

Современная палеонтология

2

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 2

методы
•
направления
•
проблемы
•
практическое
приложение

СПРАВОЧНОЕ ПОСОБИЕ



МОСКВА "НЕДРА" 1988



ББК 28.1
С 56
УДК 56.07

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

Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение: Справочное пособие: В 2-х томах. / Под ред. В. В. Меннера, В. П. Макридина. — М.: Недра, 1988. — Т. 2. / М. А. Шишкин, С. В. Мейен, А. С. Алексеев и др. — 383 с.: ил.

ISBN 5—247—00153—2

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, палеонихнологических 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 2002000000—178 145—88
043(01)—88

ББК 28.1

ISBN 5--247--00153--2
ISBN 5--247--01675--0

© Издательство «Недра», 1988

ПРИНЦИПЫ И НАПРАВЛЕНИЯ ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

5.1. ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Биогеография — наука о географическом распространении растительных и животных организмов и их сообществ, его причинах и закономерностях, структурно-функциональных и исторических особенностях живого покрова (биоты) Земли.

В течение продолжительного времени начиная с античной эпохи биогеография концентрировала внимание исключительно на изучении современных растений и животных. Интерес к географическим аспектам исследований органического мира геологического прошлого возник лишь в XIX в. Формирование же особой области знаний — палеобиогеографии, находящейся на стыке палеонтологии и палеогеографии и занимающейся восстановлением по ископаемым остаткам географического распространения растений и (или) животных минувших геологических периодов, относится уже ко второй половине нашего столетия. В задачи палеобиогеографии входит выяснение распределения организмов и различных их группировок в пределах тех или иных палеогеографических регионов, вплоть до всего лика Земли, в течение определенных промежутков геологического времени, а затем на основании этого и данных смежных наук объяснение прослеженных закономерностей.

О состоянии и несомненном прогрессе палеобиогеографии можно судить по трудам I, IX и XVII сессий Всесоюзного палеонтологического общества, обзорам литературы в сборниках «Итоги науки и техники. Стратиграфия и палеонтология» [83, 84 и др.], по информации, публикуемой в «Реферативном журнале» и других справочных изданиях.

Еще во второй половине XVIII столетия возникло деление биогеографии на фито- и зоогеографию, установившееся в дальнейшем и в палеобиогеографии, причем развитие этих крупнейших отделов протекает и сейчас во многом собственными путями. Вместе с тем, несмотря на различия объектов и методов исследований (см. 4.1, 5.2 и 5.3), нет оснований считать, что между фито- и палеофитогеографией, с одной стороны, зоо- и палеозоогеографией, с другой, существует некая непреодолимая преграда. Наоборот, в биогеографии все отчетливее дает о себе знать тенденция к слиянию рассматриваемых отделов, по существу, в совершенно

новое направление исследований. Весьма вероятно, что по этому же пути пойдет в недалеком будущем и развитие палеобиогеографии, хотя здесь, по понятным причинам, положение обстоит более сложно.

Вопрос о самостоятельности палеобиогеографии по отношению к биогеографии сопоставим с вопросом об отношении палеонтологии к биологии. Можно говорить о палеобиогеографии как части биогеографии в широком смысле, расположенной на стыке биологии и наук о Земле, занимающейся географическим распространением организмов во все времена. Тогда придется делить биогеографию на палео- и необиогеографию, чего, по-видимому, никто не предлагал. Исторически сложилось, что биогеографии отводят изучение распространения современных, а палеобиогеографии — вымерших организмов. Ясно, что палео- и биогеография тесно соприкасаются, поскольку первая опирается на принцип актуализма, а вторая — на принцип историзма. И тем не менее обособленность этих дисциплин остается, поскольку они имеют дело с достаточно различными объектами (одно дело, живые существа и другое — их остатки, к тому же часто разрозненные и измененные в процессе фоссилизации) и сильно отличающимися методами их исследования.

Биогеография непосредственно фиксирует и распространение организмов и те факторы среды, которые это распределение контролируют. Палеобиогеография вынуждена реконструировать даже такие условия среды, как водное или наземное местообитание, пресноводный или морской бассейн и т. д. Несколько упрощенно можно сказать, что биогеография опирается на наблюдения и обращается к историческим реконструкциям на стадии интерпретации собранного материала, тогда как палеобиогеография вынуждена обращаться к реконструкциям уже на стадии сбора первичного материала. Поэтому у палеобиогеографии устанавливаются иные, чем у биогеографии, связи со смежными областями знаний [410, 1110]. Исходя из сказанного, палеобиогеографию можно считать «... вполне самостоятельной дисциплиной с собственными задачами» [649, с. 18]. Однако это не означает отказа от биогеографии в уже указанном широком смысле, когда палеобиогеография, или, по К. К. Флерову и др. [410], эволюционная биогеография, принимается ее частью. Более того, ему придается очень важное значение, так как, несмотря на очевидную невозможность совершенно идентичного подхода к био- и палеобиогеографическим исследованиям, структура и многие другие узловые положения оказываются у них общими и было бы ошибочным возводить здесь «китайскую стену». Это оказалось бы особенно пагубным для палеобиогеографии, которая формируется прежде всего под влиянием биогеографии, разумеется с соответствующими коррективами, учитывающими особенности ископаемого материала и методы его изучения. Это будет подтверждено нами многочисленными фактами.

Принимая все это во внимание, мы полагаем, что совершенно

необязательно всякий раз строгое использование терминов биогеография и палеобιοгеография. Можно ограничиваться термином биогеография, не опасаясь путаницы, так как из контекста всегда ясно, идет ли речь о биогеографии в узком смысле (необιοгеографии) или широком смысле, объединяющем нео- и палеобιοгеографию.

Здесь приведено исторически сложившееся и оправданное исследовательской практикой понимание биогеографии и палеобιοгеографии. Но высказывались и иные точки зрения. Так, Р. Фюрон [1611] предложил, наряду с биогеографией и палеобιοгеографией, различать дополнительно динамическую биогеографию, которая изучает историю распространения организмов в связи с палеогеографическими и историческими факторами. Однако, по нашему мнению, в выделении динамической биогеографии нет необходимости. Это, скорее, не самостоятельная дисциплина, а лишь аспект любого биогеографического исследования, хотя предложенный Р. Фюроном термин и используется некоторыми специалистами [2401 и др].

В литературе довольно часто встречаются упоминания еще об одном особом, так называемом историческом направлении — исторической биогеографии. Однако, несмотря на кажущуюся ее самостоятельность, следует согласиться с С. Д. Матвеевым [631], что более правильно говорить об историческом методе исследований, который может входить в каждое из названных направлений и связывать их друг с другом. В палеобιοгеографии исторический подход, вне зависимости от особенностей того или иного направления исследований, оказывается строго обязательным из-за неизбежности самих исторических реконструкций и приобретает характер одного из важнейших принципов, к более детальному освещению которого мы еще неоднократно вернемся.

Каждая дисциплина вырабатывает определенный круг понятий, в число которых входит и некоторая основная типологическая единица. Так, в основе систематики лежит понятие таксона, в основании стратиграфии — понятие стратона и т. п. Такой единицей в био- и палеобιοгеографии является биохория. В строении и распределении биохорий отражаются интересующие нас закономерности географического распространения исследуемых растений и/или животных на данной территории или акватории.

По существу, выделение многих биохорий представляет собой био- или палеобιοгеографическое районирование, хотя чаще в это понятие вкладывают несколько иной смысл, а именно: подразделение обширных пространств, вплоть до всей земной суши или Мирового океана на систему соподчиненных биохорий.

Вопрос о принципах и критериях выделения единиц палеобιοгеографического районирования рассматривается в работах многих специалистов и неизменно вызывает дискуссии. Полагаем, что наиболее удачно сформулировал критерии выделения биохорий С. В. Мейен [649], подразделивший их на три группы:

I группа:

1 а — распределение в пространстве отдельных таксонов заданного ранга (вида, рода, семейства...); получение карт ареалов;

1 б — учет данных по сообществам организмов; вводятся экологические отношения организмов вне зависимости от их таксономической принадлежности; выделяются области распространения сообществ;

1 в — учет не только биотических, но и абиотических факторов (выделяются области распространения палеоэкосистем).

II группа:

2 а — учет истории биохорий;

2 б — анализ биохорий в определенный интервал времени, без учета предшествующей и последующей их истории.

III группа (оперирование данными I и II групп):

3 а — все учитываемые признаки биохорий имеют априорно равный вес;

3 б — вес признаков задается заранее, исходя из каких-то постулатов;

3 в — установление веса признаков ведется методом последовательных приближений по аналогии с конгрегационной систематикой [962]; на основе прошлого опыта и (или) после чернового обзора всего материала вводится гипотеза о весе отдельных признаков, которая модифицируется в ходе исследования, постепенно все данные приводятся в согласие.

Любой способ районирования обязательно должен включать по одному критерию из каждой группы, причем критерии могут свободно комбинироваться. Следовательно, возможны 18 таких комбинаций — независимых и равных способов выделения биохорий, о преимуществах и недостатках которых можно говорить, лишь принимая во внимание дальнейшее использование полученных материалов при решении вопросов систематики, биостратиграфии и т. д.

Анализ сущности способов районирования приводит к заключению, что в палеобиогеографии, как и в биогеографии, существуют два главных пути исследования: 1) биохорологический, или собственно биогеографический, 2) экосистемный.

Перейдем к характеристике названных путей палеобиогеографических исследований и объединяемых ими направлений.

БИОХОРОЛОГИЧЕСКИЕ (СОБСТВЕННО БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ) ИССЛЕДОВАНИЯ

Биохорология (от греч. *chóros* — место, пространство) и ее разделы фито- и зоохорология объединяют два основных направления: ареалологическое и флористико-фаунистическое. Исследования внешней среды не находят непосредственного отражения в их принципах, но полученные результаты привлекаются для выяснения действовавших факторов эндемизма и истолкования построенных карт-схем.

