условий: 1) группы за пределами исследуемой, обнаруживающие ту же модальность, что и последняя, не являются все потомками исследуемой группы; в противном случае эта модальность, хотя и более распространенная, может быть апоморфной; 2) сходство по предположительно плезиоморфной модальности между членами данной и прочих групп не конвергентно (в противоположном случае модальность может быть и апоморфной); 3) отсутствие предположительно апоморфной модальности за пределами данной группы не является результатом вторичной ее утраты (превращения ее в какую-то иную модальность) у прочих групп; в противном случае эта модальность в действительности может быть плезиоморфной. Эти условия соблюдаются не всегда.

Так, сходство в строении характерных грызущих резцов у зайцеобразных и у истинных грызунов долгое время воспринималось как унаследованное от общего предка и рассматривалось фактически как синапоморфия, хотя сам этот термин тогда еще не употреблялся. Позже выяснилась конвергентная природа сходства и соответственно аутапоморфность каждой из двух групп по этому признаку.

Противоположный пример дает признак положения крыльев в покое у насекомых. После работ А. В. Мартынов [1924 и др.] долгое время считалось, что складывание крыльев в покое на брюшке — это новоприобретение (синапоморфия) так называемых новокрылых насекомых — всех современных крылатых насекомых, кроме стрекоз и поденок, а распростертые крылья у последних — это примитивный (плезиоморфный) признак. Позже оказалось, что у некоторых из древних представителей древнекрылых насекомых, куда относятся и стрекозы с поденками, крылья складывались и что они складывались у самых древних из известных насекомых. Был сделан вывод, что способность складывать крылья первична (плезиоморфна) и что стрекозы, поденки и другие древнекрылые вторично утратили эту способность[1] [857, 2122].

Все это означает, что метод внегруппового сравнения основан не более чем на очередной презумпции, которую можно сформулировать следующим образом: если из двух модальностей признака одна свойственна только данной группе, а другая не только ей, то первая для этой группы апоморфна, а вторая плезиоморфна, в случае отсутствия надежных свидетельств противного.

Перейдем к методу анализа признаков по аналогии. По существу, характеристика этих методов заключена уже в их названии: если данная морфоклина (упорядоченный набор модальностей признака) реализуется определенным образом в одной ситуации, то можно принять по аналогии, что та же последовательность модальностей (полярность морфоклины) имеет место и в другом случае (конечно, если нет надежных свидетельств противного, т. е. в рамках очередных презумпций).

Наиболее распространенные методы анализа признаков по аналогии — онтогенетический и таксономический (метод параллелизмов). Онтогенетический метод основан на предположении, что последовательность признаков в онтогенезе приблизительно соответствует таковой в филогенезе (подробнее см. 7.3), и признак, раньше появляющийся в онтогенезе, должен быть синапоморфным для более широкой группы, а для ее подгрупп, характеризующихся позднее появляющимися признаками, этот признак будет симплезиоморфным.

Онтогенетический метод, как и все другие, небезошибочен, так как последовательность стадий развития, как известно, подвержена изменениям. При рационализации развития те или иные

---

[1] Недавно было получено важное подтверждение первичности складывания крыльев у насекомых. Изучение фотографий одного из древнейших крылатых насекомых *Heterologopsis ruhrensis Brauckman,* Koch, 1982 [1370], любезно представленных нам авторами описания, и проведенное ими (авторами) дополнительное изучение ископаемого позволяют сделать вывод, что это насекомое, несомненно, складывавшее крылья в покое, одновременно обладало характерными признаками отряда палеодиктиоптер (колющий хоботок, переднегрудные крылышки определенной формы и т. д.) и, очевидно, относилось к группе, предковой для палеодиктиоптер. Поскольку последние — древнейшая и центральная группа древнекрылых, убедительность нового свидетельства плезиоморфии «новокрылых» по признаку складывания крыльев кажется высокой.

стадии могут существенно упрощаться и выпадать, а в процессе эмбриональной и постэмбриональной адаптации (ценогенеза) — модифицироваться (вспомним личинок насекомых). Поэтому онтогенетический метод анализа признаков также опирается только на презумпцию, которую можно назвать презумпцией зародышевого сходства: та из двух модальностей данного признака, которая в онтогенезе данной или (и) близких групп развивается первой, считается плезиоморфной, если нет надежных свидетельств противного.

Метод таксономических аналогий основан на широком распространении параллельной эволюции, при которой многие группы развиваются в сходном направлении и конвергентно приобретают сходные модальности признаков. Наиболее эффективные случаи такого рода уже приобрели терминологическое оформление (процесс маммализации тероморфных рептилий или ангиоспермизации голосеменных растений). Результаты параллельной эволюции давно используются в филогенетике, естественно, в рамках очередной презумпции: если в других близких группах полярность данной морфоклины каким-то образом установлена, то ее можно перенести и на анализируемую группу, если нет надежных свидетельств противного. Как и в других случаях, эта презумпция, по-видимому, до сих пор четко не сформулирована, несмотря на широкое использование.

Параллельная эволюция часто особенно ярко проявляется в результате палеонтологических исследований. Тогда же легче устанавливается полярность морфоклин. Нередко можно заметить, как в стратиграфически последовательных фаунах и флорах происходит смена доминирующих модальностей, порой даже мало зависящая от смены групп (т. е. происходящая параллельно во многих группах). Поэтому использование таксономических аналогий часто особенно продуктивно в палеонтологии, и можно даже говорить об особом методе палеонтологических аналогий. Но тогда столь же самостоятельными, хотя и не столь широко употребимыми из-за меньшей надежности (или разработанности) должны считаться и другие подобные методы — биогеографических, экологических аналогий и т. д. Действительно, если установлено, что в некоторых географических, экологических и тому подобных условиях фауна или флора в целом древнее и здесь наблюдается концентрация многих плезиоморфных модальностей, то характерные для этих условий модальности ранее не поляризованных морфоклин с некоторой долей риска также можно считать плезиоморфными. Чтобы оценить степень этого риска, требуется немалый опыт.

Другой метод определения полярности морфоклин по аналогии состоит в использовании корреляции морфоклин: если распределение двух морфоклин сходно и полярность одной из них известна, то полярность второй можно определить по аналогии с первой. Этот метод можно применять лишь в случае, если обе морфоклины включают более двух модальностей каждая, но

и здесь он, как и все прочие методы, небезошибочен и заслуживает доверия лишь при отсутствии противоречащих данных.

Наконец, последняя группа методов анализа признаков основана на оценке степени конструктивного и функционального совершенства органов и структур. Она опирается на общепринятое и, видимо, близкое к истине представление, что ранние формы жизни обладали низким уровнем организации и что сложность и совершенство организмов в целом росло во времени.

В то же время хорошо известно, что в конкретных филогенетических линиях этот процесс не был однонаправленным, что сложность и совершенство отдельных структур и уровень организации организмов нередко уменьшались в филогенезе. Поэтому метод конструктивного совершенства пригоден лишь постольку, поскольку регрессивные изменения предполагаются в целом менее широко распространенными, чем прогрессивные. Следовательно, этот метод неявно опирается на очередную презумпцию, которую можно назвать презумпцией прогрессивности эволюции: из двух модальностей признака та, что отвечает более высокому конструктивному совершенству соответствующей структуры (более совершенному обеспечению соответствующей функции), считается апоморфной, если нет надежных свидетельств противного.

Более детальный анализ метода конструктивного совершенства и, в частности, обсуждение критериев такого совершенства представляют собой предмет других биологических дисциплин (сравнительная морфология, физиология, биохимия и т. д.) и выходит за рамки настоящей главы. Можно лишь отметить, что наряду с другими подходами весьма продуктивными в этом отношении являются методы функциональной морфологии [2080, 2350].

Таким образом, филогенетика представляет собой совокупность весьма нестрогих частных методов и критериев, опирающихся на разного рода презумпции и требующих для эффективного применения, во-первых, опыта и интуиции исследователя, во-вторых, многократного дублирования аргументов. Эти нестрогие частные методы объединяются в одно целое строгой и четкой схемой филогенетической процедуры, завершающей здание филогенетики. В результате возникает своеобразная постройка с гибким, подвижным, даже расплывчатым и ненадежным для стороннего взгляда фундаментом и почти математически строгим фасадом [835]. Сочетание кажется противоречивым, если не противоестественным, но это впечатление обманчиво. Сочетание естественно по крайней мере в том смысле, что это нормальное, обычное явление. Математика строга и в некотором смысле жестка, но в своих приложениях она оперирует опытными данными, которые в разной степени, но всегда уступают математическому аппарату в строгости, надежности и объективности. Строга и логика, но не таков материал, коим она оперирует, ибо это материал — продукт опыта, разного у разных людей и плохо поддающегося формализации. Очевидно, расплывчатость фундамента — еще не повод для пессимизма, а красота фасада — для

излишнего оптимизма. Гораздо важнее всегда помнить и о недостатках и о преимуществах метода чтобы не упустить ни одной возможности в преодолении первых и использовании вторых.

4.4. ПРОБЛЕМЫ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ ОРГАНИЗМОВ

Многие общепризнанные виды, роды и другие таксоны организмов были выделены еще в те времена, когда естествоиспытатели не заботились о филогенетическом единстве таксонов. Систему организмов, складывавшуюся начиная со второй половины XVIII в., в додарвиновские времена называли естественной и противопоставляли искусственным системам, тождественным опредительским ключам [130]. После того как эволюционизм проник в систематику и стала развиваться филогенетика, появились различные представления о соотношении естественной системы и филогении. Ч. Дарвин считал филогенез наиболее правдоподобным объяснением естественной системы, хотя и не преувеличивал возможность реконструкции филогении. В «Происхождении видов» он высказал сомнение в том, что «геологу будущего» удастся доказать происхождение пород рогатого скота, овец, лошадей и собак от одного или нескольких первоначальных корней.

Точка зрения Ч. Дарвина унаследована теми из современных эволюционистов-систематиков, которые не настаивают на необходимости полного изоморфизма системы и филогении, но все же считают, что система должна быть согласована, совместима — consistent — с филогенией [2289]. Эту точку зрения, довольно популярную среди творцов и сторонников синтетической теории эволюции [390, 594, 1283, 2289, 2322], резко критикуют кладисты, считающие, что система должна быть строго филогенетической [1682, 1724, 1833]. В отношении естественной системы среди кладистов есть две точки зрения. Одни из них [1724] отрицают наличие какой-либо единственной привилегированной системы, помимо филогенетической, и все такие системы считают искусственными. Другие противопоставляют естественную систему филогенетической. По их мнению, «филогенетическая и естественная систематики различны коренным образом. Их задачи, методы, история и факторы прогресса совершенно различны и несовместимы. Для филогении многовековая работа естественной систематики малоценна. Для нее все сделанное до Дарвина нужно переделать заново» [499, с. 8]. Сходных взглядов на отношение системы и филогении придерживаются и противники филогенетической систематики [586, 975]. Они тоже считают филогению и естественную систему несовместимыми, но отдают предпочтение второй. Наконец, возможна точка зрения, близкая к дарвинской, но допускающая и иные, помимо общности происхождения, объяснения естественной системы [382, 589, 667, 1950].

Дискуссия между сторонниками этих точек зрения длится вот уже более ста лет [469, 526, 587, 1724, 2119]. Однако лишь в не-

многих работах подвергнута достаточно строгому анализу наша способность устанавливать филогенетические линии и филогенетическое единство таксонов. Нередко подробно рассматривались возможные таксономические интерпретации абстрактных филогенетических диаграмм, но меньше уделялось внимания тому, как получить таксоны, входящие в подобные диаграммы, и как установить, что их отношения преемственности образуют изображенное на диаграммах, а не какое-либо иное филогенетическое древо. Создается впечатление, что эти таксоны просто берутся из обычной естественной системы, где они устанавливались помимо филогенетических гипотез. После этого сходства и различия между имеющимися таксонами излагаются в терминах конвергенции, дивергенции и параллелизма, а дальше все зависит от того, каким сходствам будет придан смысл унаследованных, а каким различиям — смысл филогенетической дивергенции. Неудивительно, что когда дело доходит до графического изображения филогении, вариантов филогенетических древес получается несколько.

Еще меньше внимания в литературе уделяется тому, какие имеются способы проверки филогенетических построений и каковы критерии выбора между конкурирующими филогенетическими гипотезами. Обычно под проверкой филогенетического построения неявно понимают его устойчивость при введении новых таксономических признаков. Например, одно время было модно считать важным филогенетическим признаком аминокислотные последовательности цитохрома С. Считалось, что если данные по цитохрому С согласуются с прежними филогенетическими построениями, то эти построения подтверждены. Наоборот, когда пришли к выводу, что современные Magnoliaceae и Ranales по цитохрому С не могут стоять в основании системы двудольных [1364], то это рассматривалось как необходимость пересмотра филогении покрытосеменных.

В большинстве случаев подобные исследования имеют косвенное значение для филогенетических построений и лишь указывают на большее или меньшее сходство таксонов по тем или иным признакам. Чтобы от этих отношений сходства и различия перейти к филогенетическим построениям, надо указать, каким образом унаследованное сходство было отделено от независимо возникшего, а дивергенция — от полиморфизма, который можно назвать транзитивным.

Последний термин нуждается в пояснениях. С исторической точки зрения полиморфизм может быть двух видов — обратимым и необратимым. Необратимый полиморфизм означает векторизованное расщепление архетипа. Это — эволюционная дивергенция. Серьезной издержкой эволюционизма стало стремление рассматривать любое разнообразие в понятиях примитивности и продвинутости как свидетельство дивергенции. Например, печеночные мхи могут быть талломными и листостебельными. В литературе издавна идет дискуссия о том, какая из форм должна считаться примитивной, а какая продвинутой [668]. Двумешковая пыльца

имеет различные по форме, размерам и углу наклона (по отношению к экватору) мешки. На основании изучения современных хвойных высказывалось мнение [2402], что более крупные мешки с меньшим углом наклона — признак примитивности. Но есть и иные точки зрения на примитивность или продвинутость определенных типов мешковой пыльцы. Подобные дискуссии переполняют литературу, поскольку интерпретация морфологического и иного разнообразия организмов в перечисленных раньше эволюционных понятиях считается главной задачей биологии.

Однако известно, что не всякий полиморфизм можно толковать в понятиях примитивности и продвинутости и считать проявлением эволюционной дивергенции. Таков, например, половой диморфизм. Хотя само появление пола — следствие дивергенции, но, раз появившись у предков современных многоклеточных организмов, половой диморфизм гамет, гаметангиев и их носителей уже не может интерпретироваться как дивергенция. Едва ли целесообразно рассматривать как дивергенцию проявления сезонного полиморфизма (цикломорфизма или альтернативного полиморфизма [1724]) изменения особей в ходе онтогенеза (плеоморфизм), модификационную изменчивость. Эти виды полиморфизма могут проявлять очень резко. Например, у десмидиевой водоросли *Micrasteris pinnatifida* описаны 26 различных морфологических форм [2306]. Широко известны модификации листьев у растений (гетерофилия), живущих то в воде, то на суше. Эти модификации обычно иллюстрируют на лютиках, череде и других покрытосеменных, хотя то же явление известно у мхов [1913] и водорослей [1766]. Не нуждается в пояснениях полиморфизм особей у колониальных насекомых (термитов, муравьев, пчел), мшанок, кораллов и т. п. Здесь невозможно рассматривать одни из особей колонии как примитивные, а другие как продвинутые. Приходится помнить и о полиморфизме гомодинамных органов в пределах одного организма. Краевые и средние цветки и семена в корзинке сложноцветного могут сильно отличаться морфологически.