Ареалологическое направление. Рассматриваемое направление

состоит в изучении географических ареалов таксонов органического мира, т. е. тех площадей земной поверхности или водных бассейнов, в пределах которых локализовано распространение каждого вида, рода, семейства и т. д.

Методике исследований ареалов современных организмов посвящена довольно большая литература [1069], позволяющая говорить о существовании учения об ареалах или ареалологии.

К сожалению, даже основы ареалологии еще недостаточно освещены в палеонтологической литературе, хотя они крайне важны для понимания краеугольных положений палеобиогеографии и самой сущности представлений о таксонах, поскольку географический ареал столь же характерен и специфичен для них, как и морфологические особенности. Поэтому мы считаем необходимым хотя бы частично восполнить этот пробел.

Наибольшее внимание обычно привлекают ареалы видов как основной систематической единицы, без которой невозможно изучение ареалов вышестоящих категорий.

Ареал каждого вида объединяет все местонахождения — пункты, где он встречен, вне зависимости от количества экземпляров. Плотность заселения ареала представителями вида зависит прежде всего от распределения оптимальных и допустимых для него условий существования. Многочисленные данные биогеографов свидетельствуют, что ареалов, сплошь и равномерно заселенных особями вида, в природе не существует. Всегда обнаруживаются участки, занятые видом, и участки, где он в связи с непригодностью условий отсутствует. В результате образуется так называемое кружево ареала.

Участки видового ареала в связи с разнообразием их экологических особенностей характеризуются обычно различной плотностью заселения особями. Даже при высокой однородности экологических условий по всему ареалу в отдельных его местах нередко наблюдается максимальная плотность популяций. Эти места обычно рассматриваются как центры расселения. К периферии ареала часто приурочены наиболее уклоняющиеся, в том числе и архаичные формы. Это связывают [1739] с оттеснением их от центров расселения новыми и более прогрессивными формами. Распределение плотностей заселения данного ареала популяциями и особями вида складывается в некую общую картину, которая именуется структурой, или топографией ареала.

Таким образом, изучение видовых ареалов включает не только установление их географических границ, меняющихся во времени, но и выяснение их кружева и структуры, которые, как и границы ареала, анализируются с учетом особенностей самих организмов и различных факторов внешней среды. Уже из этого следует теснейшая связь био- и палеобиогеографии с экологией (палеоэкологией).

Было сказано, что подлинно сплошных, гомогенных, географических ареалов не существует. Тем не менее биогеографы допускают некоторую идеализацию явлений, зависящих от принятых

критериев гомогенности, и пользуются термином «сплошной ареал». Практически сплошными принято называть ареалы, в границах которых экземпляры видов встречаются на всех соответствующих их природе местообитаниях, а популяции имеют возможность для свободного обмена особями. Необходимо отметить, что даже такие идеализированные сплошные ареалы встречаются крайне редко. Преобладают же политопные ареалы.

Дизъюнктивные (прерывистые) ареалы характеризуются особенностью отдельных участков и разрывом связей между обитающими на них популяциями. Степень прерывистости ареалов может быть самой разнообразной. При расчленении ареала на большое количество участков возникают так называемые дисперсные ареалы, а когда от основной сплошной части ареала отделены один или несколько значительно меньших по площади участков — «островов», то образуются островные ареалы.

Возникновение дизъюнктивных ареалов не имеет однозначного толкования. Согласно одной точке зрения, оно связано с нарушением сплошности первичного ареала, согласно другой, — с независимым происхождением данного таксона в разных местах. В пользу второй точки зрения убедительные доводы в литературе приведены не были, тогда как примеров явного нарушения сплошности ареала много. Поэтому можно считать, что все дизъюнктивные ареалы первоначально были сплошными, а нарушения сплошности возникали позже, когда в местах разрывов условия оказывались неблагоприятными для жизни видов.

Размеры географических ареалов бывают очень различными — от точечного до космополитного, причем обширными ареалами обладают (и обладали в геологическом прошлом) преимущественно крупные таксоны и сравнительно немногие роды и виды. Таксоны и их сообщества с небольшими по площади ареалами, приуроченными к одной биохории низкого ранга, называют эндемичными.

Причинами эндемизма могут быть различные географические и экологические факторы. Иногда эндемизм возникает вследствие уникальности требуемых для таксона факторов среды, имеющих лишь на небольшом участке Земли. В других случаях эндемизм оказывается результатом крупных палеогеографических перестроек, влекущих за собой сильное сокращение ареала, вплоть до небольшого остаточного участка; такое явление называют реликтовым эндемизмом.

Очевидно, что ареал рода и таксонов более высокого ранга существенно отличается по своей структуре от видового уже по той причине, что в нем отражены также структуры видовых ареалов (или ареалов иных таксонов подчиненного ранга). Сочетания ареалов подчиненных таксонов могут быть очень различными. Они перекрываются или примыкают один к другому, создавая нередко сложные картины. Поэтому нельзя рассматривать ареал таксона данного ранга как некую простую сумму ареалов подчиненных ему таксонов.

Участок родового ареала с наибольшим количеством обитающих видов данного рода называют центром разнообразия; обычно это наиболее древняя часть данного ареала. Здесь нередко происходят процессы образования автохтонных видов [196].

Исследования географических ареалов включают и классификацию их границ. Согласно В. В. Станчинскому и А. Г. Воронову [цит. по 196], границы ареалов подразделяются на подвижные и неподвижные. Подвижные границы, в свою очередь, могут быть прогрессивными (ареал увеличивается) и регрессивными (ареал уменьшается). Неподвижные, а точнее, медленно смещающиеся границы классифицируются по видам факторов, обуславливающих саму границу. Соответственно различают эдафические, конкурентные, климатические и непроходимые границы; под последними понимают географические преграды. Некоторая логическая непоследовательность этого деления очевидна, поскольку перечисленные факторы контролируют и подвижные границы, а выделенные типы факторов перекрываются (например, географические преграды являются в конечном счете и эдафическими; климатические факторы влияют на эдафические и конкурентные и т. д.). В большинстве случаев можно говорить не о видах границ, соответствующих этим или другим факторам, а о разных свойствах (аспектах) границ, каждая из которых контролируется сочетанием разных факторов.

Все приведенные основные положения ареалологии в общем приложимы и к палеобиогеографии. Однако их необходимо дополнить особенностями, свойственными исключительно ареалам ископаемых форм.

При исследовании ареалов и их изменений на основе палеонтологического материала наталкиваются на неполноту геологической летописи, в том числе на фрагментарность и разнообразие форм сохранности ископаемых остатков, затрудняющие, а подчас и исключающие привязку окаменелостей к таксонам, выделяемым по целым организмам. Особенно трудно идентифицировать остатки растений, которые могут быть представлены листьями и их фрагментами, древесиной, отпечатками коры, микоспорами и т. д. (см. 4.1).

Древнейшие достоверные континентальные отложения имеют силурийский возраст. Мы не знаем, была ли заселена суша в силурии и до него; возможно, что на древнейших континентах из-за отсутствия развитой растительности и нерегулируемости стока вод не образовывалось стабильных захоронений ископаемых остатков. Если так, то мы в принципе лишаемся возможности не только проследить ареалы древнейших наземных организмов, но и вообще встретить их остатки. Еще сложнее обстоит дело с изучением древних океанических организмов и их ареалов.

Поскольку прямое проследивание ареалов на ископаемом материале далеко не всегда возможно, большое значение приобретают косвенные методы, состоящие в привлечении геоморфологических, литологических, климатологических и других данных [410].

Очень важным для палеобиогеографической ареалологии является указание А. А. Борисяка [106, 108] о различиях между биологическим и палеонтологическим видами и соответственно их ареалами. Ареал палеонтологического вида представляет собой не плоскую фигуру, а некоторое объемное тело, отображающее пространственно-временное распространение вида, осложненное к тому же и его эволюционными изменениями. Правда, объемный ареал имеют и многие современные организмы, занимающие некоторый вертикальный интервал в толще воды, почвы или атмосферы. Но при этом на картах ареала этот объем «сплющивается» до двумерного контура, что обычно недопустимо в отношении изменчивых во времени ареалов ископаемых форм.

Естественно, что при изучении объемных ареалов стратиграфическими методами выявляют их последовательные сечения. Для этого требуется детальная корреляция разрезов на обширных площадях распространения видов. Палеобиогеографу, как правило, доступно картирование видового ареала не в синхроническом срезе, что соответствовало бы ареалу биологического вида, а лишь части объемного ареала, отвечающей времени накопления некоего стратиграфического подразделения. Д. У. Валентайн [2415] предложил называть суммарную объемную фигуру, отражающую общую картину изменений ареала палеонтологического вида во времени, «биопровинцией», а ее часть, соответствующую определенному этапу существования этого ареала, — «тейльпровинцией». Мы полагаем, что эти термины излишни, так как точно в том же значении употребляются термины «биозона» и «тейльзона» [635]. Это совпадение понятий при различных терминах не случайно. Биостратиграфические подразделения, если они понимаются не как хронологические единицы, а как объемные тела, всего лишь охарактеризованные таксоном или совокупностью таксонов безотносительно к изохронности границ этих тел, оказываются полными синонимами объемных палеобиогеографических подразделений [608, 613].

Каждый вид или таксон более высокого ранга проходит за время своего существования определенные фазы распространения, которые можно классифицировать. В частности, В. Н. Дубатов и Н. Я. Спасский [352] предлагают различать четыре последовательные фазы: 1) неозндемика, характеризующуюся появлением таксона в первичном ареале, или центре возникновения; 2) полирегиональную, отличающуюся расширением ареала на соседние регионы; 3) полипровинциальную, соответствующую наибольшему распространению таксона; 4) реликтоэндемическую, когда таксон сохраняется только на остаточных (реликтовых) участках, часто расчлененных и удаленных от первичного ареала.

Эта схема, с нашей точки зрения, нуждается в коррективах, особенно в отношении второй и третьей фаз. Целесообразно связывать фазы распространения таксона с общей биогеографической ситуацией. Тогда первой фазе будет соответствовать распространение таксона в одной биохории низшего ранга или даже ее части.

Второй фазой можно считать распространение ареала на смежные биохории, причем время максимального распространения, т. е. охвата наибольшего числа биохорий, можно при желании считать отдельной (третьей) фазой. Возвращение таксона в одну биохорию низшего ранга можно, следовательно, оставить в соответствии с четвертой фазой. Между двумя последними фазами (по аналогии со второй фазой) можно выделить еще одну фазу. Несомненно, изучение этапности формирования ареалов — очень важная сторона ареалологических исследований, совершенно необходимая для выяснения истории самих таксонов.

Значительное место в методике изучения ареалов занимает картирование. Для целей палеобιοгеографии наиболее целесообразно применение точечного и контурного способов, описанных и проиллюстрированных А. И. Толмачевым [1069]. Каждая карта-схема, построенная с помощью любого из названных способов, отображает ареал на плоскости. Для получения же представлений об объемном ареале необходимо создать серию таких карт-схем по располагающимся друг за другом снизу вверх срезам, т. е. проследить последовательные изменения ареала. При изучении полиморфных видов карты-схемы ареалов (рис. 1) целесообразно сочетать со схемами структуры этих видов (см. 4.6, рис. 125), отражающими их дифференциацию на подвиды [611].

При картировании ареалов родов и более крупных таксонов используют другие приемы. Рациональная методика была предложена Ю. И. Кацем [611]. Она заключается в обозначении, например, отряда знаком определенной формы (квадратом, ромбом и т. п.), каждого подчиненного ему семейства — определенной ориентировкой этого знака, а каждого рода, входящего в состав данного семейства, — определенной штриховкой или краской внутри нее. Можно, конечно, обозначать местонахождение буквами или цифрами [453], но такие карты-схемы менее наглядны.

Палеонтологи издавна интересуются географическим распространением таксонов и постоянно включают эти данные в их описания. Но регистрация местонахождений все еще редко завершается картированием ареалов и последующим их анализом, хотя имеющиеся работы [605, 611, 681 и др.] свидетельствуют о перспективности этого направления исследований.

Обобщение данных ареалологических исследований связано с применением ареало-генетического принципа, предусматривающего определенную последовательность действий. Прежде всего выявляется комплекс видов, родов и других таксонов, ареалы которых соответственно совпадают и изучаются их филогенетические отношения. При этом комплекс ряда относительно хорошо совпадающих ареалов именуется коареалом [1715] и фиксируется на карте-схеме как ареал-тип, т. е. некоторый реальный или воображаемый (абстрактный) ареал, отображающий множество конкретных совпадающих ареалов таксонов, которые объединяются в один комплекс [940, 941]. При выделении коареалов и ареал-типов не учитывается мозаичность реальных ареалов и до-

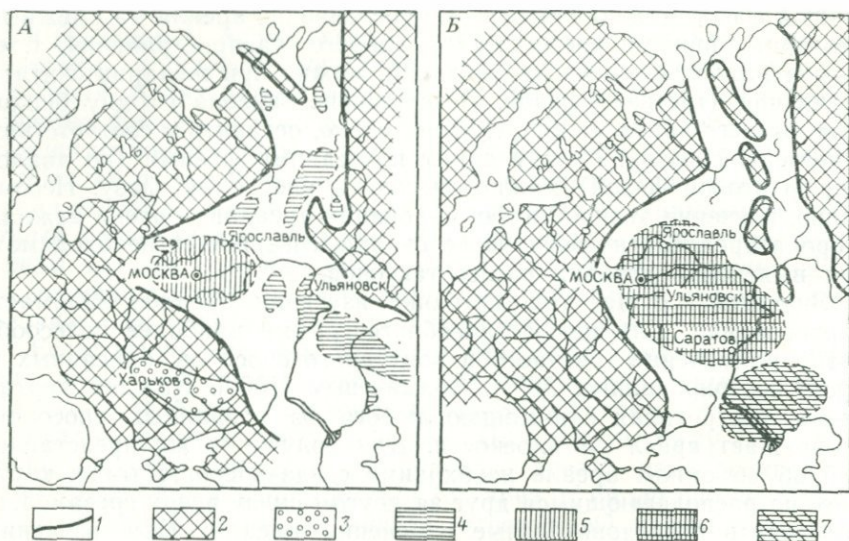


Рис. 1. Схематическая карта географических ареалов подвидов *Russiella royeriana* (d'Orb.). Волжский ярус Русской платформы. По В. П. Макридину

А — ареалы подвидов *R. royeriana royeriana* (d'Orb.) и *R. royeriana undorae* Markid. во время *Dorsoplanites panderi* и в начале времени *Virgalites virgatus*; Б — ареалы подвидов *R. royeriana royeriana* (d'Orb.) и *R. royeriana tenuis* Makrid. в начале поздневолжского времени;

1 — береговая линия; 2 — области сноса; 3 — пестроцветные континентальные отложения; ареал подвида: 4 — дисперсный *R. royeriana undorae* Markid., приуроченный к иловым впадинам; 5 — *R. royeriana royeriana* (d'Orb.), приуроченный к области накопления песчаных и песчано-глинистых глауконитовых фосфоритоносных отложений сублиторали; 6 — *R. royeriana royeriana* (d'Orb.), приуроченный к области накопления песчаных глауконитовых фосфоритоносных отложений сублиторали; 7 — *R. royeriana tenuis* Makrid., приуроченный к области накопления карбонатных, местами глауконитовых отложений относительно углубленной области моря

пускается полное их совпадение. Чтобы перейти от хорологических подразделений — коареалов и ареал-типов — к единицам биогеографических подразделений, В. Н. Семенов [939, 940, 941] ввел понятия α , β и т. д. — регион (район), понимая под ним акваторию (территорию) неопределенного ранга, определяемую ареал-типом. При этом индекс « α » указывает на видовой, « β » — на родовой и т. д. уровни подразделений, принятые в данном исследовании.

Анализ полученных результатов позволяет оконтурить площади распространения эндемичных таксонов, причем оказывается, что каждый такой район (регион) характеризуется некоторыми связанными только с ним таксонами, имеющими общую историю, совокупность которых служит биогеографическим индикатором. Очевидно, что ареал вышестоящего таксона больше каждого из ареалов подчиненных ему таксонов, и он соответственно получит в схеме ареало-генетического районирования более высокий ранг.

Следует иметь в виду существенные отличия районирования на уровне видов и вышестоящих таксонов. Если схемы, составленные на видовом уровне, отражают преимущественно условия существования организмов в данный момент, то районирование на

уровне более крупных таксонов содержит главным образом сведения исторического порядка [406].

Номенклатура биохорий пока еще между биогеографами не согласована. Большинство биогеографов-фаунистов предпочитают пользоваться иерархией, включающей в себя царство, область, подобласть и провинцию. Нет видимых причин, чтобы не принимать ту же иерархию и в палеобиогеографии [606, 607]. В фитогеографии чаще всего используется приведенная выше иерархия, но еще предусматриваются подцарство, подпровинция, округ и самая мелкая единица — подокруг. Обстоятельное обоснование этой иерархии для современной флористической структуры Земли приведено в книге А. Л. Тахтаджяна [1043]. Возможно, что она может оказаться полезной и при некоторых очень детальных палеобиогеографических исследованиях.

На начальных этапах био- и особенно палеобиогеографического районирования, когда выделение биохорий еще только намечается и ранг их в приведенной выше системе неясен, возникает необходимость в наименованиях свободного пользования, в качестве которых обычно выступают «районы» [606, 607, 1043] или «регионы» [938, 941]. Необходимость в терминах свободного пользования постоянно возникает при районировании лагунных и пресноводных бассейнов, так как здесь определение ранга биохорий в рассмотренной нами иерархии обычно крайне затруднено или практически невозможно. Применение же терминов свободного пользования позволяет избежать указаний стандартного ранга биохорий, когда он не вполне обоснован, хотя некоторые соотношения биохорий уже выявлены и их относительный (первый, второй и т. д.) ранг может быть назван.

При зоогеографическом районировании открытых морских бассейнов на основании бентосных организмов таксонами-индикаторами царств обычно оказываются эндемичные отряды, реже подклассы и классы, развитие которых длительное время протекало в их пределах; областей — семейства и подсемейства; подобластей — подсемейства и особенно роды и наконец, провинций — виды и подвиды [281, 282]. Согласно К. В. Беклемишеву и О. Н. Зезиной [62], зоогеографический ранг эндемичных таксонов пелагических организмов соответственно ниже, причем главную роль в обосновании выделения биохорий играют комплексы видов.

Приведенные соотношения обычно выдерживаются и при палеозоогеографическом районировании мезозойских и кайнозойских морей [606, 607, 611]. Однако в процессе развития биосферы, несомненно, происходили перестройки географической дифференциации органического мира, обусловившие и изменения ранга таксонов-индикаторов биохорий [606, 607]. О. А. Липина [580] склонна связывать изменения ранга биохорий с чередованием таласократических и геократических периодов. В целом вопрос о соотношении ранга биохорий и ранга их таксонов-индикаторов весьма сложен и остается дискуссионным.

С одной стороны, мы не можем слишком тесно связывать био- и палеобиогеографические представления с таксономическими, тем более, что последние, в свою очередь, порождают разногласия между исследователями. Во всей систематике происходит непрерывное повышение ранга таксонов, но далеко не всегда это отражается в ранге биохорий. Это хорошо видно в современном флористическом районировании Земли. Основные фитоохории были очерчены еще более полувека назад, и дальнейшие перемены связаны не с изменениями таксономических взглядов (с тех пор многие семейства стали рассматриваться как самостоятельные отряды, подклассы и даже классы), а с более полным знанием распределения таксонов в пространстве. В то же время нецелесообразен и отрыв ранга биохорий от ранга приуроченных к ним таксонов, поскольку он систематически и обычно не без успеха используется как в био-, так и в палеобиогеографическом районировании.