По аналогии с гетерокарпией и гетероспермией [568] можно говорить о гетероспорангиальности (описана у карбонового папоротника *Botryopteris globosa*) [1990]. Напомним еще гетеростилию и иной полиморфизм цветков, иногда наблюдающийся в одном соцветии и часто сопровождающийся резким полиморфизмом пыльцы. Известны случаи, когда устойчивый полиморфизм пыльцы и плодов не сопровождается полиморфизмом цветков [1504]. Важно заметить, что пыльца варьирует по признакам, имеющим важное значение в палеопалинологии (по количеству борозд, скульптуре экзины и проч.). С этим явлением можно сопоставить диморфизм самцов у ряда насекомых и млекопитающих. Широко известен генетический полиморфизм популяций, устойчивость которого помимо прочего связана и с повторными одинаковыми мутациями, проявляющимися как в пределах вида, так и в разных видах. В связи с этим Д. Вуджер [2500] напоминал слова Д. Гексли [1769] о том, что две мутантных линии withe-eyed в двух

видах дрозофилы не происходят от какой-либо общей линии withe-eyed.

Перечисленные и многие другие случаи внутривидового (или даже наблюдающегося в пределах особи) полиморфизма характерны тем, что здесь разнообразие передается в ряду поколений и переход от одних полиморфических модификаций к другим легко обратим. Такой «передаваемый» в чреде поколений полиморфизм и будем называть транзитивным.

Явление транзитивного полиморфизма широко известно, но обычно его ограничивают внутривидовым уровнем. Между тем транзитивный полиморфизм возможен и на гораздо более высоких таксономических уровнях. Например, в порядке Peltaspermales в течение перми и триаса сохранялся полиморфизм листвы (по типу ее расчленения) и кладоспермов (пальчатонервных и двусемянных, или пельтатных, и многосемянных), причем то, что этот полиморфизм именно транзитивный, хорошо видно по ассоциирующим органам. Есть и другие палеоботанические примеры транзитивного полиморфизма [644, 1955]. В литературе в течение многих десятилетий обсуждался вопрос о первичности или вторичности травянистых и древесных форм покрытосеменных. В последние годы намечается тенденция не решать этот вопрос в такой форме. Допускаются встречные преобразования жизненных форм в разных таксонах и сохранение разнообразия по этому признаку в течение эволюции крупных таксонов [947, 2322]. Возможно, что именно к транзитивному полиморфизму следует отнести явление, описанное в литературе как итеративное формообразование [74, 648, 674, 975]. Речь идет о неоднократном появлении в геологической летописи сходных форм, например моллюсков типа Cardium и Pecten.

Однако наиболее ярким проявлением транзитивного полиморфизма на надвидовом уровне можно считать «гомологические ряды» Н. И. Вавилова, или «рефрены» (см. 4.1). Проявление рефренов не имеет верхнего таксономического предела.

Оно неспецифично для какого-то класса признаков. Ясно, что рефрены будут проявляться вне зависимости от того, как будут трактоваться филогенетические отношения между таксонами. Если рефрен устанавливается между двумя таксонами, находящимися в прямой филогенетической связи, то можно заключить, что описываемая этим рефреном изменчивость и есть транзитивный полиморфизм. Но если рефрены не имеют верхнего таксономического предела, т. е. проявляются в таксонах любого ранга, то снимается таксономический предел и с транзитивного полиморфизма.

Здесь неслучайно было уделено такое внимание транзитивному полиморфизму и его связи с рефренами. Дело в том, что главная трудность филогенетических реконструкций, а следовательно, и филогенетической систематики организмов заключается в том, чтобы отличить унаследованное сходство (единственно существенное для филогенетики) от независимо возникшего, а унаследованный (транзитивный) полиморфизм (он филогенетику не

интересует) от необратимых (векторизованных) дивергентных изменений. Делались попытки решить эти трудности за счет интерпретации рефренов как следствия единой генотипической основы. Сам Н. И. Вавилов указывал, что чем ближе родственны таксоны, тем полнее повторность в их изменчивости. Это мнение Н. И. Вавилова затем неоднократно повторялось в литературе.

К этому тезису Н. И. Вавилова можно предъявить серьезные претензии. Одна из них чисто логическая. Дело в том, что близость таксонов не есть нечто заранее данное. Ее требуется установить, а не постулировать. Для этого надо, как уже говорилось, отделить независимо возникшее сходство от унаследованного. Соответственно рефрены, будучи сами проявлением сходства, сами же нуждаются в филогенетическом истолковании и не могут служить для него основой. В этом смысле показательно, что гомологическая изменчивость, наиболее полно изученная на родах культурных злаков, ни на шаг не приблизила нас к филогенетическим отношениям этих родов. Вторая претензия касается самой характеристики, данной Н. И. Вавиловым гомологическим рядам и имеющей важные недочеты. Н. И. Вавилов обратил преимущественное внимание на повторность признаков от таксона к таксону, но, по сути, прошел мимо того существенного момента, что повторяются не только отдельные признаки, но и способ их изменения. Инвариантны не просто признаки (точнее, мероны), инвариантно, а потому и закономерно, их преобразование; эта одинаково упорядоченная совокупность полиморфических модификаций и названа рефреном.

Эмпирический материал показывает, что изменчивость меронов одного класса следует рефреном вне зависимости от таксономического расстояния. Известны много случаев, когда рефрены выражены полнее у далекоотстоящих в системе таксонов, чем у соседних таксонов [1950]. При этом перестройка системы по такому сходству рефренов явно невозможна. Например, можно построить хорошие рефрены по строению листьев папоротников и пельтаспермовых (голосеменные). В то же время рефрены по строению листьев между пельтаспермовыми и хвойными будут несравненно менее полными, из чего никак не следует, что пельтаспермовые филогенетически ближе к папоротникам, чем к хвойным. Сейчас уже достаточно хорошо установлено, что предками голосеменных были прогимноспермы, которые произошли от тримерофитовых независимо от папоротников. К этому добавим, что меньшая повторность изменчивости между одной парой таксонов по сравнению с другой парой может быть связана всего лишь с разной изученностью таксонов.

Другой недочет более существен. Он касается трактовки Н. И. Вавиловым радикала, т. е. признаков, разделяющих таксоны с параллельной изменчивостью по прочим признакам. Получилось, что радикал — нечто неизменное в таксоне, позволяющее с абсолютной надежностью отличить его от других таксонов. Очевидно, признаки радикала и будут рассматриваться как результат дивер-

генции. Соответственно филогенетическая классификация должна строиться прежде всего по радикалам. Однако радикалы тоже подвержены изменчивости, образующей рефрены. Чтобы в этом убедиться, надо взять очень большое количество представителей каждого таксона и, главное, не отбрасывать в сторону данные по так называемой тератологической изменчивости см. 1.7. В литературе не раз указывалось на важное значение тератов (уродств) для морфологии и систематики. Обычно тератологические формы используются для гомологизации частей или расцениваются как атавизмы (когда систематик считает, что ему известен филогенез группы, и при этом в качестве тератологического появляется признак, бывший нормой у предкового таксона). Однако в подавляющем большинстве случаев остается в стороне важная особенность терат, известная еще биологам XVIII в. и детально и описанная Н. П. Кренке [533], который ввел особый «закон родственных отклонений» — правило Кренке [653, 1950, см. 4.1]. При детальном изучении тератологической изменчивости на массовом материале видно, что признак, считающийся уродством у данного таксона, встречается в качестве нормы у другого, часто очень близкого таксона (нередко у другого вида того же рода).

Поскольку признаки радикала наиболее константны в пределах таксона, то естественно, что их изменчивость как раз и расценивается как тератологическая. Правило же Кренке указывает, что такие тераты сближают данный таксон с тем, где «уродство» становится нормой. Иными словами, тератологическая изменчивость с учетом правила Кренке превращает признаки радикала в обычные признаки, подчиняющиеся, хотя и «с большим трудом», закону Вавилова и входящие в рефрены. Тогда оказывается, что таксоны, особенно близкие, отличаются не присутствием — отсутствием каких-то признаков (т. е. качественно), а лишь частотой встречаемости признаков одного набора (рефрена). Но частота встречаемости — количественное, а лучше сказать, статистическое отличие. Таким образом, можно сделать вывод, что таксоны, вопреки мнению Б. А. Вайнштейна [133], имеют статистическую природу. Было показано [666, 1950], что правило Кренке (как и рефрены) не имеет верхнего таксономического предела и действительно для таксонов любого ранга. Соответственно мы можем предполагать, что филогения не сводится к простой смене места таксона в признаковом пространстве, а, скорее, может быть описана как сдвиг частот встречаемости признаков на фоне очень медленно меняющегося признакового пространства. При этом само необратимое изменение признакового пространства чрезвычайно трудно зафиксировать.

Сказанное о природе таксонов и характере перехода между ними в свое время основывалось на сравнении морфологических признаков, причем исходным материалом служили преимущественно растения [1950]. Поскольку «ряды Вавилова» (а стало быть, и рефрены), транзитивный полиморфизм [75] и правило Кренке свойственны также животным и бактериям [382], есть ос-

нования считать, что таксоны всех организмов имеют статистическую природу, выраженную в большей или меньшей степени. Можно сделать предположение, что филогенез идет путем перехода потенциально присутствующего и актуально проявляющегося путем расширения потенций.

Подтверждение приведенному выше выводу о характере перехода между таксонами дают молекулярно-биологические исследования. Показано [1832], что электрофоретическая дистанция по белкам между человеком и шимпанзе в 25—60 раз больше, чем между расами людей, но примерно та же, что между видами-сиблингами (двойниками) дрозофил и некоторых млекопитающих. Результаты гибридизации ДНК примерно такие же. Виды лягушек и белок отличаются биохимически примерно в 20—30 раз больше, чем человека и шимпанзе. Из этих данных был сделан вывод, что в ходе эволюции, особенно с переходом ко все более высокоорганизованным существам, не столько меняется генетический код, сколько механизмы, контролирующие проявление генов. С этим выводом согласуется мнение, что макромутационные изменения происходят за счет системных мутаций, преобразований в «генах-регуляторах», а не в «структурных генах» [8, 527, 1483, 1650, 1664, 2106, 2417].

Таким образом, хотя закон Вавилова и мнение о связи «гомологических рядов» с генотипическим единством остаются в силе, при том что «гомологичность» изменчивости проявляется и безотносительно к генотипическому единству [647, 1081, 1950], но сам по себе этот закон (точнее, наличие рефренов) не только не расширяет возможности выявления филогенетических связей между таксонами, но, наоборот, сильно затрудняет или даже временами делает невозможным установление этих связей.

Сказанным не исчерпываются фундаментальные трудности, стоящие перед филогенетическими реконструкциями, а значит, и перед филогенетической систематикой. В последнее время появляется все больше данных о том, что поток генов не ограничивается внутривидовыми рамками. Описано много различных способов неполового переноса генетической информации [509, 510, 2513], и этот способ обогащения генофонда таксона за счет поступления генов со стороны, в том числе от сколь угодно далеких таксонов, уже используется для филогенетических гипотез [525, 2479].

Особое значение при этом придается вирусной трансдукции (трансгрессии) [1159]. Нетрудно заметить, что этим механизмом можно объяснить любые сходства и любое филогенетическое преобразование, вплоть до появления скелетов у разных групп организмов в низах кембрия [645]. Методологический недостаток этих гипотез, как и стремлений объяснить достижения человеческой цивилизации дарами «пришельцев», состоит в том, что нет научного способа их опровергнуть, т. е. фальсифицировать [835], как, впрочем, и собрать доказательства в их пользу. Это такой тип биологического механизма, который мог проявиться когда угодно, в любом таксоне, в любом свойстве организма. С общих фило-

генетических позиций этот механизм чрезвычайно интересен, поскольку он позволяет говорить не о раздельной эволюции генофонда разных таксонов, а об эволюции некоей единой геносферы [509]. Но для конкретной филогенетики и особенно для филогенетической систематики реальная возможность неполового переноса генетической информации означает крушение фундаментальных постулатов, принципиальную невозможность отыскать исторический источник тех признаков, которые лежат в основе характеристики таксонов.

Мы не останавливались на других трудностях филогенетической систематики, о которых не раз говорилось в литературе [382, 390, 526, 586, 587, 588, 1724, 2300 и др.] и которые имеют немаловажное значение. Нельзя сказать, чтобы все это не было известно приверженцам филогенетической систематики. Обычно предлагались те или иные способы обойти эти трудности (впрочем, следствия вирусной трансдукции и подобных механизмов для филогенетической систематики пока почти не обсуждались). В частности, возлагаются большие надежды на метод гибридизации ДНК [23, 1021]. Этот метод уже привел к некоторым парадоксам [526], заставляющим вводить контроль со стороны классических методов систематики. К тому же до того, как опираться на этот метод, надо убедиться в его действенности. Для этого его надо проверить на надежных объектах. К сожалению, таких объектов филогенетическая систематика предложить не может, особенно если речь идет о таксонах надвидового ранга. Ведь любая уже построенная филогенетическая схема делалась в обход перечисленных выше трудностей. По существу, методика гибридизации ДНК подгонялась под требования некоторой широко признанной системы каких-либо организмов. Неудивительно, что, будучи приложенной к другим организмам, полученная методика гибридизации давала несуразные результаты. Так было, когда методика гибридизации, отработанная на животных (в частности, на рыбах), была применена к однодольным растениям [23, 961]. Полученные связи родов радикально отличаются от всех предполагавшихся по другим методам. Это противоречие можно трактовать в пользу метода гибридизации ДНК, но можно обратить и против него. В самом деле, какие есть основания считать, что одна из систем рыб, к которой подгонялась процедура гибридизации, более «филогенетична», чем якобы дискредитированная система однодольных растений?

К сказанному добавим, что этот метод не в состоянии разграничить унаследованные кодоны от привнесенных, если имела место вирусная трансгрессия. Есть и чисто технические ограничения метода — его невозможно применить для музейного и ископаемого материала. Пока почти ничего не известно о внутривидовом полиморфизме с точки зрения этого метода. Наконец, его фундаментальным недостатком является то, что он дает валовое, не дифференцированное по отдельным «осмысленным» кодонам сходство ДНК. Вполне допустимо подозрение, что этот метод

сравнения таксонов равносилен сравнению литературных произведений по суммарной общности применяемой лексики. Такая общность может дать интересный лингвистический материал, но едва ли позволит судить о более интересной для литературоведа идейной преемственности писателей.

В качестве критериев, важных для филогенетической систематики, указывались географическое распространение и состав паразитов (для самих паразитов — таксономия хозяев). Эти признаки важны для таксонов низкого ранга — видов, реже родов [1724], но и здесь они не могут играть решающую роль. Биогеографические и паразитологические данные сами основываются на знании таксономии соответствующих организмов и могут лишь ее корректировать методом «взаимного освещения». Биографические связи, кроме того, интересны для таксономии лишь при условии полноценного палеогеографического фона, обычно весьма гипотетичного. Паразитологические данные тоже не всегда надежны из-за возможной смены паразитом хозяина. Недавно были обнаружены грибы типа Albugo в карбоновых семезачатках Nucellangium [2337]. Современные грибы Albugo паразитируют исключительно на покрытосеменных и стимулируют такие же разрастания ткани (наподобие раковых), что и обнаруженные у карбонового голосеменного.

Из сказанного вполне можно было бы сделать вывод, что филогенетические реконструкции принципиально нереализуемы, и, следовательно, филогенетическая систематика принципиально невозможна. В некоторых случаях, например для определенных микроорганизмов [382], это, видимо, так и есть. Сомнительно, чтобы когда-нибудь удалось доказательно реконструировать филогению риниевых и зостерофилловых проптеридофитов с очень полно изученными эпиморфологическими и анатомическими признаками, поскольку основные признаки образуют у разных родов чуть ли не все мыслимые комбинации (рис. 121), отчего система этих родов приобретает облик многомерной решетки. По-видимому, не могут считаться филогенетическими, даже условно, схемы сходства конхострак или бивальвий, когда они основаны лишь на таких признаках, как внешний контур раковины, ее размеры и характер линий прироста.

Судьба филогенетических гипотез показывает, что всем им не удается избежать двух главных дефектов. Во-первых, они связывают филогенетически только уже известные таксоны и, как правило, перестраиваются, причем в главных чертах, при открытии новых таксонов. Это особенно характерно для филогенетических схем, построенных без учета палеонтологии. Такова была судьба предложенной А. Н. Северцовым филогении рыб [765], многочисленных филогений растений после открытия прогимноспермов и каллистофитовых, а также детального изучения разных палеозойских растений. Часто палеонтологические данные, хотя и не опровергают филогенетических гипотез, но ставят их под сомнение. Например, палеоботанические материалы не только не дали

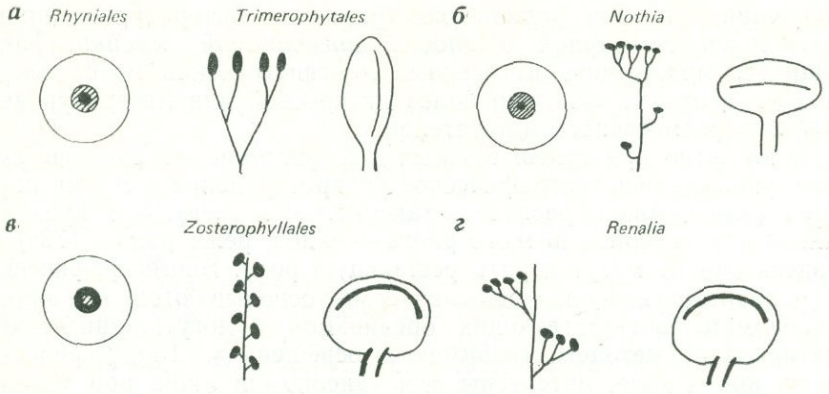


Рис. 121. Комбинативность признаков у девонских проптеридофитов (центрархная или экзархная протоксилема). *Составил С. В. Мейен, оригинал.*

Спорангии эллиптические (*а, б*) или почковидные (*в, г*), раскрывающиеся продольной или поперечной щелью; терминальное (*а, б*) или боковое (*в, г*) положение спорангиев

подтверждения, но и вступили в противоречие с весьма популярной среди ботаников «раналиевой гипотезой» происхождения покрытосеменных [см. подробнее: 1503]. Во-вторых, в филогенетических реконструкциях, даже подкрепленных палеонтологическим материалом, обычно смешиваются общие утверждения о филогенетической близости таксонов и конкретные утверждения о прямой филогенетической связи таксона. Только первые утверждения могут быть хорошо аргументированны, тогда как для вторых надо предъявить доказательства, что в будущем никогда не будет открыт таксон, еще более подходящий на роль предка (или потомка).

Приведенные трудности и обусловленная ими недостоверность филогенетических реконструкций отмечались многими исследователями, как защитниками, так и противниками примата филогенетических классификаций над иными. Осознание трудностей и дефектов любого подхода может вести к попыткам его усовершенствования или к отказу от самого подхода. Так случилось и с филогенетическими классификациями. Если В. Геннинг [1724] и его последователи пытались изыскать новые критерии филогенетической близости организмов, то А. А. Любищев [586] нацело отвергал полезность филогенетики для систематики.

С методологической точки зрения обе позиции оказываются уязвимыми для критики. Радикальный кладизм В. Геннига и его школы не учитывает возможность того, что хотя бы в некоторых случаях филогения принципиально нереконструируема. Возможно, нам не следует «указывать пальцем» на подобные случаи, поскольку всегда может обнаружиться способ решения задач, сейчас кажущихся неразрешимыми. Поэтому есть риск неудачным примером скомпрометировать аргументированную позицию, вполне состоятельную теоретически. Эту позицию можно сформу-

лировать так: теория систематики, даже если она выдвигает филогенетическую систематику как идеал, должна предусматривать принципы систематизации таксонов, не поддающихся филогенетическому анализу.

Кладизм В. Геннига не учитывает и того, что филогения реконструируется не для индивидов (филогения — не синоним генеалогии), а для таксонов. Когда мы относим к одному таксону сходные индивиды, занимающие дизъюнктный ареал, то историческое единство таксона, в том числе вторичность дизъюнкции, будет выводом, а не предпосылкой таксономического решения. Иными словами, кладизм не указывает универсальных филогенетических методов получения таксонов всех рангов, а занимается филогенетической интерпретацией таксонов, полученных существенно нефилогенетическими методами, и перестройкой системы уже имеющихся таксонов на основе некоторых филогенетических гипотез.

Методологические просчеты радикальных противников филогенетической систематики иные. Если отказываться от всех филогенетических принципов систематики, то придется перестраивать решительно всю систему организмов или искать какие-то нетривиальные доводы в пользу сохранения общепризнанных таксонов. Дело в том, что, даже отказываясь от филогенетичности таксонов, мы вынуждены учитывать генеалогические связи индивидов, т. е. филогению низшего уровня; по аналогии с микроэволюцией ее можно назвать «микрофилогенией». В противном случае исчезнут основания для объединения в один вид индивидов с ясно выраженным половым диморфизмом и иными проявлениями внутривидового транзитивного полиморфизма. С радикально антифилогенетической точки зрения для систематизации организмов не нужна ни географическая, ни стратиграфическая привязка материала. Можно собрать вместе все экземпляры, найденные когда-либо и где-либо, и сортировать их по признакам сходства и различия.

Ясно, что при этом будут пропущены виды-двойники, из-за межвидовых гибридов придется объединять вполне самостоятельные по прочим признакам виды. Особенно большие трудности возникнут при систематизации организмов, у которых таксоны хорошо различаются преимущественно по признакам одного пола. Возникнут и многие другие трудности, которые обычно не возникают только из-за того, что материал подбирается с учетом географической, экологической и (в палеонтологии) стратиграфической общности. Мы видим, что особи с трансгрессирующими признаками двух видов приурочены к местам перекрытия ареалов и относим этих особей к гибридам. Отмечается непременно сосуществование индивидов с разными половыми (или иными) признаками в одной колонии или популяции, причем между носителями разных признаков порой устанавливаются прямые генеалогические отношения. Тогда мы говорим о внутривидовом полиморфизме, не всегда отдавая себе отчет в том, что мы воспользова-

лись «микрофилогенетическим» критерием единства вида. Таким образом, процедура установления таксонов неизбежно включает в себя некоторе количество филогенетических принципов. Если их изымать из теории, то требуется ясно сформулировать заменяющие их нефилогенетические принципы, особенно те, которые позволяют обойтись без «микрофилогенетических» гипотез и допущений. Этого радикальные противники филогенетических методов в систематике пока не сделали и даже не осознали самого существования проблемы.

Нельзя чрезмерно драматизировать и трудности филогенетических реконструкций, предъявляя к ним слишком сильные требования, а аргументируя невозможность самих реконструкций, обращать основное внимание на невозможность окончательного выбора между конкурирующими вариантами филогенетических древес. Фенетическая систематика, ориентировавшаяся на отказ от филогенетических гипотез, не может похвастаться ни преодолением трудностей, ни стабильностью дендрограмм (кладограмм), ни умением выбрать один метод их составления из множества конкурирующих и приводящих к разным результатам. Наконец, нельзя не упомянуть еще одну непреходящую непоследовательность, демонстрируемую антагонистами кладизма. Недостатки филогенетической систематики они критикуют, отталкиваясь от достижений именно филогенетики. Например, выступая против принципа монофилии таксонов, они утверждают полифилетичность таксонов. Однако для того чтобы судить о полифилии таксона, надо реконструировать отдельные монофилетические ветви, складывающиеся в полифилетический таксон. Логика требует выставлять против монофилетической доктрины не полифилетические взгляды, а отказ от какой бы то ни было зависимости систематики от филогенетики. Но такой отказ, как уже было показано, невозможен.

Итак, анализ проблем филогенетической систематики привел нас к парадоксу. Сначала мы выяснили, что создание системы, заведомо повторяющей филогенетическое древо, невозможно. Затем оказалось, что и отказ от филогенетической систематики невозможен. Чтобы решить этот парадокс, надо прежде всего осознать, что систематика — не тот вид деятельности, в которой мы начинаем работу «с нуля» и заканчиваем неким результатом, не подлежащим пересмотру. Систематика упорядочивает наши знания, которые никогда не были нулевыми (иначе не было бы предмета исследования) и никогда не будут окончательным (из-за невозможности полного познания объектов). Систематика всегда лишь перестраивает и дополняет уже имеющуюся систему. Она итеративно связана с мерономическими (морфологическими, физиологическими и экологическими) исследованиями [667], неокончательность результатов которых очевидна.

С другой стороны, подмена изменяющегося объекта его статичным образом — всегда лишь исследовательский прием. Подмена истории таксона суммированием свойств входящих в него

индивидов — такой же исследовательский прием. Если мы хотим охарактеризовать таксон Homo, то мы можем включить в его диету (а это таксономический признак) и мамонта, и синтетическую икру. Но можно совершить грубую ошибку, если не учитывать, что в одну и ту же историческую эпоху люди не ели и того и другого. Признаки таксона не могут не меняться во времени, а совмещать диахронные признаки в недифференцированном хронологически диагнозе можно ценой лишь натяжек, оправдываемых только нашими субъективными целями.

То, чем фактически занимается филогенетика и есть прослеживание не статичного облака, а траектории таксона в признаковом пространстве. На филогенетических схемах это многомерное пространство вырождается в двумерную неструктурированную плоскость, а сложная в своей структуре траектория — в одномерную линию или двумерный контур. Чрезмерное графическое упрощение филогенетических отношений вуалирует самую суть дела. Сложные взаимоотношения таксонов в признаковом пространстве редуцируются до схемы, иллюстрирующей мнение филогенетика о некоей интуитивно суммированной близости или удаленности таксонов. Такие схемы вполне могут быть одним из результатов совмещенного филогенетического и таксономического исследований. Хуже, когда они воспринимаются как результат чисто филогенетического и объект дальнейшего чисто таксономического исследования. Тогда возникает путаница, а с ней и тот парадокс, о разрешении которого идет сейчас речь. Те же недоразумения возникают и тогда, когда фенетическая дендрограмма (не явно нагруженная «микрофилогенетическими» соображениями) подается как результат чисто таксономического анализа и объект для дальнейшей филогенетической реконструкции.

Выше говорилось о невозможности и чисто фенетического, и чисто филогенетического подходов к систематике. Хотя и неявно (неосознанно) оба метода так или иначе сочетаются. Иногда это сочетание воспринимается как методологическая ошибка и делаются обреченные на неудачу попытки размежевать оба подхода. На самом деле требуется разработка таких принципов систематики, в которых будет ясно показано совмещение подходов, относительная роль которых будет меняться в зависимости от ситуации. При этом в некоторых случаях роль филогенетических гипотез будет сводиться к минимуму, как бы принимать «нулевой вес». В других случаях филогенетические допущения могут определить структуру всей системы в ее самых важных чертах.

Сказанное можно иллюстрировать примерами. При классификации древнейших докембрийских микрофоссилий, когда неизвестно даже то, относятся ли они к эвкариотам или прокариотам, филогенетические соображения вырождаются в «микрофилогенетический» учет всего лишь приуроченности остатков к определенному слою. В остальном систематики могут опираться на очень узкий круг наблюдаемых признаков. Они группируют фоссилии по внешнему виду и придают полученным группам статус родов

и видов, даже не зная, допустимо ли само приложение категорий вид и род к этим организмам. В сходном положении оказывается исследователь многих проблематичных или просто редких фоссилий (празинофитовых и эбридиевых водорослей, некоторых групп сколекодонтов и конодонтов, меловых цветков и др.), современных прокариот и некоторых современных монотипных таксонов, особняком стоящих в системе и не оставивших следов в геологической летописи.

Систематика других организмов, наоборот, вынуждена широко опираться на филогенетические представления, играющие важную эвристическую роль. Такова система позвоночных, особенно тех из них, по которым есть обширные палеонтологические материалы (млекопитающие, многие рептилии и амфибии, некоторые рыбы). В систематике высших растений филогенетический анализ оказался очень продуктивным для одних групп, например для высших таксонов голосеменных [660, 1955], но малопродуктивным для других (лептоспорангиатных папоротников, членистостебельных).

Опыт филогенетической систематики показывает, что анализ обширного современного материала, подкрепленный достаточно полными данными палеонтологии, приводит к получению филогенетико-таксономических схем высокой стабильности, т. е. выдерживающих привлечение все новых и новых признаков. Такое свойство систем соответствует главному критерию естественности, или (в данном случае это одно и то же) объективности.

Может возникнуть вопрос, а как же преодолевать перечислявшиеся выше многочисленные трудности, стоящие на пути реконструкции филогенезов. Ни общих, ни частных (на каждую трудность) рецептов здесь быть не может. Более того, речь должна идти не о р е ц е п т а х, позволяющих преодолевать частные трудности, а о выработке п р и н ц и п о в систематического исследования.

В общем случае необходимо решать вопросы в более широком контексте. Например, выше указывалось на возможность неполового переноса генетической информации — процесса не поддающегося доказательной расшифровке на палеонтологическом материале. Действительно, привести доказательства, что данное новообразование — результат трансдукции, нельзя. Но гипотеза трансдукции может стать сомнительной, если рассматривать более широкий класс новообразований в данном таксоне. Например, высказывалось предположение, что становление цветка покрытосеменных сопровождалось вирусным обменом генетическим материалом между разными голосеменными. В то же время исторические преобразования пыльцы и листьев древнейших покрытосеменных происходят постепенно по расходящимся линиям, ни в одной из которых не отмечается нарушающее постепенность привнесение признаков со стороны. Получается, что органы, по преобразованию которых есть богатый палеонтологический материал, эволюционировали без явных следов трансдукции. Ее действие приходится ограничить органами, преобразование которых плохо

документировано в геологической летописи. Этим сопоставлением мы не отводим гипотезу о трансдукции, как заведомо несостоятельную, а лишь убеждаемся в том, что придавать этой гипотезе серьезное значение преждевременно. Сначала надо показать, что процесс преобразования цветка шел принципиально иначе, чем пыльцы и листьев.

Порой трудности филогенетических реконструкций могут оказаться непреодолимыми. Тогда надо научиться не обходить, не игнорировать их, а адэкватно описывать сложившуюся таксономическую ситуацию. Таким образом, если мы не знаем филогенетических связей таксона и его места в системе, то именно это и нужно отразить на филогенетической или таксономической схеме. Само осознание и фиксация трудностей и неясностей — важный результат работы.