По-видимому, решение этой проблемы надо искать в следующем. Сама возможность био- и палеобиогеографического районирования предопределена тем, что распределение организмов в биосфере Земли не континуально, а образует некоторую структуру, причем распространение разных таксонов скоррелировано в некоторых пределах. Более того, в этой структуре различается соподчинение подразделений, их иерархичность. Эмпирический подход привел к выделению конечного числа членов в этой иерархии; в самых полных списках их число не превышает восьми. И эта структура биосферы, и ее иерархичность были установлены с помощью анализа распространения таксонов разного ранга.

Если бы дело ограничивалось лишь этим, то можно было бы поставить ранг биохорий и ранг таксонов в прямую связь. Однако схемы районирования получили дополнительное обоснование в других наблюдениях, в том числе климатических (палеоклиматических), ландшафтно-географических и т. д. Оказалось, что биохории — нечто большее, чем просто комплексы ареалов каких-то таксонов. Как уже говорилось, границы биохорий увязываются с эдафическими, климатическими и иными факторами. Были выявлены некоторые границы высшего ранга, контролируемые планетарными причинами (так, особенно высокий ранг имеет биогеографическая граница, совпадающая с границей морозного и безморозного климата). Такие границы, очевидно, уже не зависят от наших таксономических представлений. Кроме того, границы низшего ранга оконтуривают участки с высокой гомогенностью их населения, и смена таксономических взглядов ничего не изменит в ее оценке. Опыт свидетельствует, что повышение ранга многих таксонов не привело к увеличению числа членов в иерархии биохорий. Если высшие и низшие по рангу биохории оказались, таким образом, фиксированными, как фиксировано и число рангов, то дальнейшие изменения в ранге таксонов уже не будут существенно влиять на систему биохорий.

Иное дело, когда меняются представления об объеме таксонов

и соотношениях, в том числе филогенетических, между ними. Когда выяснилось, что растения, доминирующие в верхней перми Русской платформы, принадлежат не глоссоптеридиям, свойственным Гондване, а пельтаспермовым птеридоспермам (в перми Гондваны их нет), то резко изменились палеобиогеографические представления. В некоторых случаях и изменение ранга характерного таксона биохории без изменения ранга прочих таксонов может изменить представление о ранге самой биохории. В любом случае вопрос о ранге биохорий должен решаться не путем формального учета рангов населяющих только ее таксонов, а путем анализа всей картины районирования обширной территории (акватории) за достаточно большой промежуток времени. Критика ареало-генетического подхода [639, 973, 974 и др.] справедлива, если она имеет в виду не сам этот подход, как таковой, а его издержки, порождаемые чисто формальным отношением к рангу таксонов, вовлекаемых в построения.

Есть и такие критические замечания в адрес ареало-генетического подхода, с которыми согласиться трудно. Так, В. А. Собоцкий [973, с. 71] пишет: «Недостатком ареал-генетической концепции биогеографического районирования является то, что она предполагает столько схем районирования, сколько групп организмов существовало или существует на земном шаре... В конечном итоге такой подход может привести к отказу от признания объективного существования таксономических категорий биогеографии...». Приведенное мнение возвращает нас к давно пройденному этапу, когда А. Якоби [1786] в противовес сторонникам «классического» направления — А. Уоллесу и другим утверждал, что районирование не может основываться на многих группах организмов, так как каждая из них обладает свойственными только ей способностями к преодолению географических и экологических барьеров. Дискуссия на эту тему продолжается и сейчас, хотя есть все основания считать ее в основном исчерпанной. Составление схем районирования по отдельно взятым группам представляет собой с историко-научной точки зрения лишь первый этап накопления материалов, сменяющийся затем созданием схемы, основывающейся на учете данных по ряду групп организмов, близких друг другу в экологическом отношении [607].

Безусловно, схема районирования, построенная с учетом ареалов существенно разных таксонов, будет сильно отличаться от схем, полученных для представителей одного таксона. Поэтому создание схем, отражающих закономерности географического распространения комплекса таксонов, принадлежащих к разным группам организмов, представляет собой более сложное, синтезирующее ареалологическое исследование. Такой подход, вскрывающий специфические черты географической дифференциации каждой группы организмов и в то же время возможности комплексирования, приводит к познанию более значимых биогеографических закономерностей и, следовательно, к установлению реальности прослеживаемых ареало-генетических биохорий.



Синтез данных по разным группам организмов обращает нас к проблеме веса признаков, которая стоит одинаково не только для всех направлений биогеографии, но и для науки в целом. Взвешивание признаков и есть та сторона исследования, в которой проявляется опыт и талант исследователя, когда дело доходит до интерпретации данных. Не углубляясь в эту общенаучную проблему, отметим лишь, что при определении веса признаков мы обычно просто заимствуем его из прошлого опыта и оставляем тем же до тех пор, пока не получим противоречивой картины.

Флористико-фаунистическое направление. Рассматриваемое направление возникло в биогеографии раньше других [727]. Оно все чаще находит применение и в палеобιοгеографии, хотя сталкивается здесь с большими трудностями.

Наиболее распространенный способ этого районирования как в био-, так и в палеобιοгеографии предусматривает выяснение различий в систематическом составе флор и (или) фаун, населявших смежные районы, которым в зависимости от их масштабов придается определенный ранг.

Каждая современная или ископаемая флора и фауна представляют собой весьма сложное, исторически сформировавшееся явление, составные элементы которого тесно взаимосвязаны друг с другом и окружающей внешней средой. Поэтому их изучение предусматривает прежде всего выяснение систематического состава и биогеографической структуры, под которой понимают взаимосвязанную систему групп (ассоциаций, комплексов) видов и других таксонов, развившихся в пределах данной территории или акватории различными путями. Естественно, что для характеристики флоры и (или) фауны и занимаемой ими биохории наиболее важное значение приобретают региональные формы, возникшие более или менее одновременно и существующие (существовавшие) здесь автохтонно, в отличие от космополитных и викаринтных форм, особенно тех, которые проникли сюда позже из соседних районов.

Следующий шаг, имеющий исключительно важное значение в познании истории формирования флор, фаун и их биохорий, состоит в генетическом анализе входящих в их состав видов, родов, семейств и вышестоящих таксонов.

Кроме районирования по составу флор и (или) фаун может быть использован способ районирования по степени значимости границ выделяемых биохорий, приводящий к существенно иным результатам [941].

Поскольку систематический состав каждой флоры и фауны обычно очень разнообразен, для объективной характеристики его качественных изменений, как и для анализа эффективности биогеографических границ, большое значение приобретает статистический метод, заключающийся в применении разнообразных эмпирических формул [1425], в составлении таблиц, диаграмм и т. п.

Статистический метод используется в биогеографии уже сравнительно давно, а в последние 10—15 лет все чаще проникает и

в палеобиогеографические работы [402, 1118, 1119, 1129, 1405 и др.]. Появляются специальные исследования, посвященные оценке эффективности применения некоторых эмпирических формул [1572, 1723] и разработке новых способов определения флористического и (или) фаунистического сходства [2126].

Обоснование выделения районов (регионов) составляет лишь одну сторону флористико-фаунистических исследований. Другой не менее сложной задачей является определение их биогеографического ранга. На примере меловых двустворчатых моллюсков Э. Г. Кауфман [1818] разработал основывающуюся на статистическом методе схему выделения биохорий, согласно которой (без учета космополитов) царства содержат 75 % и более эндемичных родов, области 50—75 %, провинции 25—50 % и т. д. Но пользовавшийся ею А. Д. Буко [121] указал, что классификация Э. Г. Кауфмана ведет к ряду несоответствий, вследствие которых возникают большие номенклатурные трудности, особенно при изучении развивающихся биохорий.

С нашей точки зрения очевидно, что решение вопроса о ранге биохорий не может основываться на одном отдельно взятом и тем более формально используемом методе, а связано с сопоставлением всей суммы данных, характеризующих каждый из оконтуренных районов (регионов), в том числе, естественно, и результатов статистических подсчетов. Определенный интерес в этом отношении представляет сравнение критериев выделения современных и древних биохорий одинакового ранга [1405].

Не вызывает сомнений, что по мере накопления материала значение статистического метода и в целом формализации и математизации био- и палеобиогеографических исследований будет быстро возрастать. Но столь же несомненна недопустимость механического обращения со статистическими данными без анализа исторически сложившихся родственных взаимоотношений между видами сравниваемых флор и (или) фаун.

Уже говорилось, что выделение флористических и фаунистических подразделений — царств, областей, подобластей, провинций и других возможно только при охвате исследованиями обширных пространств материковой суши или морских (океанических) акваторий. Поэтому стремление некоторых палеонтологов, располагающих материалом по сравнительно ограниченным площадям, «находить» здесь всю эту иерархию биохорий неизбежно приводит к серьезным ошибкам и прежде всего — к сильному завышению их ранга.

С другой стороны, в настоящее время недостаточно внимания уделяется решению обратной задачи, а именно, уточнению положения исследуемых местностей в уже имеющейся общей схеме палеобиогеографического районирования. Между тем такие исследования приобретают важное значение в разработке более детальных схем.

Приведенные нами общие положения флористико-фаунистического направления не должны создавать ложного представления

о возможности использования совершенно идентичного подхода к биогеографическому изучению как растений, так и животных, а тем более их ископаемых остатков. Разработка методики этих исследований составляет одну из проблем палеобиогеографии.

Еще более глубоким оказывается различие между биогеографией суши и моря. Л. А. Зенкевич [408, с. 249] по этому поводу писал: «...биогеографически подразделения Мирового океана и материковой суши не могут быть едины. Топография отдельных частей Мирового океана и материковой суши, связи между ними, факторы, обуславливающие распределение организмов на суше и в море, вертикальный диапазон заселенности той и другой среды (плоскостной на суше и объемный в океане), наличие пелагической жизни в морях и отсутствие аналогичного явления на суше и многое другое не дают возможности строить единые биогеографические схемы».