4.5. СИСТЕМНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ТАКСОНОМИИ И ФИЛОГЕНЕТИКЕ

Одна из важнейших проблем таксономии и филогенетики — проблема метода. В последние десятилетия эта проблема приобрела особую остроту в связи с развитием новых областей таксономии — числовой таксономии, геносистематики, кариосистематики, а также с дискуссиями, сопровождавшими обсуждение методов и результатов. Однако проблема метода в таксономии и филогенетике до сих пор остается неясной. Обычно, определяя методы этих наук, исходят из источника сведений для принятия таксономического и филогенетического решений. Такая трактовка метода рождена геккелевской триадой, рассматривавшейся в качестве метода филогенетики. Однако в литературе по мере вовлечения в сферу таксономии и филогенетики материалов из новых отраслей биологии многократно высказывалось мнение о недостатках такого «предметного» подхода, и его недостаточность становилась все более очевидной. Сейчас число групп признаков и соответственно методов их изучения очень велико. Так, Э. Майр [595] выделил пять типов таксономических признаков: морфологические, физиологические, экологические, этологические и географические, которые делятся на восемнадцать более мелких групп. Л. П. Татаринов [1033] разделил методы филогенетики на три группы: генотипические, фенотипические и экстрасоматические, которые делятся на четырнадцать более мелких групп.

Так как своеобразие исходного материала несомненно влияет на выводы о месте организма в системе и его филогении, эта классификация имеет определенную ценность. Однако на основании одних и тех же данных различные исследователи приходят к разным выводам. Отсюда следует, что характер материала не предопределяет решение. Недаром Д. М. Федотов [1101] отметил, что даже использование методов всего комплекса биологических наук не гарантирует успех реконструкции филогенеза. Недостатки «предметного» подхода состоят в следующем: 1) в число методов

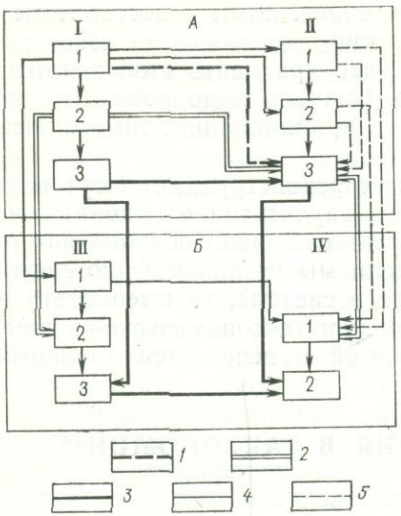


Рис. 122. Система методов таксономии и филогенетики. *По В. М. Эпштейну.*

А — методы таксономии. I — методы описания таксонов: 1 — как совокупности отдельных систематических признаков, 2 — как целого, 3 — как системы; II — методы классификации: 1 — на основании уравновешивания систематических признаков, 2 — на основании априорной оценки одного признака или одной группы признаков, 3 — на основании апостериорной оценки признаков (филетического взвешивания).

Б — методы филогенетики, III — методы реконструкции архетипов: 1 — как совокупности отдельных примитивных признаков, 2 — как целого, 3 — как системы; IV — методы реконструкции преобразований архетипов: 1 — *реконструкция последовательного ряда архетипов*; 2 — моделирование процесса преобразования архетипов;

1 — контур, соответствующий систематике XVII—XVIII вв. (описание по совокупности признаков и классифицирование); *2* — контур, соответствующий систематике и филогенетике XIX и первой половины XX в. (целостное описание, классифицирование, реконструкция архетипов и отдельных стадий филогенеза); *3* — контур, соответствующий систематике и филогенетике второй половины XX в. (системное описание, классифицирование, реконструкция архетипов и динамики филогенеза); *4* — прочие связи между методами; *5* — предполагаемые связи между методами

таксономии и филогенетики включаются любые методы и методики всего комплекса биологических наук, 2) обе науки не имеют своих, специфических для них методов и 3) не рассматривается процесс принятия таксономических и филогенетических решений.

Исходя из этих соображений, целесообразно дополнить этот подход другим — «функциональным», при котором методы систематики и филогенетики характеризуются как методы принятия систематического (точнее, таксономического) и филогенетического решений. При функциональном подходе выявляются специфические особенности метода каждой из этих наук; возникает возможность выделения и классификации подчиненных методов, с помощью которых решаются отдельные таксономические и филогенетические задачи; устанавливаются связи между методами этих наук. Классификация методов таксономии и филогенетики и связи между этими методами [1220] представлены на рис. 122.

Методы таксономии. Можно выделить две группы подчиненных методов (рис. 122): методы описания таксонов (I) и методы их классифицирования (II). Каждая из этих групп включает три метода (1, 2, 3), связи между которыми рассматриваются ниже.

Методы описания таксонов (I) разделяютя на подчиненные методы по уровню описания организации таксона как целого.

Первый метод (I 1) характеризует организацию таксона как совокупность некоторого числа признаков. Этот метод в истории науки был первым, с него начинается изучение новых и малоисследованных таксонов, его использует систематик, приступая к ос-

воению нового для него таксона. Этот метод применял К. Линней, хотя он отчетливо осознавал важность описания организма как целого. К. Линнею принадлежит известное изречение, что род определяет признаки. Однако К. Линней мог описать и классифицировать обрушившееся на него многообразие форм жизни только этим, наиболее простым способом.

Данный метод обеспечивает исходные функции систематики — диагностическую и классификационную, а также прикладную функцию в тех областях науки и практики, где можно достаточно надежно отличать один вид от другого. Естественность таких классификаций часто оказывается незначительной.

Второй метод (I 2) характеризует организацию таксона как целое. Этот метод впервые использовал Ж. Кювье — первым изучавший различные группы животных по всем системам органов и стремившийся объединять сравнительную анатомию и классификацию. Этот метод позволяет более обстоятельно описывать организацию таксона как уникальное явление природы, т. е. реализировать интегративную функцию систематики. Известно, что использование новых признаков и выяснение связей между признаками закономерно ведет к улучшению классификации. Таким образом, описание организации таксона способствует повышению естественности существующих классификаций.

Третий метод (I 3) — моделирование организации таксона как системы означает большой шаг вперед в реализации интегративной функции систематики, так как позволяет описывать целостность организации таксонов количественными методами. Кроме того, он позволяет улучшить классификацию путем строгой формализации понятий и стандартизации наборов признаков, которые должны быть необходимыми и достаточными для описания таксона как системы. Истоки этого подхода в трудах И. И. Шмальгаузена [1193] и А. А. Ляпунова [593]. Системные аспекты таксономии и филогенетики выражает мерономия, понятия и принципы которой разработаны С. В. Мейеном и Ю. А. Шрейдером [653, 667] и их последователями. Системный подход к описанию разных таксонов реализовали Д. Рауп и Ф. Стенли [864]. Этот подход используется и в наших исследованиях [1215, 1216, 1221].

Связи между этими методами таковы: вначале организация рассматривается в качестве совокупности некоторого числа признаков (I 1), затем в качестве целого (I 2), а далее в качестве системы (I 3). Вместе с тем необходимо отметить, что каждый из этих методов имеет область применения.

Методы классифицирования (II) выделены по их отношению к взвешиванию признаков. Изложению их сущности и оценке посвящена большая литература [595]. В данной работе они разделены на три группы: придание всем признакам равных весов — уравновешивание признаков (II 1); априорная оценка признаков (II 2); апостериорная оценка — филетическое взвешивание признаков (II 3). Взаимоотношения между ними таковы: придание всем признакам равных весов и априорная оценка признаков

в исходных вариантах исключают филетическое взвешивание. Однако при филетическом взвешивании можно использовать некоторые идеи и методики, применяющиеся при уравновешивании признаков и их априорной оценке (поэтому на рис. 122 стрелки от II 1 и II 2 к II 3 показаны пунктиром).

Методы филогенетики. Методы филогенетики можно разделить на две группы подчиненных методов: методы реконструкции архетипов (III) и методы реконструкции их преобразований (IV). Первая группа включает три метода (1, 2, 3), вторая — два (1, 2).

Методы реконструкции архетипов (III) разделяются по уровню реконструкции архетипа как целого. Первый метод (III 1) позволяет представить архетип как совокупность примитивных признаков. Этим методом обычно пользуются систематики, реконструируя облик предков-основателей соподчиненных таксонов. Таким образом, нельзя создать целостное представление об архетипе, который к тому же реконструируется как неспециализированное существо, не располагающее адаптациями к конкретным жизненным условиям.

Второй метод (III 2) позволяет представить архетип в качестве целостного существа, обладающего комплексом адаптаций к условиям среды обитания. Его применению должно предшествовать глубокое изучение таксона, для которого воссоздается архетип. Классическим примером использования этого метода являются реконструкции предковых форм в трудах А. Н. Северцова [926] и др.

Третий метод (III 3) позволяет представить организацию архетипа в качестве системы. Он использован в трудах Д. Раупа [864], и также был применен нами для реконструкции формы тела предковых форм пиявок. Необходимо подчеркнуть, что в упомянутых исследованиях подлежала изучению только форма тела, а моделирование внутренних органов — дело будущего.

Связи между этими методами (от III 1 к III 2, а от него к III 3) идентичны связям между методами описания таксонов.

Первый метод реконструкции преобразований (IV 1) — выяснение направления преобразований и сущности отдельных изменений. Этим методом построены все филогенетические деревья. Его отличают следующие недостатки: 1) он позволяет для каждых двух таксонов реконструировать только одну предковую форму, а не веера форм, которые соответственно теории дивергенции и палеонтологическим данным для хорошо изученных таксонов реализуются в процессе филогенеза; 2) пользуясь этим методом, нельзя представить филогенез в динамике.

Второй метод (IV 2) — моделирование филогенетических преобразований — позволяет реконструировать веера форм и с помощью мультипликации представить на экране преобразования этих форм в динамике [1215].

Взаимоотношения этих методов таковы: необходимо знать

последовательность преобразований (IV 1) прежде, чем приступать к моделированию этого процесса (IV 2).

Связь между группами методов таксономии и филогенетики. Выявлена следующая связь между методами описания таксонов и методами классифицирования (группы I и II). При уравновешивании признаков (II 1) и априорной оценке признаков (II 2) нет необходимости в описании организации таксона как целого; отказ числовых таксономистов от филетического взвешивания разрушает представление об организме как исторически сложившейся многоуровневой системе; геносистематики, придавая показателям, характеризующим ДНК, бóльшее значение, чем остальной организации таксона (которую они квалифицируют как фенотип), также не нуждаются в таком описании. Поэтому на рис. 122 показано, что оба метода используют описание таксона как совокупности признаков (I 1). При филетическом взвешивании (II 3) могут быть использованы (хотя и с разной степенью эффективности для классифицирования) все три метода описания таксонов.

Связи между методами описания видов и методами реконструкции архетипов (группы I и III) можно представить следующим образом. Из рис. 122 видно, что каждому методу описания соответствует метод реконструкции. Например, основываясь на наиболее примитивном методе — описании организации таксона как совокупности отдельных признаков, можно реконструировать архетип как совокупность отдельных примитивных признаков, однако нельзя воссоздать его облик в качестве единого целого. Исходя из наиболее продвинутого описания таксона как системы, можно реконструировать организацию архетипа как систему. Воссоздавать архетип как совокупность примитивных признаков в данной ситуации нецелесообразно, так как при такой реконструкции будет утрачена ценная информация о связях между признаками, содержащаяся в системном описании таксона.

Между методами реконструкции архетипов и методами реконструкции динамики филогенетических преобразований (группы III и IV) выявлена такая связь: реконструкции организации архетипа как совокупности примитивных признаков (III 1) и как целого (III 2) позволяют реконструировать только общее направление филогенеза и сущность отдельных преобразований (IV 1). Содержащейся в реконструкциях архетипов информации в данном случае недостаточно для описания филогенеза как процесса. Моделирование организации архетипа (III 3) позволяет представить филогенез в динамике (IV 2). Разумеется, этот метод описания архетипа дает возможность осуществить и более простую операцию (IV 1), однако такая операция нецелесообразна. Поэтому на рис. 122 связь между ними не показана.

Связь между методами классифицирования и методами реконструкции преобразований (группы II и IV) можно представить следующим образом. Придание всем признакам равных весов и априорная оценка признаков могут дать некоторое представление

о направлении филогенеза и отдельных филогенетических преобразованиях. Поэтому связь между этими методами (II 1 и II 2 с IV 1) показана пунктиром. Филетическое взвешивание (II 3) дает надежное основание для реконструкции направления филогенеза и отдельных преобразований (IV 1), а следовательно, для моделирования процесса филогенеза (IV 2). Исторически обусловленные связи между методами таксономии и филогенетики можно описать с помощью трех контуров, охватывающих основные блоки, указанные на рис. 122.

Первый контур: использование методов I 1 — описание организации таксона как совокупности признаков, II 3 — взвешивание признаков без обращения к истории таксонов, III 1 и IV 1 соответствует особенностям систематики XVI—XVIII столетий. На рис. 122 этот контур показан пунктиром.

Второй контур: использование методов I 2 — описание организации как целого, II 3 — филетическое взвешивание III 2 — описание организации архетипа как целого, IV 1 — описание стадий филогенеза соответствует традиционному подходу, истоки которого в трудах Ж. Кювье, Ч. Дарвина, Э. Геккеля. На рис. 122 этот контур обозначен тонкой линией.

Третий контур: использование методов I 3 — системное описание таксонов, II 3 — филетическое взвешивание, III 3 — описание архетипа как системы, IV 2 — моделирование динамики филогенеза соответствует новым идеям и методам в современном естествознании. На рис. 122 этот контур обозначен толстой линией.

Принципы и методы биологической кибернетики в таксономии и филогенетике. Из анализа проблемы метода в таксономии и филогенетике следует, что перспективность конкретных методов и методик в этих науках зависит от того, насколько полноценно они позволяют описать целостность организма.

Проблема целостности — одна из «вечных» биологических проблем. Эта проблема в связи с классификацией животных была поставлена Аристотелем. Она стояла «за кадром» в «Системе природы» К. Линнея. Характеристика организма как живой системы, обменивающейся со средой веществом и энергией, была разработана в трудах Ж. Кювье, который на огромном материале по ныне живущим и ископаемым животным показал целостность организма во взаимодействии его частей («принцип корреляций») и во взаимодействии со средой («принцип условий существования»). Теория Ч. Дарвина объяснила целостность организма как результат эволюции путем естественного отбора и послужила основой для дальнейшей разработки проблемы, А. Н. Северцов и И. Шмальгаузен исследовали ее основные аспекты и дали материалистическую трактовку в противовес многочисленным теориям целостности, рассматривавшим это качество с механических и идеалистических позиций.

В 40—50-х годах развитие теории систем и кибернетики создало фундамент для принципиально нового подхода к проблеме целостности. Через десять лет после выхода в свет «Кибернетики»

Н. Винера появились первые статьи И. И. Шмальгаузена, в которых эволюция описывалась в терминах и понятиях кибернетики. Этот синтез явился закономерным итогом исследований И. И. Шмальгаузена по проблеме «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» [76, 193]. В серии кибернетических работ И. И. Шмальгаузен рассматривал эволюцию на популяционном уровне, в книге «Регуляция формообразования в индивидуальном развитии» — на организменном.

Большое значение для биологии (включая палеобиологию) имеют труды А. А. Ляпунова, в частности, его работа «Об управляющих системах живой природы и общем понимании жизненных процессов» [593], значение которых еще не оценено во всей их глубине. Труды И. И. Шмальгаузена и А. А. Ляпунова служат фундаментом для конкретных, заранее планируемых кибернетических исследований в таксономии и филогенетике. Анализ обобщений в этих областях науки свидетельствует о следующем: 1) организация таксона может рассматриваться как система; 2) основные области их исследований соответствуют основным областям биокибернетики — теории организации систем, теории процессов управления, теории информационных процессов; 3) конкретные количественные исследования закономерно связаны со свойственным кибернетике методом — математическим моделированием [634, 677, 864, 1215, 1216, 1217]. Исходя из указанных соображений, была высказана мысль о том, что эти работы находятся у истоков нового направления в науке — филогенетической кибернетики [1215, 1216]. Ее предмет — филогенез. Метод — математическое моделирование. Главные области исследований: системное изучение организации таксонов, процессов управления филогенетическими преобразованиями в пределах организации как сложной динамической системы, а также информационных аспектов филогенеза — эволюции генетического кода и эволюции многообразия различных групп организмов.

Системное изучение организации таксонов. Системный подход к описанию организации различных таксонов является логическим продолжением предшествующих исследований: описания организации таксона как совокупности признаков и последующего описания его организации как целого. Этот подход становится возможным после того, как биолог создает модель своего объекта как целого, используя для этого понятия и термины своей области науки. Системный подход представляет собой формализацию этой модели. Он осуществляется с помощью системных понятий и терминов, позволяющих произвести количественное описание целостности.

Таким образом, открываются новое, ранее недоступные возможности изучения органических форм и их преобразований в филогенезе. Для перехода от традиционных методов описания к системным большое значение имеет идентификация биологических и системных понятий.

При моделировании организации таксонов возникают большие

трудности; оно может быть осуществлено в результате сложных и трудоемких исследований. Первые опыты системного моделирования посвящены описанию формы тела животных [864, 1215, 1216, 1221], так как форма тела выражает объем, внутри которого происходят взаимосвязанные изменения органов. Форма тела большинства животных может быть представлена в виде комплекса простых геометрических фигур. Форма тела — важнейший эктосоматический признак. Основополагающие работы Д. Раупа по моделированию спирально завитых раковин беспозвоночных показали, что этот метод в равной степени применим к описанию ныне живущих и ископаемых животных.

Системное описание организации в пределах одного из ее уровней осуществляется сходно, причем в этой работе можно выделить несколько этапов, в основном соответствующих обычно выделяемым этапам математического моделирования [601], но имеющих некоторые специфические особенности.

На основании изучения различных видов современных и ископаемых животных («реальная ситуация») формируются их целостные описания. На этой основе возникает необходимость использования системного подхода в их организации («постановка задачи») и построения соответствующих моделей.

Построение и описание модели. Модель организации в упомянутых ранее работах строилась в виде зрительного образа, отражающего наиболее существенные особенности объекта. Обычно систематик выделяет в качестве систематических признаков лишь отдельные особенности организации. При системном подходе к организации используются все признаки, необходимые и достаточные для построения изображения. Поэтому прежде всего составляется комплекс необходимых для построения изображения параметров, а для сравнения получаемых изображений — комплекс безразмерных величин (индексов) — отношений параметров. Изображения представляют объект как целое, а безразмерные величины выступают в качестве систематических признаков. Их набор используется как стандарт для описания любого нового или недостаточно изученного члена таксона.

Системный анализ модели. После изучения определенного числа реальных объектов выясняются черты их организации, которые являются инвариантными, и те, которые варьируют у разных объектов. Уже в начале работы объект рассматривается как система, и в нем можно выделить наиболее важные части, рассматриваемые в качестве подсистем. Затем на основании описания объектов с помощью модели можно выделить основную совокупность инвариант, образующую структуру модели и совокупность варьирующих особенностей, образующую ее программу.

Структура выражает самые существенные свойства модели. Наиболее важным аналогом структуры в биологии является «план строения», хотя с понятием структуры ассоциируются и другие важнейшие понятия — такие, как гомология, коннексия и гомеостаз. Наиболее важные аспекты, охватываемые структурой

в моделях рассматриваемого типа,— постоянство частей, постоянство их положения, постоянство связей между ними. Наиболее важные и заметные (ключевые) признаки, образующие структуру таксона, используются в качестве его диагноза.

Программа таксона представляет собой совокупность его свойств, варьирующих в пределах, допускаемых структурой. Программа таксонов соответствует понятию пространства систематических признаков. Соотношение между структурой и программой таксона выражает степень его пластичности.

Построение пространства логических возможностей («прогноз»). Совокупность теоретически допустимых сочетаний систематических признаков соответствует пространству логических возможностей [382], которые в свою очередь отвечает пространству теоретически допустимых таксонов. Значение прогноза теоретически возможных форм организации для функционального анализа существующих форм, образующих пространство реализации, со всей ясностью показал Д. Рауп. Основанные на этом подходе широкие возможности функционального анализа представлены в работах И. С. Барскова (см. 1.3).

При моделировании организации на всех его этапах проверяется ее соответствие реальным объектам. Изложенные методы позволяют осуществлять традиционное классифицирование, используя методы теории распознавания образов, которые позволяют избавиться от субъективизма, обусловленного произвольным выбором систематических признаков и их произвольной оценкой. Кроме того, они дают возможность сравнивать классификации для одного и того же таксона с целью выбора самой системной из них. Последняя оказывается и наиболее естественной. На этой основе был построен машинный определитель для рыбьих пиявок Палеарктики и проверена классификация этих животных на ЭВМ. Использование ЭВМ дает возможность вводить при построении классификации большое число признаков и совершенствовать ранее созданные классификации, применяя новую информацию, в том числе сведения о кариотипах и ДНК классифицируемых объектов. Осуществляемый интуитивно или сознательно системный подход способствует созданию матричных классификаций, позволяющих предсказывать облик теоретически допустимых таксонов. Теория и практика этих исследований разработаны Б. В. Преображенским [842] на примере ископаемых и современных табулятоморфных кораллов.

Перспективы системного моделирования тесно связаны с возможностями, представляемыми ЭВМ с изображающими устройствами, которые использовались в упомянутых работах. Они создают реальные возможности описания филогенеза с помощью зрительных образов, реконструируемых на основе точных, количественных исследований. Необходимо отметить, что в отличие от традиционных методов системный подход позволяет реконструировать в виде направлений в пространстве логических возможностей «веера форм» для каждого архетипа. Получив серии проме-

жуточных изображений между двумя формами в пространстве логических возможностей, одна из которых рассматривается как предковая, а другая как производная, можно с помощью мультипликаций представить данный этап филогенеза в его динамике [1215].

Процессы управления филогенетическими преобразованиями. Обратные связи между органами в филогенезе. Современные представления об адаптациях свидетельствуют, что внешняя среда ставит определенные «проблемы», которые организм должен «решать» и что эти «проблемы» решаются в процессе естественного отбора [569]. И. И. Шмальгаузен [1193] отметил, что важнейшим аспектом процесса эволюции наряду с адаптацией, прогрессивной дифференцировкой, повышением организации и специализацией является его регулируемость. В процессе филогенеза происходят сложные изменения частей организма, связанные регуляторными взаимодействиями. Качества этой системы управления на уровне организма как целого контролируются естественным отбором. Таким образом, направленность эволюции, взаимосвязь между частями организма, относительная независимость частей, выражающаяся в «мозаичной эволюции», и ряд смежных проблем могут интерпретироваться в качестве различных аспектов управления филогенетическими преобразованиями организма как сложной развивающейся системы. К их числу принадлежит проблема координаций.

Классификация координаций, разработанная А. Н. Северцовым [926] и И. И. Шмальгаузеном [1187], основана на анализе причин, обусловливающих эти связи. Осуществляя причинное изучение организации, важно выяснить, являются ли установленные связи топографическими, динамическими или биологическими. Однако для системного описания организации таксона и ее филогенетических преобразований необходима количественная характеристика координаций. Поэтому целесообразно в дополнение к существующей классификации координаций по причинам вести их классификацию на иных основаниях: по степени детерминированности — детерминированные и стохастические (вероятностные) координации; по направлению взаимодействия — положительные и отрицательные координации; по месту в системе управления — координации, выражающие прямые и обратные связи между органами [1217].

В литературе содержится, начиная с классических трудов Ж. Кювье, В. О. Ковалевского, А. Н. Северцева и И. И. Шмальгаузена, немало примеров перечисленных типов координаций. Однако в общих схемах филогенетического взаимодействия органов и развития различных групп организмов до сих пор принимались во внимание преобразования, представляющие собой прямую последовательность событий. Однако естественно предположить, что в процессе филогенеза, регулируемого естественным отбором преобразования частей организма как сложной биологической системы должны основываться на принципе обратной связи.

Определяя положение вида в системе, систематики выясняют последовательность появления систематических признаков (чем выше ранг таксона, тем древнее характеризующие его признаки). Затем, реконструируя ряд архетипов, устанавливают последовательность преобразований, связь между которыми является аналогом прямой связи. Так как соподчиненные таксоны характеризуются разными признаками, следует сказать, что в филогенезе мероны, обеспечивающие адаптациогенез («лидеры»), непрерывно менялись. Естественно предположить, что мероны, ранее игравшие эту роль, на последующих этапах эволюции изменялись соответственно новому «лидеру», и эти изменения выражают обратные связи между ними [1214, 1219].

Для выяснения теоретически допустимых обратных связей между органами в процессе филогенеза с целью их выявления и изучения в организации исследуемого таксона необходимо построить ее модель.

Такая модель была использована для описания филогенетических преобразований организации пиявок, в частности их центральной нервной системы в ее взаимосвязях с другими системами органов [1219]. В соответствии с этими взглядами и на основе палеонтологических данных рассмотрим некоторые важные филогенетические преобразования у головоногих моллюсков (теутид). Этот пример любезно предоставил нам В. Н. Шиманский.

В настоящее время известны две группы головоногих моллюсков. Первая, включающая теутид, септид, октопод и вампиротеутид, имеет внутреннюю раковину то более развитую, то очень сильно редуцированную или вовсе ее не имеет. Вторая, куда входит один-единственный род Nautilus, характеризуется хорошо развитой наружной раковиной. У первых мантийный комплекс мономерный, есть крупные хорошо развитые руки и высокоорганизованная нервная система и органы чувства. У наутилуса мантийный комплекс димерный, имеются многочисленные небольшие щупальца, нервная система представлена нервными тяжами и расположенными на них ганглиозными скоплениями. У внутреннераковинных гомологом ноги является воронка — особое образование, через которую животное с силой выталкивает воду и благодаря этому, подобно ракете, быстро движется. У примитивных наутилид развита нога в виде двух лопастей, способных сворачиваться и также образовывать воронку.

Хорошо известно значительное число групп вымерших головоногих, от которых, как правило, сохраняется только раковина, значительно реже другие части организма (отпечатки рук, радула, клювы, чернильные мешки).

Исходя из этих материалов, не так трудно представить себе архетипы современных теутоидей, рассматривая указанные особенности с точки зрения их плезиоморфности и апоморфности (табл. 8).

Дадим к табл. 8 некоторые пояснения. Совершенно очевидно, что нервная система в виде тяжей — признак плезиоморфный.

Таблица 8

История развития отряда Teuthida

Соподчиненные таксоны	Характеристика архетипов, основанная на ключевых признаках таксонов	Дополнительная информация об архетипах, основанная на концепции обратной связи
	Архетип-1 — предок класса	
Класс Cephalopoda	Раковина наружная, колпачковидная, слегка согнутая, многокамерная. Апикальный отдел внутренностного мешка широкий, проходит через все камеры, полифункциональный. Ручной аппарат из многочисленных щупалец. Нервная система из тяжей и ганглиев. Нога ползательного типа	—
	Архетип-2 предок промежуточного подкласса	
Подкласс Bactritoidea	Раковина наружная или частично прикрытая отворотами мантии. Апикальный отдел внутренностного мешка превратился в узкий сифон	Нервная система из тяжей с ганглиями. Воронка из двух лопастей, способных образовать трубку. Ручной аппарат с небольшими щупальцами
	Архетип-3 — предок подкласса	
Подкласс Coleoidea	Раковина внутренняя. Мантия образовала на ней чехол-ростр. Жилая камера теряет свою основную функцию и редуцируется до проостракума. Идет становление мощных рук	Нервная система достигает высокой концентрации. Воронка сформировалась
	Архетип-4 — предок отряда	
Отряд Teuthida	Раковина внутренняя сильноредуцированная, как правило, сохраняется только спинная пластинка-гладиус. Развиты мощные руки	Нервная система сконцентрирована в единую массу. Хорошо развиты органы чувств. Имеется очень маневренная воронка

В равной степени это касается и ноги, которая, вероятно, напоминала ногу гастропод. Небольшие щупальца, во-первых, также более древний признак, чем мощные длинные, во-вторых, коррелятивно они связаны с наружной раковиной. Моллюск при опасности прятался в жилую камеру, при больших же руках это невозможно. Они останутся добычей нападающего. Появление мантии, облекающей раковину, во-первых, снизило ее защитное значение, во-вторых, сделало животное более приспособленным

к скольжению в воде, более маневренным. Приобретают очень большое значение мощные руки и прекрасный двигательный аппарат. Усложнение этих элементов было возможно только при значительной концентрации нервной системы.

Информационные аспекты филогенеза. И. И. Шмальгаузен рассмотрел основные проблемы эволюции в свете теории информации. Он подверг анализу биологический код, применив к его характеристике такие понятия, как количество информации, емкость канала связи, помехи, помехоустойчивость, надежность. Значение этих идей и разработок И. И. Шмальгаузена многократно рассматривалось в литературе [32, 688 и др.]. Анализ сведений о генетическом коде на молекулярном и клеточном уровнях с этих позиций, по-видимому, открывает широкие перспективы новых исследований. Он придает необходимую полноту изучению филогенеза в качестве процесса сопряженной эволюции организации и биологического кода как программы, соответственно которой происходит ее развитие. Изучение филогенеза с этих позиций методом математического моделирования начато работами В. В. Меншуткина и Б. М. Медникова [634, 677]. Такой подход, отдавая должное исследованиям в области гено- и кариосистематики, одновременно снимает претензии некоторых исследователей на исключительную роль сведений о ДНК в таксономии и филогенетике.

В последние годы развитие теории информации привело к решению задач, стоящих весьма далеко от проблемы передачи сообщений. В результате сложилась прикладная теория информации, становление которой связано с использованием теоретико-информационных представлений как средства для решения задач в других областях науки [497]. Философское осмысливание этих представлений привело к определению информации как отраженного в сознании многообразия. Если систематику можно рассматривать как науку о многообразии живой природы [595], то филогенетику можно определить как науку о происхождении и развитии этого многообразия. Таким образом, связь между этими областями биологии и прикладной теорией информации представляется естественной.

О значении многообразия как фундаментального показателя организации различных таксонов и его значения в эволюции свидетельствуют некоторые важные закономерности филогенеза: 1) новые группы происходят от сравнительно неспециализированных форм (правило происхождения от неспециализированных предков — правило Э. Д. Копа); 2) специализированные группы имеют тенденцию и далее двигаться по пути специализации (правило прогрессивной специализации — правило Ш. Депере); 3) организм не может вернуться к строению, ранее осуществленному в ряду предков (правило необратимости эволюции Л. Долло) [1]. Отсюда следует, что только пластичная организация, способная

[1] Названия и формулировки правил даны по А. В. Яблокову и А. Г. Юсуфову [1234].

предстать в различных вариантах в зависимости от условий окружающей среды, имеет широкие филогенетические перспективы. Поэтому совершенство организации живых существ целесообразно рассматривать как единство трех составляющих: степени сложности (морфофизиологическое совершенство — морфофизиологический прогресс, по А. Н. Северцову), степени приспособленности (биологическое совершенство — биологический прогресс, по А. Н. Северцову) и степени многообразия.