Отмеченные Л. А. Зенкевичем особенности распространения морских организмов обуславливают необходимость раздельного проведения биогеографических исследований литорали и других зон морей и океанов. Более того, их районирование, как правило, не может основываться на одновременном учете планктонных, нектонных и бентосных организмов, распространение которых контролируется разными факторами. Если распределение планктона зависит главным образом от освещения, температурных инверсий, градиентов плотности воды, силы и направления течений и т. п. [251], то в формировании бентосных сообществ большую роль играют глубины, характер субстрата, температурный и газовый режим придонных вод и т. д. Естественно, что сказанное совершенно необходимо принимать во внимание и при палеобиогеографическом районировании, хотя нельзя не признать, что палеонтологи все еще часто испытывают серьезные затруднения при определении принадлежности пород и приуроченных к ним остатков организмов к той или иной батиметрической зоне моря.

ЭКОСИСТЕМНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Данные исследования заключаются в выяснении географического распространения организмов в непосредственной связи с условиями их существования и последующем сравнительно-географическом изучении разнообразных экологических систем. Поэтому в отличие от биохорологических исследований экосистемное районирование носит значительно более отчетливо выраженный синтетический характер и предусматривает выделение районов, различающихся условиями внешней среды и находящимися в единстве с ними комплексами растительных и животных организмов.

Экосистемные исследования проводятся в трех основных направлениях: климатобиогеографическом, биофациальном и ландшафтно-географическом.

Климатобиогеографическое направление. Данное направление расположено на рубеже био- и палеобиогеографии соответственно с климатологией и палеоклиматологией и занимается изучением географического распределения организмов в зависимости от влияния климатических факторов.

Существование связи географического распространения растений и животных с климатом было установлено давно. В биогеографическую науку это одно из ее краеугольных положений вошло во второй половине XVIII столетия под влиянием трудов Ж. Бюффона [727]; в наше время оно известно как закон географической зональности В. В. Докучаева—Л. С. Берга.

В палеофитогеографии данные о распределении фитохорий сочетались с палеоклиматическими реконструкциями с самого начала. О зависимости палеофлористических смен в разрезе от климатической эволюции писал Ад. Броньяр [1381]. Он же отмечал, что однообразие ископаемых флор на разных материках свидетельствует о сходстве палеоклиматов. После того как были получены данные о палеофлористической дифференциации в позднем палеозое (было установлено своеобразие гондванских флор, тогда же было распознано ледниковое происхождение развитых на Гондване тиллитов) и кайнозое, палеоклиматические интерпретации стали неперменной составной частью палеофлористического районирования. Именно такое сочетание подходов имеет место в палеофитогеографических исследованиях О. Геера, Р. Зейллера, Э. Унгера, Д. Давсона, А. Энглера и других ботаников и палеоботаников прошлого века.

Первые попытки палеоклиматозоогеографических исследований принадлежат Ф. Ремеру [2171]. Современная литература, посвященная этому направлению, насчитывает сотни наименований, причем вспышка в его развитии, особенно отчетливо обозначившаяся в течение последних 10—15 лет в морской палеозоогеографии, в большой мере связана с разработкой проблем биостратиграфии [86, 94, 545, 574, 579, 676, 723, 876, 877, 878, 1227, 1228, 1229, 1230, 1231 и др.].

Основной единицей районирования в рассматриваемых исследованиях чаще всего считают «биогеографический пояс» [2444], хотя некоторые специалисты [878] предпочитают термин «надобласть». Под биогеографическим поясом в палеобиогеографии понимают подразделение, флора, фауна и отложения которого указывают на принадлежность к определенной климатической зоне [1227, 1228].

Изменениями географической широты обусловлены в настоящее время наиболее общие (глобальные) изменения систематического состава растительных и животных организмов. Однако не следует упускать из виду, что биогеографическая зональность возникла не сразу, а развивалась длительное геологическое время. Поэтому положение и контрастность границ, состав флор и фаун биогеографических поясов претерпевали в течение фанерозоя многочисленные и сложные изменения, обусловленные эволюцией климата,

органического мира и палеогеографической обстановкой в целом. Следовательно, исторический подход к климатобиогеографическим построениям столь же важен, как и в ранее рассмотренных направлениях исследований.

Для подтверждения сказанного достаточно сослаться на весьма тщательные исследования В. Н. Сакса [903], свидетельствующие, в частности, что в триасовых морях северного полушария Бореальный пояс не прослеживается и его возникновение датируется лишь средней юрой. Если в юре граница Бореального и Тетического поясов совпадала с климатической зональностью, то южнее зоогеографические границы приобрели ориентировку, близкую к меридиональной, и увязать их с различиями в температурном режиме невозможно. Наконец, в течение почти всего мезозоя в южном полушарии вообще отсутствовал аналог Бореального пояса.

Анализ фактических материалов свидетельствует, что в течение большей части фанерозоя удается проследить наличие экваториального климатического (и биогеографического) пояса, характеризующегося богатыми и таксономически разнообразными флорами и фаунами, и двух высокоширотных поясов с относительно более бедными и однообразными флорами и фаунами, обладающими иногда заметным сходством [1086].

Необходимо помнить, что и реакция различных групп организмов на явление географической зональности неодинакова. Наиболее чутко на него реагируют наземные флоры и фауны, в связи с чем на суше биогеографические пояса выражены значительно более резко, чем в Мировом океане. В свою очередь, для прослеживания поясов в морских бассейнах особенно важными оказываются пелагические фауны, тогда как бентосные шельфовые организмы более тесно связаны с эдафическим и другими фациальными факторами, а глубоководные — находятся под косвенным воздействием климатических изменений либо вообще вне их. Они дают о себе знать в батии через посредство структуры водных масс [1010], практически не затрагивая лишь олиготрофные области. Естественно, границы между смежными биогеографическими поясами выражены здесь значительно менее отчетливо, чем в зоне мелководья.

Если для существования наземных растений и животных большое значение имеют все климатические факторы — инсоляционный режим, тепло и атмосферная влага, то для морских животных наиболее важным является температурный режим. Позвоночные суши, хотя и испытывают более сильное влияние климата, чем морские животные, обладают в силу более высокой организованности способностью в той или иной степени избегать неблагоприятных воздействий климата путем перемещений, выработки особого поведения и т. п. [954].

Все сказанное, несомненно, имело место и в геологическом прошлом и, следовательно, должно как-то учитываться в палеоклиматобиогеографических исследованиях.

Так или иначе, огромная роль климатических факторов в географическом распространении и в целом в эволюции жизни на Земле бесспорна. Это и определяет важность дальнейшей разработки рассматриваемого направления. Нельзя, однако, согласиться с предложением ряда специалистов [797, 1227, 1228 и др.] рассматривать биогеографические пояса в качестве наиболее крупных подразделений палеобιοгеографического районирования вообще. Мы уже видели, что пояса представляют собой биохории, контролируемые климатом. В то же время биохории высшего ранга в хронологическом районировании — царства, хотя и имеют определенные климатические отличия (как и любые другие биохории), но их границы и соотношения на палеоклиматическом фоне таковы, что считать их подразделениями преимущественно климатической природы нельзя. Тем более это касается биохорий низкого ранга, возникновение которых связано с влиянием не только климатических, но многих других факторов эндемизма. Для всех организмов, вне зависимости от условий их существования, таковыми являются: географические преграды, конкуренция в борьбе за пространство и пищу и т. д.; кроме того, для растений суши — характер рельефа и другое, а для морских животных — глубина, соленость и газовый режим бассейнов, действие течений и т. п. Естественно, что это не позволяет рассматривать пояса в одной иерархии с упоминавшимися ранее биохориями [580, 606, 607].

Исходя из сказанного, вызывает возражение и своеобразная точка зрения В. А. Собоцкого, который хотя и именует «биогеографический комплекс высшего ранга» областью и использует для обоснования его выделения не только климатический критерий, тем не менее пишет: «Широтные границы областей определялись климатической зональностью, меридиональные — распределением материков» [973, с. 72]. Остается неясным, почему, скажем, наличие непреодолимых географических преград и глобальных океанических течений не могло оказать существенного влияния на положение широтно ориентированных рубежей области?

Номенклатура климатобιοгеографических подразделений нуждается в дальнейшем уточнении и детализации. С этой точки зрения представляют несомненный интерес работы В. Н. Семенова [939], предложившего новую широтно-зональную номенклатуру прибрежной морской биоты, применимую и в палеобιοгеографии, и К. Н. Несиса [743].

На фоне зональных явлений все более отчетливо прослеживаются случаи азональности, состоящие в долготной дифференциации широтно ориентированных биохорий. Если в биогеографии данное явление, обусловленное существованием материков и океанов, меридионально протягивающихся горных цепей и т. д., известно давно, то в палеобιοгеографии оно изучено весьма недостаточно; в частности, в палеофлористике оно было описано впервые совсем недавно [325]; подробнее об этом см. 5.3.

Согласно Ю. И. Чернову [1039], широтным зональным биохориям должны соответствовать типы животного и растительного

населения, а аazonальным — фаунистические и флористические комплексы, связанные общностью происхождения. Из этого следует, что детальное палеобиогеографическое районирование позволяет поэтапно проследить районы возникновения, пути и характер процессов расселения организмов и т. д. [2371]. В связи с разнообразием условий и масштабов рассматриваемых явлений соотношение азональных биохор — стран, секторов с широтно-зональными подразделениями могут быть различными. В качестве одного из примеров приведем карту-схему, заимствованную работы И. А. Добрускиной (рис. 2).

Биофациальное направление. Данное направление для палеобиогеографии традиционно. Оно состоит в изучении фациальной приуроченности организмов. Его формирование связано прежде всего с трудами основоположника учения о фациях А. Гресса [1672], а также И. Вальтера [2452, 2453], О. Абеля [1248, 1249].