Для различных таксонов количественная оценка степени морфофизиологического и биологического совершенства может быть получена с помощью балльных оценок; показателем степени многообразия является число видов [1218]. А. Мюллер [1980] показал, что процесс филогенеза всех крупных таксонов сопровождался пульсациями многообразия, изображения которых могут быть сведены к нескольким основным типам. Обычно предполагают, что эти фигуры обусловлены давлением среды, определяющим их контуры. Обычно форма упомянутых фигур зависит и от способности предковых форм производить многообразие или, используя обычную биологическую терминологию, от их пластичности. О том, что эти способности действительно играют очень важную роль, свидетельствуют факты освоения обширных зон жизни различными группами организмов через миллионы лет после вымирания их предшественников [952]. По-видимому, в данном случае в процессе естественного отбора одна группа животных исчезает в то время, когда организация другой еще не приобрела комплекса приспособлений, необходимого для освоения освободившейся экологической зоны.

Внешние причины, обусловливающие положение группы организмов в природе, относительно ясны — это преобразования рельефа, трансгрессии моря, изменения климата, исчезновение пищевых ресурсов, конкуренция и т. д. Оценка внутренних потенций предковых форм до сих пор, представлялась лишь в самой общей форме, наибольшими потенциями обладают неспециализированные, экологически пластичные формы; их эволюция идет по пути возрастания специализации; эти изменения на уровне организации как целевого необратимы. И. И. Шмальгаузен описывает этот закономерный ход событий как переход от ароморфозов к алломорфозам, а от них — к теломорфозам. Однако для количественной характеристики филогенеза необходимо изучение различных таксонов методом математического моделирования из организации и ее преобразований. Для этого необходимо рассмотреть филогенез в виде серии архетипов. Каждый из них должен быть представлен в виде модели, в организации которой выделяетя структура и программа. Количество независимо изменяющихся особенностей организации, выступающих в таксономии в качестве систематических признаков, определяет объем пространства логических возможностей, т. е. способность архетипа производить многообразие или его экологическую и морфофизиологическую пластичность. Эти потенции можно оценить в битах,

если рассчитать теоретически возможные варианты организации как итог равновероятных двоичных выборов. Следует отметить, что предлагаемый подход не чужд традиционной таксономии, так как практически вся классификация построена с использованием дихотомических ключей, в которых систематические признаки представлены в виде иерархии двоичных выборов.

* * *

Таким образом, системный подход к изучению организации различных групп организмов и их исторического развития в дополнение к возможностям традиционных методов позволяет.

1. Осуществить количественное описание организации таксона как целого.

2. Воссоздать теретически возможные варианты организации.

3. Улучшить систему исследуемого таксона путем усовершенствования описаний, методов классифицирования и усиления функционального анализа организации.

4. Облегчить и усовершенствовать работу «традиционного» систематика, осуществляя обработку данных и получение изображений на ЭВМ с дисплеями.

5. Исследовать динамику филогенеза, используя построение пространств логических возможностей, получение изображений серий переходных форм (веера форм) и их мультипликацию.

Новые возможности, представляемые системным подходом к проблемам таксономии и филогенетики, по-видимому, могут быть использованы также при решении некоторых других теоретических и практических задач палеонтологии.

4.6. ПОЛИТИПИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ ВИДА В ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Для теоретической палеонтологии, цель которой — изучение процессов видообразования, филогении и эволюции органического мира геологического прошлого, проблема вида как основной элементарной единицы филогенетической систематики и основного этапа эволюционного процесса, качественно отличного от других этапов, имеет огромное значение.

Практические задачи палеонтологии, тесно связанные с решением проблем стратиграфии, палеогеографии, палеобиогеографии и реконструкции условий образования полезных ископаемых, также требуют определения видов как естественных объективных единиц, характеризующих отдельные стратиграфические, палеогеографические и палеобиогеографические подразделения и определенные обстановки прошлого.

Существуют две основные концепции вида — монотипическая, или типологическая, и политипическая, или популяционная. Первая исходит из того, что сущность вида абсолютна и постоянна, а изменчивость — лишь несовершенное выражение этой сущности. При принятии этой концепции вид будет представлять собой случайную совокупность индивидов, имеющих основные свойства

«типа» вида, т. е. экземпляра, выбранного в качестве стандарта. Степень близости или отличия от «типа» определяется исследователем субъективно уклоняющиеся от него экземпляры выделяются обычно в качестве разновидностей, которые при описании часто оказываются за пределами данного вида, или же в качестве других морфологических «видов» (морфовидов). В этом случае в одной популяции могут быть выделены несколько таких морфологических «видов», один из которых будет включать наиболее часто встречающиеся варианты вида, а другие — группы крайних экземпляров ряда изменчивости. Другая концепция — политипическая, или популяционная, исходит из того, что вид представляет собой генетически, экологически и физиологически единое целое и обладает общим генофондом, слагающимся из генофондов всех составляющих вид скрещивающихся популяций. Именно единство и взаимосвязь генофонда вида лежат в основе его объективности [1935]. Вид характеризуется определенными морфологическими, физиологическими, экологическими и другими признаками.

Каждый вид обладает определенными биологическими свойствами, которые обеспечивают адаптацию его к абиотическим условиям существования и возможность существовать с другими видами и особенно — с потенциальными конкурентами [1935]. Стабильность вида поддерживается сложной гомеостатистической системой, общей для всего вида и обеспечивающей, с одной стороны, единство вида, а с другой,— его дискретность. Эти механизмы определяют требования и выносливость вида в различных условиях среды.

В качестве критерия вида для организмов с половым размножением среди всех этих признаков и свойств выбрано наличие дискретности с другими видами, обусловленной репродуктивной изоляцией составляющих вид популяций от популяций всех других видов, т. е. наличие нескрещиваемости с другими видами [1933, 1934, 1935][1].

Проблема вида в биологии обсуждалась в последние десятилетия многими биологами [375, 376, 594, 596, 1008, 1054, 1058 и др.]. Каждый вид, как правило, состоит из многочисленных популяций, в определенной степени связанных между собой. Каждая такая местная популяция служит основной естественной единицей существования, приспособления и воспроизведения вида. Индивидуум содержит лишь небольшую часть генного фонда популяции в течение краткого периода времени и в силу этого не может быть основной единицей эволюции. Только популяции — воплощение фонда генов всех ее членов, единство которого обеспечивается свободным скрещиванием особей внутри популяции, может служить основой новых генных комбинаций и благодаря этому главной единицей эволюции [1189, 1191, 1409, 1935].

[1] В настоящее время известно довольно много случаев гибридизации, в результате чего возникают диплонты, триплонты и так далее, причем некоторые из них способны к размножению. Тем не менее, вероятно, эти случаи представляют собой исключения и не обесценивают критерий репродуктивной изоляции.

Одним из основных свойств каждой популяции является ее изменчивость, обеспечивающая исходный материал для формо- и видообразования, а следовательно, для эволюции. Поэтому изучение изменчивости популяций служит основой большинства эволюционных теорий и гипотез о видообразовании. Выделяются два основных типа изменчивости [594, 1105, 1935]: индивидуальная, или внутрипопуляционная, которая характеризует различия между индивидуумами одной популяции, и групповая, или межпопуляционная, отражающая различия между популяциями или группами популяций. Как индивидуальная, так и групповая изменчивость могут проявляться в качестве генетической и фенотипической изменчивости.

Палеонтолог (да и зоолог тоже) обычно имеет дело лишь с фенотипической (видимой) изменчивостью, которая тем не менее связана и в какой-то мере отражает генотипическую изменчивость.

Взаимоотношения гено- и фенотипической изменчивости, как и отношения генотипа и фенотипа достаточно сложны. Фенотип представляет собой совокупность признаков и свойств, являющуюся результатом проявления его наследственной конституции (генотипа) в конкретных условиях среды. Таким образом, фенотипическая изменчивость частично будет отражать имеющуюся в популяции генетипическую изменчивость, а частично — возникать за счет влияния среды обитания на фенотипы, составляющие популяцию; эта часть изменчивости не передается по наследству [2287]. Генотипическая изменчивость может быть значительно больше фенотипической, но может иметь место и обратное соотношение, особенно при разнообразных условиях существования популяции или популяций [1935]. Поэтому следует всегда иметь в виду существование потенциальной генотипической изменчивости, которая может проявиться в фенотипической изменчивости, особенно при изменении условий существования.

Как индивидуальная, так и групповая изменчивость могут иметь разные формы проявления. Рассматривая разнообразие форм изменчивости, Н. П. Парамонова [810] дала следующую их группировку: 1) по характеру исследуемых признаков — морфологическая (структурная), физиологическая (функциональная), этологическая (изменчивость поведения) и др.; 2) по характеру проявления признаков — непрерывная (количественная, рядовая) и прерывистая (качественная, альтернативная); 3) по связи с различными стадиями онтогенеза (возрастная) — изменчивость на ранних или поздних стадиях; 4) по наличию или отсутствию связи с полом; 5) по характеру связи между различными признаками — коррелятивная (корреляционная, соотносительная, связная, сопряженная, зависимая) и некоррелятивная; 6) по связи с условиями среды — экологическая (биотопическая) и географическая (топографическая); 7) по характеру проявления в пространстве — клинальная (непрерывная) и дискретная (прерывистая); 8) по характеру проявления во времени (хронографическая) — направленная и ненаправленная; 9) по связи с унаследованностью —

наследственная и ненаследственная. В понятие изменчивости не должны включаться различия признаков или свойств, у различных индивидуумов одного вида, связанные с возрастными и сезонными изменениями и половым диморфизмом.

Особо необходимо отметить внутривидовую изменчивость, выражаемую через дискретные признаки, или фены. Фены — это генетически обусловленные отдельные признаки фенотипа, характеризующиеся простой элементарностью, т. е. неразложимостью на составные части (без потери качественного своеобразия), альтернативностью и дискретностью. Выделение фенов в общей фенотипической изменчивости вида и оценка их встречаемости в различных внутривидовых группировках помогают решению проблем внутривидовой систематики, морфологии, экологии и микроэволюции. По распространению отдельных редких фенов или их комбинаций можно прослеживать пути формообразования и миграций [1232, 1233]. При исследовании изменчивости, как правило, возникает вопрос о ее таксономическом значении, т. е. о ранге внутривидовых категорий.

Как уже говорилось, вид обычно состоит из многих популяций, которые могут группироваться во внутривидовые категории. Такой вид называется политипическим. Основа классификации внутривидовых категорий была заложена А. П. Семеновым-Тян-Шанским [942]. Первое место среди групповых (межпопуляционных) категорий занимает подвид (или географическая раса), который состоит из группы локальных популяций, имеет определенный ареал отличается от других подвидов относительно устойчивыми наследственными морфофизиологическими признаками [1935]. В качестве негеографической внутривидовой групповой категории была предложена морфа, или экологическая морфа, которая представляет собой локальную популяцию (или группу популяций), адаптированную к местным условиям и отличающуюся особыми морфологическими признаками. Для морф характерны отсутствие определенного ареала и нестойкость их отличительных морфофизиологических особенностей, поэтому при смене условий эти признаки могут быть легко потеряны или изменены. Подвиды и морфы охватывают целые популяции и группы популяций. Выделяются внутрипопуляционные единицы, например, формы, аберрации, уродства. Формой обычно называют морфологически различные группы особей внутри одной популяции, образование которых часто обусловлено полиморфизмом [1935], а значительные индивидуальные отклонения выделяются в качестве аберраций и уродств. Множественность выделяемых внутривидовых группировок свидетельствует о сложности структуры вида, которая неодинакова у разных видов.

Из всех внутривидовых категорий только подвид является систематической единицей, узаконенной правилами зоологической номенклатуры. Он имеет триноминальное название. В определении других внутривидовых категорий (морфа, форма и др.) имеются значительные расхождения.

Политипическая концепция, рассматривающая вид в динамике его развития и в конкретных формах его существования, в то же время способствует упорядочению систематики. Биометрические методы, которые применяются для изучения изменчивости, одновременно позволяют более объективно сравнивать популяции для установления их различий и таксономического ранга.

Что касается понимания вида в палеонтологии, то до 50-х годов нашего века в палеонтологических работах господствовала типологическая концепция, хотя уже в 40-х годах советские ученые указывали на необходимость отказа от выделения чисто морфологических видов [108, 1100]. Особенно очевидно неприемлемость типологической концепции была выявлена в рамках дискуссии о проблеме вида в 50—60-х годах. В ряде работ было продемонстрировано, что при использовании типологического метода скрывается одно из основных свойств организмов — их изменчивость, так как промежуточные формы отбрасываются или включаются в наиболее сходные с ними «виды». Выделенные типологическим методом «виды» искусственны и не дают возможности, с одной стороны, выявить ход эволюционного процесса, а с другой — не могут служить полноценными индикаторами обстановок прошлого, так как при их выделении не учитывается экологическая изменчивость [275, 2003 и др.]. С 60-х годов политипическая концепция вида начала завоевывать первенство в палеонтологии и в настоящее время может считаться господствующей.

При применении политипической концепции вида в палеонтологии исследователь прежде всего сталкивается с основным вопросом: может ли быть применим «критерий нескрещиваемости» к вымершим видам, т. е. можно ли считать ископаемые («палеонтологические») виды равноценными современным («неонтологическим») видам. Рассмотрению этой проблемы были посвящены многие работы, в которых высказывались различные точки зрения. Некоторые, хотя и немногие, исследователи защищали необходимость придерживаться в палеонтологии типологической концепции вида, в то же время подчеркивая произвольность и субъективность морфологических видов [55, 1281, 1829]. Ряд палеонтологов, принимая политипическую концепцию, в то же время указывает на специфичность палеонтологического материала и приходит к выводу о субъективности палеонтологического вида [1257, 1632, 1693 и др.]. В связи с этим делались попытки разделить биологический (неонтологический) и палеонтологический виды основываясь на том, что первый имеет распространение только в пространстве, а второй — также и во времени. Для палеонтологического вида были предложены даже особые названия: палеовид, или палеонтологический вид [555], хроновид [1632, 2154, 2376, 2483], сукцессиональный вид [1779], или фратрия [237, 1055], который объединяет популяции сегмента эволюционной линии, существовавшие в течение определенного промежутка

времени, и состоит из ряда последовательных голоморфовидов; каждый из последних равен неонтологическому виду.

Против такого противопоставления палеонтологического вида биологическому активно выступали как биологи-неонтологи [1934], так и многие палеонтологи [275, 292, 604, 862, 887, 1211, 2154 и др.].

Система современных видов, как подчеркнули В. И. Громов [275] и В. Е. Руженцев [887], также учитывает фактор времени, так как большинство современных видов уходит корнями в геологическое прошлое, поэтому существуют достаточные основания считать, что вид в палеонтологии не имеет принципиальных отличий от вида в неонтологии.

О степени репродуктивной изоляции можно судить по степени морфологических отличий, так как в большинстве случаев существует определенная корреляция морфологических и генетических различий, причем первые, являясь следствием репродуктивной изоляции, как правило, вторичны [1935, 2287]. Морфологические отличия вида от других видов — продукт его биологической уникальности. В то же время чисто морфологический критерий неприменим из-за наличия морфологических различий экземпляров, относящихся к одному виду (возрастные различия, половой диморфизм, экологические морфы и пр.). Поэтому переоценка данного критерия может привести к выделению морфологических, «видов», которые часто оказываются внутрипопуляционными вариантами [275, 1015, 1632, 1779, 2003 и др.].

Применение морфологического критерия (включая изучение изменчивости) только совместно с биогеографическими, палеоэкологическими и хронологическими (стратиграфическими) данными делает решение вопроса о видовом статусе ископаемых форм достаточно достоверным.