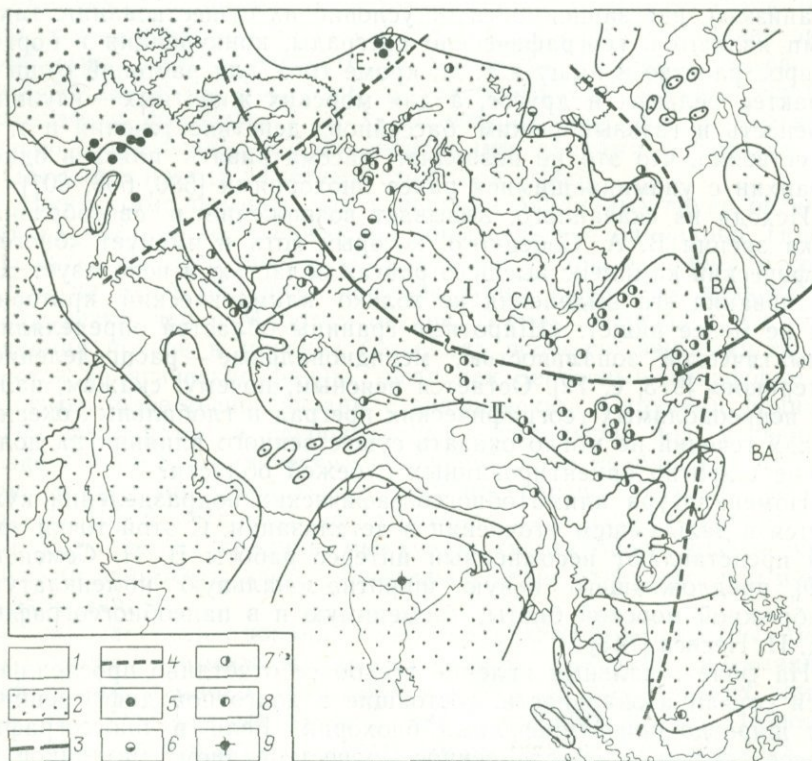


Рис. 2. Фитогеографическая зональность в середине триасового периода по И. А. Добрускиной с дополнениями.

I — Сибирская палеофлористическая область; II — Европейско-Синийская палеофлористическая область Лавразийского царства; E — Европейский сектор; CA — Среднеазиатский сектор; BA — Восточноазиатский сектор;
1 — море; 2 — суша; границы; 3 — палеофитогеографических областей, 4 — палеофитогеографических секторов; местонахождения флор: 5 — европейского типа, 6 — уральского типа, 7 — среднеазиатского типа, 8 — восточноазиатского типа, 9 — Малери

Р. Гессе [2452, 2453], Р. Ф. Геккера [223, 224, 226 и др.], Е. А. Ивановой [419, 421 и др.], Б. П. Марковского [622] и многих др.

Основным подразделением, выделяемым при палеоэкологических исследованиях, является «биологическая фация», или сокращенно «биофация». Однако, как это часто бывает с основными понятиями, его формулировка связана с большими трудностями. Суть проходящих дискуссий достаточно полно отражена в работе В. А. Собоцкого [973]. Чтобы сузить круг спорных положений, мы предпочитаем различать понятия современной и ископаемой биофации и в дальнейшем говорить преимущественно о последней.

С нашей точки зрения ископаемая биофация — это совокупность остатков организмов, приуроченная к определенной фации, т. е. к осадочным породам определенного литологического состава; в сочетании фоссилий с последними запечатлена исторически сложившаяся и экологически неразрывная связь биотических и абиотических условий осадконакопления и существования рассматриваемого комплекса организмов. Принимая эту формулировку, мы не должны упускать из виду, что ископаемые биофации не отражают на синхронной поверхности среду того или иного участка Земли, а оказываются лишь приближенными их реконструкциями [973].

Методика рассматриваемого способа районирования разработана Р. Ф. Геккером и весьма успешно применима им при изучении разнофациальных толщ Главного девонского поля [223], а затем совместно с А. И. Осиповой и Т. Н. Бельской в исследованиях палеогена Ферганы [235]. По существу, она представляет собой комплексные палеоэколого-литологические исследования целых бассейнов геологического прошлого (или их крупных частей), либо других палеогеографических регионов с охватом значительной части их геологической истории [226]. Поскольку характер и распределение биофаций в пространстве и времени испытывают изменения, причем порой очень частые, одним из краеугольных положений этой методики является исторический подход к анализу разрезов и толщ, вмещающих окаменелости. С особенно большими сложностями обычно связаны исследования биофаций континентальных и лагунных отложений. Во многих случаях даже при тщательном подходе не удастся закартировать отдельные биофации и ограничиваются лишь фиксацией их комплексов. Поэтому вопрос о классификации и номенклатуре биофациальных комплексов заслуживает особого внимания.

Ландшафтно-географическое направление. Основными подразделениями этого направления районирования принято считать биогеоценозы и палеобиогеоценозы, выделением которых занимаются соответственно физическая география и палеогеография, задачи же био- и палеобиогеографии — изучение приуроченных к ним комплексов организмов.

Под биогеоценозом понимают неделимый природный комплекс, представляющий собой совокупность живых и неживых компонентов наиболее однородного участка территории или акватории. Не-

которые биогеографы [196] склонны отождествлять «биогеоценоз» с «современной фацией». Ландшафтом же обычно называют конкретную региональную географическую единицу, образованную неоднократно повторяющимися биогеоценозами или сходными совместно развивающимися их комплексами-урочищами одного или разных типов.

Из сказанного видно, что ландшафтное районирование является прежде всего основой физико-географического исследования. Именно на это обратил внимание Л. Б. Рухин [896], определяя сущность палеогеографии как науки о географических ландшафтах прошлого и их развития. Необходимо при этом подчеркнуть, что если объектами физико-географических исследований служат современные ландшафты, доступные всесторонним наблюдениям, то палеогеография изучает сохранившиеся в ископаемом состоянии фрагментарные, притом часто косвенные показатели, обобщение и анализ которых позволяют воссоздать общие черты ландшафтов геологического прошлого. К тому же захоронения ископаемых остатков организмов, с которыми имеют дело палеобιοгеографы, очень разнообразны по характеру и сравнительно редко представляют собой их прижизненные ассоциации — палеобιοценозы. Поэтому для палеобιοгеографов, как правило, лишь частично сохраняется перспектива в восстановлении первичного систематического состава комплексов организмов и в выяснении их приспособлений к разным факторам среды — температуре, атмосферным осадкам, пище, субстрату и т. п., в той или иной мере отражающих их ландшафтную приуроченность.

В исследованиях палеоландшафтов важную роль играют фактор геологического времени, а также степень вторичных изменений пород и содержащихся в них организмов. Поэтому получение соответствующей информации из более древних отложений в общем случае сложнее, чем из более молодых.

Методика рассматриваемых исследований очень многообразна и по своей сложности существенно превосходит ранее описанные направления. Согласно К. К. Флерову и др. [410], в самом общем виде она включает:

- 1) полевые палеоэкологические и тафономические наблюдения, проводимые в процессе изучения захоронений остатков организмов;

- 2) определение систематической принадлежности собранных ископаемых;

- 3) морфофункциональный их анализ и выяснение функций отдельных органов; изучение аутоэкологии отдельных групп, их приспособлений к перемещению, пользованию разной пищей и т. п.;

- 4) основывающийся на ранее полученных данных всесторонний, в том числе исторический, анализ синэкологии исследуемых организмов и их связей с физико-географическими элементами палеоландшафтов;

- 5) установление связи изучаемой флоры и (или) фауны с климатической зоной и определенным типом палеоландшафта;

6) изучение прямыми и косвенными методами географических ареалов видов и вышестоящих таксонов;

7) обобщение всех собранных данных о географическом распространении, факторах эндемизма и возможностях преодоления изученными видами, родами и т. д. миграционных преград;

8) построение карт-схем ландшафтно-географического районирования с показом на них путей расселения видов, их крупных ассоциаций, целых флор и фаун; выяснение характера миграционных процессов — прохореза, аллагии и др. [2371].

* * *

Остановимся на наиболее важных общих положениях палеобиогеографии, вытекающих из всего сказанного выше, и прежде всего на вопросе о взаимосвязях рассмотренных путей и направлений районирования.

Кажется бессмысленным противопоставлять друг другу объективно существующие самостоятельные направления исследований. Наоборот, сегодня для изыскания наиболее рациональных решений конкретных теоретических и практических задач необходимо все более глубокое проникновение в сущность и возможности каждого из них и вместе с тем определение дальнейших перспектив создания единого комплексного подхода к разработке проблемы палеобиогеографического районирования.

Несомненно, что палеобиогеографическое районирование, как и биогеографическое, должно основываться на последовательном использовании принципов, соответствующих избранному направлению. Неприемлемым следует считать эклектический подход к выделению одних биохорий на основании одного направления, а других — на основании другого направления, когда возможности логического развития исследований по каждому из этих путей остаются еще неисчерпанными.

Сказанное ни в коей мере не означает, что связи между различными направлениями невозможны и тем более запретны. Ранее мы [606, 607, 649] уже затрагивали этот вопрос, сейчас появилась возможность несколько расширить и углубить его постановку.

Совершенно очевидно, что взаимосвязи направлений, относящихся к одному и тому же пути исследований — биохорологическому или экосистемному, логически гораздо более прочны, чем между направлениями, принадлежащими разным путям. Если первому этапу биохорологического районирования соответствует ареалологическое направление, то следующий этап предусматривает уже использование теснейшим образом сочетающегося с ним флористико-фаунистического направления. Первым этапом экосистемного районирования оказывается биофациальное направление. В дальнейшем оно вместе с климатобиогеографическим сочетается с ландшафтно-географическим направлением [610]. Обращение же в ходе одного исследования к направлениям,

относящимся к другому пути районирования, должно быть всегда ясно оговорено и специально обоснованно.

Подобно тому, как в биогеографии происходит сейчас постепенное слияние двух основных путей развития этой области знаний, существующих уже около 200 лет,— биологической географии и географической биологии в теоретическую биогеографию [631], так, по-видимому, и в палеобиогеографии можно ожидать объединения биохорологического и экосистемного путей исследований в теоретическую палеобиогеографию. По аналогии в задачи последней должно входить изучение распространения вымерших растений, животных и их разнообразных сообществ на фоне палеогеографических условий среды, подходя к этому с различных позиций.

В данном случае, утрачивая свою самостоятельность, хорологический и экосистемный пути будут играть роль последовательных этапов в решении указанной выше основной задачи палеобиогеографии.

В каком бы направлении ни шло палеобиогеографическое исследование, оно сталкивается с некоторыми общими проблемами. Главнейшая из них — выявление используемых признаков и определение их веса. Именно к этому сводятся такие обычные вопросы, которые задает себе исследователь, — «на что следует обратить внимание?», «чему надо отдать предпочтение?», «стоит ли учитывать это различие?», «надо ли выделять такую-то биохорию?» и т. п. Как уже было сказано, проблема веса признаков в науке не имеет общего удовлетворительного решения. Тем не менее разработаны некоторые частные способы ее решения, одним из которых служит обращение к цели исследования. Мы классифицируем и расчленяем объекты по-разному, т. е. придаем признакам разные веса, ориентируясь на разные цели. Этот подход не снимает проблемы хотя бы по той причине, что цели сами поддаются классификации и расчленению. Ставя вес признаков в зависимость от разных, т. е. различающихся по каким-то признакам целей, мы лишь переносим проблему веса признаков на иной уровень или в иную область. Правда, и здесь мы можем опереться, как и в случае веса признаков, на прошлый опыт, в который уже включены некоторые цели исследования. В случае палеобиогеографии такими целями издавна были разные приложения палеобиогеографических обобщений, в том числе и схем районирования. Это реконструкции климатов, очертаний континентов и акваторий, история литосферных плит, происхождение океанов и т. д. Нетрудно видеть, что упорядочение этого перечня равносильно классификации разных направлений в исследовании или, что то же самое, классификации смежных научных дисциплин.

Таким образом, начав с внутренних проблем палеобиогеографии (нас интересовал вес признаков), мы пришли к значению палеобиогеографии для других областей знаний. Иными словами, палеобиогеография не может решить собственных проблем, не заботясь о проблемах других наук, с которыми она связана.

Это, заметим, свойственно всем наукам и отсюда вытекает необходимость единства науки. Поэтому анализ приложения палеобиогеографических данных в смежных дисциплинах имеет первостепенное значение для самой палеобиогеографии.

Поскольку в данной работе имеется специальная глава о практическом значении палеонтологических, в том числе палеобиогеографических исследований (см. 8.1), мы сосредоточим внимание исключительно на взаимосвязях палеобиогеографии со смежными науками.

Зависимость палеобиогеографии от систематики очевидна (см., например, сказанное выше об ареало-генетических исследованиях и соответствии ранга биохорий и рангов эндемичных таксонов). Однако и систематика широко опирается на палеобиогеографические данные. В традициях филогенетической систематики таксоны организмов признаются историко-генетическими совокупностями, поэтому нарушение географической целостности этих совокупностей служит предостережением систематику и заставляет его проверить, не объединил ли он в одном таксоне конвергентные (гомеоморфные) формы.

Общность географического распространения паратаксонов, выделяемых по дисперсным частям, может указывать на прижизненное сочетание частей, вести к реконструкции целых организмов и далее выделению вместо паратаксонов полноценных таксонов. Географическая определенность рассматривается как один из важнейших критериев вида как такового [376], тем более в палеонтологии, где сонахождение во многом заменяет критерий скрещиваемости. Именно различие в распространении служит главным критерием, отличающим подвид от других внутривидовых категорий. Ясно, что взвешивание признаков таксонов путем обращения к палеобиогеографии легко может быть извращено, если разная географическая приуроченность выступает как единственное основание для разделения таксонов. Уже из приведенных примеров видно, что связь палеобиогеографии с таксономией обогащает обе дисциплины.

О связи палеоклиматологии и палеобиогеографии уже говорилось. С одной стороны, не обращаясь к палеоклиматам, мы не можем понять очень многого в распределении и изменении биохорий. С другой — без обращения к палеобиохориям невозможно реконструировать палеоклиматические зоны. Даже при изучении современных климатов приходится обращаться к распределению организмов, так как оно отражает климатические параметры, усредненные за многие годы, и позволяет экстраполировать климатические наблюдения в пространстве. Не случайно современные карты климатической зональности во многом совпадают с зонами растительности, а для обозначения типов климатов используются названия растений (например, климат березы или климат фуксии в классификации Кеппена). В. А. Красилов [520] рекомендовал использовать этот подход и в палеоклиматологии; об этом пишут и другие авторы [158, 656].

Палеобиогеография соприкасается с тектоникой особенно тесно, когда обсуждается проблема мобилизма материков, о чем неоднократно писалось в литературе [524, 801, 2032]. Если раньше географическое распределение организмов рассматривали в связи с их расселением из центров происхождения, то в настоящее время его все чаще связывают с движением материков. При этом различаются [1697] три типа изменений географической дифференциации фаун и флор во времени: 1) увеличение сходства между ними по мере сближения материков, 2) уменьшение сходства по мере расхождения материков и 3) увеличение сходства у одних при одновременном его уменьшении у других фаун (флор). Следует, однако, заметить, что при обсуждении этой проблемы часто смешиваются два вопроса: бывшее соединение материков (или акваторий) и перемещение материков. Нередко устанавливается палеобиогеографическая общность материков и это считается достаточным для утверждения об их смещении. В действительности же это свидетельствует лишь о том, что биохория объединяла материки до того, как возникла разделяющая их акватория, которая могла образоваться и при устойчивом положении материков [524]. О перемещениях же материков мы можем судить только тогда, когда известна некоторая заведомо устойчивая координатная сетка, по отношению к которой материки смещаются в разных направлениях. В роли такой координатной сетки до сих пор выступали лишь палеомагнитные широты и палеоклиматические границы, причем такие, которые нельзя связать с перемещением полюсов и местными палеогеографическими факторами. Пока в числе таких границ могут выступать лишь границы областей с морозным и безморозным климатом и именно они однозначно указывают на взаимное смещение материков [641].

В некоторых случаях на горизонтальные перемещения литосферных плит может указывать и сам характер палеобиогеографических границ, а именно: их экстраординарная резкость, отсутствие экотонных зон. Таковы, например, палеобиогеографические границы, проходящие вдоль Тетиса и ограничивающие позднепалеозойские зоо- и фитохории [356, 357, 656 и др.]. Ясно, что не все резкие границы имеют тектоническое происхождение, о котором можно заключить лишь в результате комплексного изучения районов, в которых проходят эти границы.

Давая важный материал для геотектонических реконструкций, палеобиогеография сама может опираться на них. После того как широким комплексом методов было установлено раздвижение материков, расположенных сейчас по обе стороны Атлантического океана, палеобиогеография в своих дальнейших построениях основывается на мобилистских реконструкциях, хотя бы и гипотетических. Так, недавно было показано, что древнейшие покрытосеменные раньше всего и в наибольшем количестве появились на западе нынешней Экваториальной Африки [1277]. Здесь намечается центр происхождения и расселения покрытосеменных, т. е. группы, определившей всю последующую эволюцию наземной

биоты и лежащую в основе общего палеобиогеографического районирования суши, начиная с позднего мела. Ясно, что знать размеры и положение центра происхождения такой группы очень важно. Мобилистские реконструкции указывают на соединение Африки и Южной Америки в начале мелового периода, так что есть все основания экстраполировать наблюдения в Африке на Южную Америку, а точнее, на ту ее часть, которая, согласно мобилистским реконструкциям, примыкала к Экваториальной Африке. И действительно, в Бразилии и Аргентине мы также сталкиваемся с очень ранним появлением пыльцы покрытосеменных. Более того, прослеживание расселения покрытосеменных по палинологическим данным хорошо согласуется с предполагаемыми эпизодами дрейфа. Палеофитогеографические и тектонические данные, взятые во взаимосвязи, дополняют друг друга и приводят к более полной и убедительной картине.

5.2. МЕТОДЫ ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ И ПРОБЛЕМЫ ФЛОРОГЕНЕЗА

Понятия «флора» и «растительность» четко различаются лишь в отношении современного растительного мира. Уже отмечалось [520, 642], что, говоря о флорах прошлого, палеоботаник в действительности подразумевает, скорее, геоботанические, чем флористические понятия. Приводится пример со стигмариевыми горизонтами (почвами), когда обнаружение таксона *Stigmara ficioides*, если только он представлен в слое, важнее в геоботаническом (это показатель мангровой растительности), чем в собственно флористическом отношении. Некоторые таксоны ископаемых растений (изолированные стволы древесины, сердцевинные отливы каламитов и др.), даже если им присвоены видовые эпитеты, отражают не столько виды растений как таковые, сколько жизненные формы, входящие в таксон неопределенного ранга.

Полное противопоставление понятий флора и растительность неправильно и по другой причине. Хотя, зная флористическую характеристику района, еще нельзя с уверенностью сказать о его растительности (как трудно сделать и обратное заключение), между составом флоры и характером растительности связи существуют и иногда очень тесные. Поэтому при характеристике растительности приходится давать флористический состав, а флористические сведения обычно даются по регионам, выделяемым с учетом геоботанических характеристик. И. Шмитхюзен [1198] вводит понятие дивизионы растительности для таких единиц растительного покрова, в которых одновременно учитываются флористические и геоботанические критерии. Он считает, что совпадают геоботанические и флористические единицы по крайней мере наиболее крупного ранга, поскольку те и другие в конечном счете контролируются климатом; см. также [520]. Однако дело не в ранге. Можно привести сколько угодно примеров как совпадений, так и несовпадений обоих типов границ любого ранга. Скорее, несовпа-

дение можно связать с тем, что при районировании не всегда учитывалась возможность и целесообразность комплексирования геоботанических и флористических критериев, взвешивания одних с учетом других.