Все изложенные положения о популяциях и их изменчивости для современных видов применимы и к вымершим видам. На палеонтологическом материале можно изучать индивидуальную и групповую изменчивость, различные формы изменчивости, а также возрастные и сезонные изменения и половые различия.

Выявление разных типов изменчивости имеет значение не только для решения теоретических проблем, но и для практических целей палеонтологии: при разработке детальной биостратиграфии, для палеогеографических и палеобиогеографических исследований, для реконструкции обстановок прошлого.

Для исследования изменчивости древних организмов необходимы достаточно хорошая сохранность материала, наличие выборок определенного объема и приуроченность этих выборок к слоям небольшой мощности, положение которых в разрезе точно установлено. Только если образцы относятся к одному и тому же маломощному слою одного или нескольких близко расположенных местонахождений, можно с достаточной долей условности говорить об ископаемой популяции.

Ископаемая популяция носит «усредненный» характер будучи

представлена совокупностью экземпляров последовательных поколений [395].

Для прослеживания возможных изменений размаха и характера изменчивости во времени необходимо иметь выборки экземпляров одного вида из последовательных слоев непрерывного разреза, отвечающего достаточно длительному промежутку времени. Для изучения изменчивости предложен биометрических методов, основанных на исследовании распределения частот значения отдельных признаков или их отношений [1105, 1461, 1462, 1632, 1778, 1798, 2003, 2145, 2146, 2149, 2169, 2283, 2347].

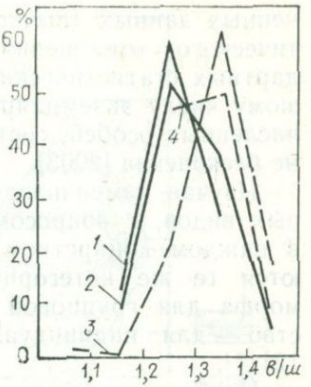


Рис. 123. Кривые изменчивости отношения высоты раковины к ее ширине для плиоценовых гастропод *Viviparus abchasicus* Tab. Эвксинского бассейна *По В. Я. Табояковой.*

1 и *2* — две выборки раковин типового подвида; *3* и *4* — то же, для подвида *V. abchasicus moquicus* Tab.

Поскольку изменчивость признаков внутри популяции непрерывная, это распределение частот выражается одномодальной вариационной кривой (рис. 123) — одномодальные кривые *1—4* представляют собой каждая одну выборку. Поэтому наличие одномодальных кривых для всех подвергшихся изучению признаков для какой-либо выборки свидетельствует, что мы, скорее всего, имеем дело с одной популяцией.

При наличии морфологической прерывистости можно предполагать наличие в выборке представителей двух популяций (при исключении возможности внутрипопуляционной прерывистой изменчивости, полового диморфизма, наличия различных возрастных стадий), которые, будучи симпатрическими, скорее всего, должны относиться к различным видам [2003, 2346]. Нужно, однако, помнить, что одно статистическое различие не может служить основой для определения таксономического ранга популяции или группы популяций. Необходим также анализ географического и стратиграфического распределения изучаемой категории с привлечением палеоэкологических данных [395].

Определив границы изучаемого вида на основании имеющегося палеонтологического материала из одного слоя одного или близких местонахождений, можно судить о внутрипопуляционной (индивидуальной) его изменчивости; сравнивая же выборки из многих одновозрастных местонахождений или из последовательных стратиграфических подразделений, можно выявить межпопуляционную (групповую) изменчивость в пространстве или во времени.

Следует подчеркнуть, что выявление размаха изменчивости отдельных количественных признаков и дальнейшее сравнение амплитуды изменчивости у разных внутривидовых категорий одного вида и разных видов возможны только в случае, если выполнена хотя бы элементарная статистическая обработка полу-

ченных данных (вычисление средней величины, среднего квадратического отклонения, коэффициента вариации). Путем стандартных статистических методов можно по сравнительно небольшому числу экземпляров (выборке) оценить изменчивость многочисленных особей, составляющих популяцию, так как изменчивость не бесконечна [2003].

Изучая изменчивость, мы сталкиваемся, как и для современных видов, с вопросом о внутривидовых категориях и их ранге в каждом конкретном случае. Для ископаемых видов применяются те же категории, что и для современных, т. е. подвид и морфа для групповой изменчивости и форма, аберрация, уродство — для индивидуальной изменчивости [432, 604, 862, 1015, 1211][1].

Необходимо специально остановиться на категории подвида, в понимании которого среди палеонтологов существуют разногласия. Подвид в биологии — географическая категория, однако в палеонтологии он применяется и как хронологическая категория для группы популяций, имевших определенный временной «ареал» (рис. 124). В. Е. Руженцевым [887] было показано, что биологических различий между географическими и хронологическими подвидами не существует, и разграничение их обычно практически невозможно, если различные подвиды найдены в разных районах и нельзя точно определить их одновременность. Даже при наличии серии подвидов из последовательных слоев отдельные подвиды могли быть географическими расами, замещавшими друг друга из-за климатических или каких-либо других изменений условий существования [1806, 1935, 2376]. Поэтому в определение подвида следует включать фактор времени и тогда подвидом называть группу популяций, географически или хронологически обособленную от других аналогичных групп популяций того же вида, отличающуюся вследствие этого определенными, передающимися по наследству морфологическими особенностями, но связанную с другими подвидами переходными формами в местах контакта [604, 605, 862, 887].

Естественно, что важное значение при обосновании выделения подвидов следует придавать картированию их географических ареалов и изучению их во времени (см. 5.1). Хронологический подвид не следует выделять в самостоятельную категорию, как это делают некоторые исследователи [555, 900, 2154, 2376], называя ее «транзитом» или «мутацией».

Необходимо подчеркнуть, что палеонтологи нередко разновидности (вариететы), выделенные в старых работах, без достаточных оснований переводят в подвиды. Это создает трудности для понимания истинной структуры вида, так как очень ча-

---

[1] Морфы, формы и другие внутривидовые категории можно обозначить латинскими названиями (longa, curta и проч.), буквами (α, β, *a*, *b* и проч.) или русскими названиями (длинная, короткая и проч.).

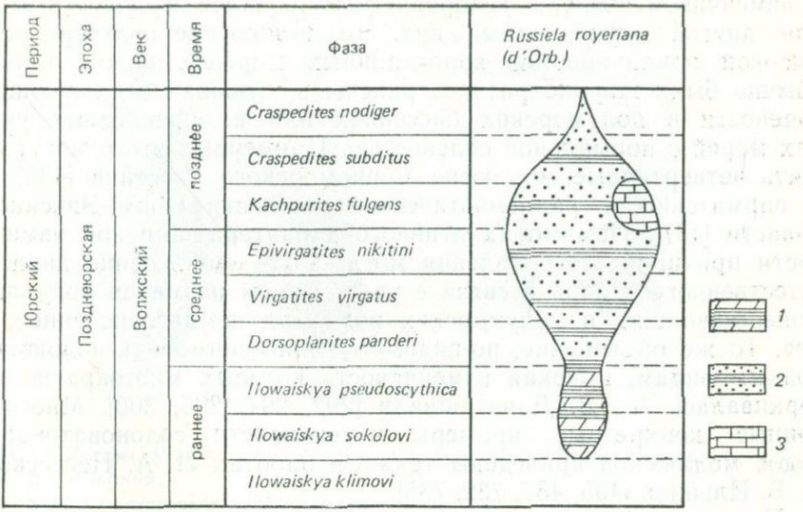


Рис. 124. Схема структуры полиморфного вида брахиопод *Russiella-royeriana* (*d'*Orb.). Волжский ярус Русской платформы. *По В. П. Макридину с изменениями.*

1 — Russiella roveriana undorae (Makrid.). Географический ареал Ульяновско-Саратовская синеклиза и Общий Сырт. Фации иловых впадин и тонкозернистых терригенно-карбонатных осадков относительно углубленной области шельфа.
2 — Russiella royeriana royeriana (d'Orb.). Географический ареал Московская и Ульяновско-Саратовская синеклиза. Фации песчаных и песчано-глинистых осадков сублиторали.
3 — Russiella royeriana tenuis Makrid. Географический ареал — Прикаспийская впадина; фации терригенных и хемогенных карбонатных местами глауконитовых осадков относительно углубленной области шельфа.

сто в качестве вариететов выделялись морфы, формы, аберрации, а не подвиды. Что касается других внутривидовых категорий, то они, как правило, не имеют принципиальных отличий от тех, которые применяются для современных видов.

Изучение внутривидовой изменчивости и структуры вида вымерших организмов проводилось для различных систематических групп, но особенно детально для различных групп беспозвоночных. Так, индивидуальная, или внутрипопуляционная (внутриколониальная у колониальных организмов), изменчивость исследовалась у фораминифер [259, 316, 599], кораллов [100, 103, 104, 323, 916, 1047], мшанок [710], брахиопод [271, 272, 422, 960, 1011], остракод [265], двустворчатых [37, 64, 65, 300, 304, 364, 393, 437, 732, 810, 950, 951, 1138, 1205], брюхоногих [435, 437, 455, 456, 717, 821, 1027, 1028, 1029, 2002] и головоногих [89, 889, 1122, 1686] моллюсков. Эти исследования показали, что размах индивидуальной изменчивости у разных популяций одного и того же вида в различных условиях и у разных видов может весьма отличаться. Было замечено, что наиболее изменчивы эврибионтные виды, что может быть обусловлено, по Г. В. Никольскому [748], тем, что наличие широкой амплитуды изменчивости обусловлено приспособлением

к изменчивой среде, в которой сформировался и существует тот или другой эврибионтный вид. Это положение подтверждается высокой изменчивостью эвригалинных морских видов, которые обычно были широко распространены в условиях отклоняющейся солености в полуморских бассейнах или в опресненных участках морей с нормальной соленостью. Примерами этого могут служить четвертичные моллюски Черноморского бассейна [435, 732] и сарматские и раннемэотические моллюски Понто-Эвксинской области [437]. Помимо адаптивного характера широкой изменчивости причиной этого явления могло быть уменьшение давления естественного отбора в связи с увеличением размеров популяций, существовавших в полуморских водоемах немногочисленных видов. То же объяснение, по-видимому, применимо и к солоноватоводным видам, высокая изменчивость которых многократно подчеркивалась Л. Ш. Давиташвили [292, 294, 296, 300]. Многочисленные конкретные примеры изменчивости солоноватоводных видов моллюсков приведены также в работах Л. А. Невесской и Л. Б. Ильиной [435, 437, 732, 735].

Наличие таких изменчивых видов в ряде случаев приводило к выделению морфологических «видов», которые при внимательном исследовании их изменчивости оказались лишь вариантами индивидуальной изменчивости [65, 810, 950, 1027, 1028, 1029]. К индивидуальной изменчивости относится также изменчивость отдельных стадий онтогенеза, отмечающаяся значительно реже, чем изменчивость взрослых организмов [265, 810, 1686].

Что касается групповой, или межпопуляционной (межколониальной для колониальных организмов), изменчивости, то для ископаемых видов (впрочем, часто и для современных) в ряде случаев трудно разграничивать географическую и экологическую изменчивость, так как пространственно разделенные популяции всегда существуют в какой-то степени в других экологических условиях, а экологически различные популяции обычно разделены и в пространстве, хотя и находятся в пределах одного ареала.

Как уже указывалось, представление об экологической и географической изменчивости древних видов дает сравнение выборок из многих местонахождений строго одновременных отложений. При этом основной трудностью является установление синхронности разделенных в пространстве ископаемых популяций, но при детальных биостратиграфических работах трудность устранима.

Экологическая или географическая изменчивость популяций одного вида отмечалась для многих групп организмов: форминифер [316, 486, 599, 1333], кораллов [100, 103, 320, 1047], мшанок [506], брахиопод [117, 272, 422, 604, 906, 1011, 1211, 1236], двустворчатых [64, 65, 300, 393, 437, 732, 734, 735, 807, 809, 810, 899, 950, 951, 1714, 2348], брюхоногих [300, 435, 437, 717, 1027, 1028, 1029] и головоногих [89] моллюсков, млекопитающих [212, 213] и др.

Изучение групповой изменчивости часто приводит к необхо-

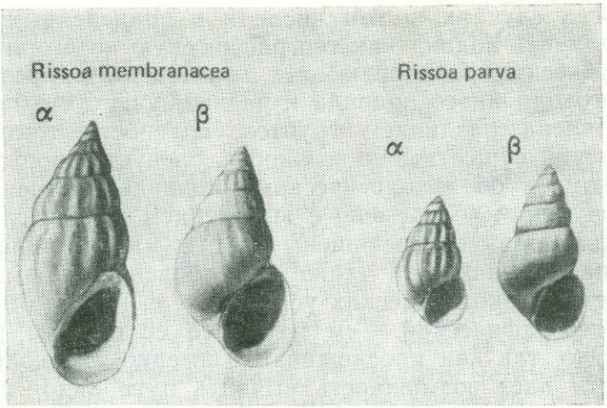


Рис. 125. Морфы *Rissoa parva* (Costa) в голоценовом Черноморском бассейне. *По Л. Б. Ильиной.*
Морфа: α — скульптированная, β — гладкая

димости выделения внутривидовых категорий — подвидов (при географической, эколого-географической или хронологической изменчивости), или морф (при экологической изменчивости). Так, ряд видов двустворчатых и брюхоногих моллюсков Черноморского бассейна, проникших сюда из Средиземного моря в начале голоцена, представлен эндемичными подвидами, возникновение которых было обязано, по-видимому, не только и не столько относительной географической изоляции, сколько другим гидрологическим условиям и, в первую очередь, понижению солености [435, 732].

В качестве примеров различных морф можно привести морфы бивальвии *Mytilaster lineatus* (Gm. in L.) и гастропод *Rissoa membranacea* (Adams) и *R. parva* (Costa) (рис. 125) со скульптированной раковиной, приуроченных к открытому мелководью плейстоценового и современного Черного моря, и морфы этих же видов с гладкой раковиной, характерные для опресненных районов [435, 732]. Скульптированная и гладкая морфы выделены также для мэотических гастропод *Pirenella disjuncta disjunctoidies* (Sinz.), причем их развитие тоже было обусловлено различной соленостью [437].

С жизнью на различных субстратах было связано возникновение двух морф бивальвии *Ostrea edulis taurica* Siem. в Черноморском бассейне: морфы с низкой связочной площадкой и умеренно толстостенной раковиной и морфы с высокой связочной площадкой и массивной раковиной. Первая из них связана с песчано-илистыми грунтами и характерна для устричников («грядовая» морфа), а вторая — со скалистыми грунтами («скалистая» морфа [732]). Аналогичные морфы описаны В. П. Макридиным [605] на примерах юрских брахиопод.

Во многих случаях, в том числе и в приведенных примерах, трудно различить подвид как географическую категорию и морфу как экологическую категорию, так как приуроченность представителей того или иного подвида к разным участкам бассейна часто обусловлена различием грунтов, солености, температуры и других условий существования. Скорее, следует говорить не о географическом, а об «экологическом» подвиде. Изучению изменчивости популяций во времени с выделением в ряде случаев хронологических подвидов посвящены работы многих палеонтологов. Такого типа изменчивость также обусловлена главным образом влиянием смены экологических условий, т. е. может быть сведена к эколого-географической. Тем не менее ее следует рассматривать отдельно, так как прослеживание именно «хронологической» изменчивости дает возможность выявить пути видо- и формообразования. Примеры хронологической изменчивости, т. е. постепенного изменения признаков во времени, приведены в работах по фораминиферам [316, 599, 1333], кораллам [323, 1047], брахиоподам [885, 886], двустворчатым, [296, 300, 364, 393, 732], брюхоногим [300, 435, 436, 437, 821, 2002] и головоногим [722, 1400, 2384] моллюскам, пресмыкающимся [872] и др.

Изменчивость отдельных признаков во времени могла быть направленной или ненаправленной. Широкое распространение направленной изменчивости у моллюсков неогеновых бассейнов юга СССР отмечал Л. Ш. Давиташвили [296, 300], демонстрируя это на конкретных фактах. То же самое отмечалось Н. П. Парамоновой [807, 810] и Л. Д. Ильиной [437] на сарматских двустворчатых моллюсках, Л. А. Невесской [732, 734, 735] и Л. Д. Ильиной [435] — на четвертичных двустворчатых и брюхоногих моллюсках.

Рассмотрение амплитуды изменчивости (индивидуальной и групповой) у видов с различным эволюционным потенциалом показало, что наибольшая изменчивость отмечалась у видов, которые давали начало новым видам, Это было показано на видах одних и тех же родов двустворчатых моллюсков из неогеновых бассейнов юга СССР [734].

При рассмотрении конкретного случая симпатрического видообразования в голоценовом Черноморском бассейне оказалось, что наибольшая изменчивость предкового вида наблюдалась в период возникновения нового вида, а затем изменчивость всех признаков уменьшалась [734].

Исследование групповой изменчивости выявило ряд случаев параллельной изменчивости и гомеоморфии видов одного рода или близких родов, возникавших почти одновременно, но разобщенных пространственно, или же отмечавшихся в разные промежутки времени. Такие примеры проводились для кораллов [433], брахиопод [966, 1011], двустворчатых и брюхоногих моллюсков [40, 300, 437, 808, 810, 1029] и других групп.

Изменчивость вымерших форм можно изучать и методами фенетики [1232, 1233]. Впервые на необходимость при палеонто-

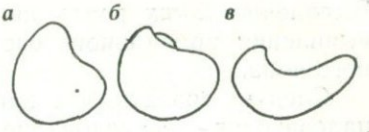


Рис. 126. Филогенетический ряд позднеюрских и раннемеловых *Liostrea* северо-сибирских морей. *По В. А. Захарову.*

а — L. delta (Smith) из кимериджа; *б — L. praeanabarensis* (Zakh.) из волжского яруса; *в — L. anabarensis* Bod. из неокома

логических исследованиях изучать изменение отдельных дискретных признаков указали Г. Ф. Осборн [2047] и А. А. Борисяк [108]. Возможность применения методов *фенетики в палеонтологии* была отмечена Т. Г. Сарычевой и А. В. Яблоковым [914]. Впервые выделение фенов на ископаемом материале было проведено для ряда палеозойских брахиопод [272, 273], а также для сарматских гастропод [821]. Прослеживание отдельных фенов во времени и в пространстве показало, что некоторые из них, появляясь у немногих членов популяции, быстро исчезали, не повлияв на развитие той или другой группы, другие же — закреплялись в ходе исторического развития группы, приобретая таксономическое значение. Их изучение помогает прослеживать филогенетические *связи и ход эволюции группы* (рис. 126).

Изучение возрастных изменений у вымерших форм также имеет большое значение для решения проблем систематики, филогении и путей эволюции. Особенно детально эти изменения могут быть исследованы у тех групп, у представителей которых они прослеживаются на одном экземпляре, например, у археоциат [180], кораллов [322, 323, 439], головоногих моллюсков [89, 91, 348, 405, 887, 888, 889, 1160, 1686]. Однако и при отсутствии этих условий возрастные изменения, которые могут быть очень значительны, должны по возможности быть выяснены во избежание таксономических ошибок и неправильной интерпретации эволюционного развития. Изучение возрастных изменений в этих целях проводится на брахиоподах [117, 271, 960, 966], остракодах [265, 267], двустворчатых [38, 731, 732, 733, 734, 899, 951] и брюхоногих [16, 252] моллюсках и многих других группах, в том числе и позвоночных животных [871]. Во многих случаях изучение возрастных изменений помогает решить вопросы о возможных предках, *путях формо- и видообразования* и направлении эволюции. На ряде примеров показано, что новые признаки, возникновение которых отражало образование нового вида, появились на разных стадиях онтогенеза, т. е. развитие шло путем анаболии (геронтоморфоза), или же педоморфоза. Примеры анаболии с последующим ускорением онтогенеза известны для аммоноидей *Medlicottia* и *Eumedlicottia* [887]. Явления педоморфоза через девиацию также отмечены для аммоноидей *Macrocephalus — Kepplerites — Cosmoceras, Orthosphinctes — Prorasenia — Rasenia* [887, 1012]. Педоморфоз через фетализацию («неотению») выявлен для ряда групп [25, 267, 734, 1012, 1013].

В отдельных работах приводились примеры полового диморфизма, отмечаемого для разных групп: остракод [265, 417], брахиопод [272], брюхоногих [315] и головоногих моллюсков [1915].

Выявление таких различий, связанных с полом, необходимо для выявления правильного систематического положения особей разного пола.

Следует сказать, что какие бы задачи ни ставил перед собой палеонтолог — исследование филогении, уточнение системы, выявление палеоэкологических особенностей той или другой группы организмов, проведение палеобиогеографического районирования, построение детальных стратиграфических схем — он сталкивается с необходимостью правильного определения объема вида и выяснения его изменчивости, что возможно только в рамках политипической концепции вида.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие 5
Введение. *С. В. Мейен* 8
Развитие основных идей палеонтологии. *Д. Л. Степанов* 26

Часть первая
ПРИНЦИПЫ И НАПРАВЛЕНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

1.1. Морфологические исследования в палеонтологии. *Э. И. Воробьева, С. В. Мейен* 80
1.2. Основные особенности функциональной морфологии колониальных организмов. *Е. И. Кузьмичева* 123
1.3. Морфофункциональный анализ спирально свернутой раковины головоногих моллюсков. *И. С. Барсков* 139
1.4. Реконструкции вымерших организмов. *С. В. Мейен, Ю. М. Смирин, В. М. Смирин, Г. А. Пономаренко, И. С. Барсков, Б. Т. Янин* 159
1.5. Изучение онтогенеза вымерших организмов. *В. П. Макридин, М. А. Шишкин* 197
1.6. Палеофизиологические исследования. *М. А. Шишкин, В. П. Макридин* 211
1.7. Палеопатологические и палеотератологические исследования. *М. А. Шишкин, В. П. Макридин* 219
1.8. Палеонтологические проблематики. *В. Н. Шиманский* 229

Часть вторая
ПРИНЦИПЫ И НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ТОНКОЙ СТРУКТУРЫ И ВЕЩЕСТВЕННОГО СОСТАВА ИСКОПАЕМЫХ СКЕЛЕТНЫХ ОБРАЗОВАНИЙ

2.1. Основные вопросы биоминерализации. *С. Н. Голубев* 241
2.2. Палеонтологические аспекты биоминерализации. *И. С. Барсков* . . . 253
2.3. Структура (палеогистология) скелета беспозвоночных животных. *И. С. Барсков, В. П. Макридин* 259
2.4. Палеогистология скелета позвоночных животных. *В. Н. Талимаа, Э. И. Воробьева, В. П. Пегета, К. Е. Михайлов* 271
2.5. Микроструктурные исследования в палеоботанике. *С. В. Мейен* . . . 320
2.6. Палеобиогеохимические и палеобиохимические исследования. *И. С. Барсков* 327
2.7. Молекулярная палеонтология. *И. Е. Лейфман, А. Н. Гусева, В. П. Макридин* 338

Часть третья
ПРИНЦИПЫ И НАПРАВЛЕНИЯ ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИХ, ПАЛЕОИХНОЛОГИЧЕСКИХ И ТАФОНОМИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Палеоэкологические исследования. *В. А. Захаров* 369
3.2. Основные концепции и проблемы палеоихнологии. *М. А. Федонкин* . . 400
3.3. Тафономические исследования. *В. А. Захаров, С. В. Мейен, В. Г. Очев, Б. Т. Янин* 416
3.4. Тафономия бесскелетных многоклеточных животных. *М. А. Федонкин* 434

Часть четвертая
СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ

4.1. Принципы и методы палеонтологической систематики. *С. В. Мейен* . . 447
4.2. Вопросы систематии в некоторых разделах палеоботаники (палеопалинологии, палеоальгологии и др.). *С. В. Мейен, С. И. Шуменко* 466
4.3. Филогенетика. *А. П. Расницин* 480
4.4. Проблемы филогенетической классификации организмов. *С. В. Мейен* 497
4.5. Системные исследования в таксономии и филогенетике. *В. М. Эпштейн* 511
4.6. Политипическая концепция вида в палеонтологии. *Л. А. Невесская* 525

Современная палеонтология. Методы, направления, проб-
С 56 лемы, практическое приложение: Справочное пособие: В 2-х томах/Под ред. В. В. Меннера, В. П. Макридина.— М.: Недра, 1988.— Т. 1./С. В. Мейен, В. П. Макридин, Д. Л. Степанов и др.— 540 с.: ил.

ISBN 5—247—00152—4

Рассмотрены главные направления морфологических и функциональных исследований в палеонтологии. Изложены принципы изучения тонкой структуры и вещественного состава ископаемых скелетных остатков организмов, принципы и направления палеоэкологических, палеоихнологических и тафономических исследований. Освещены методы палеонтологической систематики, вопросы филогенетической классификации организмов.

Для палеонтологов, палеоботаников, палинологов, стратиграфов, литологов: геологов различного профиля, изучающих осадочные горные породы.

С $\frac{2002000000-177}{043(01)-88}$ 144—88 ББК 28.1

СПРАВОЧНИК СПЕЦИАЛИСТА

Мейен Сергей Викторович,
Макридин Владимир Петрович,
Степанов Дмитрий Леонидович и др.

Современная палеонтология

МЕТОДЫ, НАПРАВЛЕНИЯ, ПРОБЛЕМЫ, ПРАКТИЧЕСКОЕ ПРИЛОЖЕНИЕ

В ДВУХ ТОМАХ

Том 1

Заведующий редакцией *В. А. Крыжановский*
Редакторы издательства *Л. С. Дмитриева, Ю. А. Рожнов*
Переплет художника *И. А. Слюсарева*
Художественный редактор *Г. Н. Юрчевская*
Технические редакторы *Л. Я. Голова, Л. А. Мурашова*
Корректоры *Н. Г. Гаспарян, Л. В. Зайцева*

ИБ № 6924

Сдано в набор 23.10.87. Подписано в печать 09.03.88. Т-05839 Формат 60×90$^{1}/_{16}$. Бумага типографская № 1. Гарнитура Литературная. Печать высокая. Усл.-печ. л. 34,0. Усл. кр.-отт. 34,25 Уч.-изд. л. 40,21. Тираж 3100 экз. Заказ 3240/1343—2. Цена 2 р. 50 к.

Ордена «Знак Почета» издательство «Недра», 125047, Москва, пл. Белорусского вокзала, 3

Ленинградская типография № 4 ордена Трудового Красного Знамени Ленинградского объединения «Техническая книга» им. Евгении Соколовой Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 191126, Ленинград, Социалистическая ул., 14.

ВНИМАНИЮ СПЕЦИАЛИСТОВ!

Издательство «Недра» готовит к выпуску в 1989 году новые книги

Боброва Л. В., Кондрашова О. В., Федорчук Н. В.
ЭКОНОМИКА ГЕОЛОГОРАЗВЕДОЧНЫХ РАБОТ НА РТУТЬ, СУРЬМУ, ВИСМУТ.
10 л. 50 к.

Охарактеризованы состояние мировой сырьевой базы, структура производства и потребления, конъюнктура цен на ртуть, сурьму и висмут. Проведен экономический анализ попутного производства этих металлов и отмечены особенности формирования оценочных показателей в условиях комплексного производства (калькулирование затрат, расчет минимального экономически допустимого содержания в концентрате). Приведены примеры расчета экономического ущерба и отмечена необходимость учета экологических факторов при определении эффективности попутного производства токсичных элементов и оценке их запасов. Значительное внимание уделено сравнительной геолого-экономической оценке комплексных и собственных месторождений ртути, сурьмы и висмута.

Для геологов, горняков, экономистов, занимающихся геолого-экономической оценкой месторождений.

План 1989 г., № 181

Кейльман Г. А., Золоев К. К.
ИЗУЧЕНИЕ МЕТАМОРФИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ
15 л. 75 к.

Рассмотрены фациальная, формационная и геодинамическая классификации метаморфизма, основы метаморфогенного рудообразования. Большое внимание уделено принципам и методам полевого изучения метаморфических комплексов. технике сбора фактического материала, особенностям аналитических исследований. Детально описаны методика геологических, геохимических и геофизических исследований, лабораторные работы, особенности петролого-микроскопических исследований метаморфических пород. Большое внимание уделено обработке фактического материала, методам графического изображения, принципам и методам термо- и барометрических определений, особенностям применения радиогеохронологического анализа для изучения метаморфических пород, методам составления геологических карт метаморфических комплексов.

Для геологов различного профиля.

План 1989 г., № 40

КОМПЛЕКСНАЯ ГЕОЛОГО-ЭКОНОМИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА РУДНЫХ МЕСТОРОЖДЕНИЙ (ОСНОВЫ МЕТОДИКИ)

Быбочкин А. М., Быховский Л. З., Воробьев Ю. Ю. и др.

22 л. 1 р. 40 к.

Описаны основные промышленные типы месторождений по сложности геологического строения и дана их группировка для целей разведки. Рассмотрены методика их изучения (выбор рационального комплекса технических средств, обоснование соотношения объемов горных, буровых и геофизических работ, расположения и плотности сети разведочных выработок; отбор, обработка и анализ проб; технологические исследования), требования к технико-экономическому обоснованию кондиций и методика подсчета запасов (оценка достоверности исходных данных; принципы оконтуривания рудных тел и увязки разведочных пересечений; обоснование метода подсчета запасов; определение подсчетных параметров, принципы ограничения выдающихся содержаний).

Для геологов, занимающихся разведкой рудных месторождений.

План 1989 г., № 99

Кривцов А. И.
ПРИКЛАДНАЯ МЕТАЛЛОГЕНИЯ

20 л. 1 р. 30 к.

Изложены принципы и методология прикладных металлогенических исследований, обеспечивающих научное обоснование геологоразведочных работ. Рассмотрены основные понятия и категории металлогении, металлогенические обстановки, рудообразующие процессы, основы формационного и металлогенического анализа. Охарактеризованы содержание и задачи общей, региональной и специальной металлогении. По главным типам геологических структур даны описание и систематика металлогенических обстановок, геологических и рудных формаций. Рассмотрены принципы и методы металлогенического районирования и прогнозирования. Описаны методы оценки прогнозных ресурсов, принципы и методика формирования прогнозно-поисковых комплексов.

Для геологов, занимающихся прогнозированием, поисками и оценкой рудных месторождений.

План 1989 г., № 100

Предварительные заказы на книги принимают местные книжные магазины, распространяющие научно-техническую литературу, и магазины — опорные пункты издательства «Недра», адреса которых приведены в аннотированном плане выпуска на 1989 год.

Через отделы «Книга — почтой» высылают книги наложенным платежом магазины:

№ 115 — 117334, Москва, Ленинский пр., 40;
№ 15 — 199178, Ленинград, В. О., Средний пр., 61.

Издательство «Недра»

5093

НЕДРА