Приходится помнить, что без специальных и весьма трудоёмких исследований, как и без весьма гипотетических допущений (см. 5.3), палеоботаник не может опираться на геоботанические данные. Он чаще всего оперирует списками растений, привлекая в своих построениях в качестве неперменного лишь такой геоботанический критерий, как частоту встречаемости отдельных форм. Геоботаническое насыщение палеоботаники — дело будущего. Но и в будущем палеофлористика (в узком смысле) сохранит самостоятельность как более объективная основа при реконструировании растительного покрова прошлого.

В науках, имеющих дело с историческими реконструкциями, нередко можно встретить разграничение объективных описательных процедур и субъективных интерпретаций, относящихся собственно к историческим реконструкциям. Особенно широко такое разграничение проводится в некоторых исследованиях по методологии геологии (в частности, в связи с обсуждением возможностей формализации и математизации исследований). Как в геологии, так и в других науках мы видим (в который уже раз) возрождение старого позитивистского мифа, разграничивающего объективные факты и субъективные интерпретации и неоднократно опровергавшегося историей науки. Тем не менее, по-видимому, можно говорить о некоей шкале, на одном конце которой будет располагаться абстрактная «абсолютная объективность» (т. е. сама природа в своей неисчерпаемости), а на другом — столь же абстрактная «абсолютная субъективность» (её даже невозможно представить), а в промежутке — рассеянные попеременно протоколы наблюдений, эмпирические обобщения, гипотезы, теории и просто домыслы. Палеофлористические данные будут в своей массе ближе к объективному концу этой воображаемой шкалы, чем палеогеоботанические. Поэтому есть смысл прежде всего разобратся в источниках субъективности тех или иных палеофлористических данных (гипотетические моменты палеогеоботаники специально рассматриваются в 5.3). Главными источниками субъективности можно считать: 1) случайность выбора того или иного захоронения для детального изучения; 2) отбор самих растительных остатков в захоронении; 3) выбор техники для обогащения остатков (в случае мезо- и микрофоссилий); 4) неравномерное изучение собранных остатков, в частности, из-за того, что есть объекты, больше привлекающие всех исследователей, и объекты, на которые редко кто обращает внимание; 5) необходимость восстановления недостающих частей; 6) возможность по-разному взвешивать признаки и, следовательно, по-разному классифицировать объекты; 7) номенклатурные противоречия.

Остановимся подробнее на некоторых из этих пунктов. Два первых не нуждаются в пояснениях. Здесь мы часто следуем не-

которым традициям, снова и снова возвращаемся к не раз изучавшимся местонахождениям и не обращаем внимания на другие, может быть, не менее важные. Традиции и привычка приводят к большому вниманию к одним группам растений, чем к другим, начиная со сборов их остатков на обнажения и кончая выбором для чтения уже опубликованных работ. Субъективен и выбор техники исследования. Часто очень трудно оценить эффективность того или иного метода. В течение многих лет палинологи применяют тяжелые жидкости для сепарации миоспор. Оказалось, что при обработке тяжелой жидкостью плохо сепарируются сильно скульптурированные миоспоры [1369]. Можно изменить методы сепарации, но заранее невозможно сказать, какие дефекты будут у каждого из методов. Уже в том, что мы все же полагаемся на одни из этих методов в ущерб другим, проявляется субъективность.

Очень трудно, а иногда и просто невозможно, устранить субъективность, связанную с необходимостью реконструировать недостающие части объекта. Уже говорилось о трудностях при реконструкции жизненных форм и о субъективности выбора модели, служащей для типологической экстраполяции (см. 1.4). То же можно сказать о реконструкции всех недостающих частей. Распространенность самой процедуры реконструкции трудно осознать. Очевидно, что когда мы находим лист с оборванным краем и мысленно дорисовываем контур листа, то это — реконструкция. Менее очевидно, что когда мы находим отпечаток листа со всеми характерными признаками листа дуба и отмечаем этот экземпляр в каталоге как *Quercus*, мы тоже производим реконструкцию, домысливая (с помощью типологической экстраполяции) прижизненную ассоциацию этого листа со всем комплексом органов, свойственных роду *Quercus* (строение цветка, древесины и проч.).

Поэтому каждый раз, когда мы используем для районирования паратаксоны, установленные по разрозненным частям, вместо эвтаксонов (о различии паратаксонов и эвтаксонов, см. 4.1) мы вносим в палеофлористику субъективность. Более того, распределение паратаксонов в пространстве иногда отражает распределение не только эвтаксонов, но и отдельных их признаков. Хотя география признаков сама по себе интересна, ее нельзя отождествлять с палеофлористикой.

Наконец, очень важным источником субъективности в палеофлористике можно считать выбор ведущих систематических признаков, даже если остатки хорошо сохранились. Там, где один исследователь выделяет роды, другой ограничивается видами. Есть таксоны, удовлетворяющие всех палеоботаников и не подвергающиеся ревизии, и можно назвать множество таксонов, явно нуждающихся в ревизии. В этом смысле палеоботаническая систематика подобна любой другой.

Палеофлористические задачи можно условно разбить на стратиграфические и географические. Соответственно говорят о двух разделах палеофлористики — фитостратиграфии и палеофитогео-

графии. Эти два раздела тесно взаимодействуют и объединяются, когда речь идет об изучении становления и преемственности флор, т. е. флорогенезе. На общих принципах флостратиграфии можно не останавливаться, поскольку они не отличаются от принципов, используемых в других разделах биостратиграфии.

Принципы палеофлористического районирования рассмотрены вместе с принципами палеобιοгеографических исследований (см. 5.1). Поэтому в данном разделе ограничимся знакомством с тем, как общие принципы реализуются в палеофлористической практике, в частности при обосновании палеофитохорий; рассмотрим проблемы флорогенеза, а также остановимся на некоторых понятиях палеофлористики и на ее приложениях.

Целесообразно начать с рассмотрения группы понятий, относящихся в равной мере ко всем разделам палеофлористики. Для обозначения не самих палеофлористических единиц (фитохорий), а населявших их флор, по мнению некоторых палеоботаников, нужны какие-то понятия. Правда, можно отметить закономерность: подобные понятия время от времени появляются в статьях и докладах, но полностью отсутствуют в повседневном личном общении палеоботаников, в котором они обходятся просто понятием флора. Это, разумеется, недостаточный аргумент против введения понятий в теории. В литературе употреблялись понятия ценоквант [141], конкретная флора (Tolmatschew, 1971), тафофлора, стратофлора [910], геофлора [Chaney, 1959; цит. по 1145], полихронная флора [535] и др. Первые два понятия чисто ботанические, причем ценоквант — геоботаническое понятие, соответствующее наименьшему участку сообщества, а понятие конкретная флора — наименьшая флористическая единица. Тафофлорой считают «территориальную или стратиграфическую совокупность тафоценозов» [520]. Примерно такой же смысл имеет понятие стратофлора. Геофлора отвечает флоре крупной и устойчивой фитоохории (области, царству). Наконец, полихронная флора — хронологическое, а не географическое (хорологическое) понятие и отвечает наиболее крупным этапам развития растительного покрова.

Трудно сказать, какие из этих понятий действительно полезны, а какие появились как дань терминологическому пуризму. В палеофлористике, по-видимому, нужны понятия, в которых сочетаются собственно флористические и геоботанические критерии. Нужно какое-то понятие, обозначающее элементарную ассоциацию растений. В такой роли выступает тафоценоз. Известны группы сопряженных тафоценозов, повторяющиеся в разрезе, т. е. стратиграфически обратимые. Это палеофлористический аналог литологического цикла. Для него пока нет подходящего термина. Далее следуют комплексы тафоценозов, отвечающие в разрезе местным или региональным стратиграфическим единицам, а в хорологическом плане — фитоохориям низкого ранга. Именно такой смысл имеют понятия тафофлора и стратофлора. Геофлора охватывает группы сопряженных тафофлор.

Не вполне ясна необходимость понятия еще более высокого

ранга — полихронные флоры. Если исходить из определения, данного А. Н. Криштофовичем, который понимал под ними устойчивые великие флоры прошлого, охватывающие почти всю земную поверхность, то возникает вопрос — были ли на Земле такие флоры (более крупные, чем геофлоры). То, что мы сейчас знаем о флорогенезе палеозоя и мезозоя, указывает на длительное, преимущественно автохтонное развитие наиболее крупных геофлор, причем нет никаких данных, что иммигранты из соседних областей нивелировали региональную специфику геофлор. Флорогенез представляется как серия параллельно развивающихся стволов (геофлор), а полихронные флоры тогда надо рассматривать как объединение участков разных флорогенетических стволов по стратиграфической горизонтали. Смысл такого объединения непонятен. Правда, можно несколько видоизменить первоначальное представление о полихронных флорах и понимать под ними наиболее крупные этапы в развитии растительного покрова суши, отличающиеся степенью хорологической дифференциации. Тогда можно будет выделить всего четыре полихронные флоры: девонскую, каменноугольно-пермскую (антракофитовую), триасовую и юрско-антропогеновую. Наконец, можно понимать под полихронными флорами лишь те этапы флорогенеза, когда дифференциация флор в пространстве минимальна (девон, средний — поздний триас). Думается, что эти преобразования понятия полихронная флора также не нужны как и само это понятие.

Наиболее детальные схемы районирования флор от карбона до неогена составлены для Евразии [796, 2063]. Схемы районирования для карбона, перми, юры и мела были составлены в середине 60-х годов и за прошедшие годы не потребовали серьезных изменений. Были уничтожены некоторые границы, закрыт ряд белых пятен, предложено несколько новых фитохорий (главным образом провинций), повышен ранг отдельных фитохорий, но в целом можно сказать, что схемы выдержали экзамен на стабильность, предъявленный большим новым фактическим материалом. Они оказались удобными для стратиграфических построений, не вступили в противоречия с палеоклиматическими и палеомагнитными реконструкциями, а также с результатами зоогеографического районирования. Поэтому накопленный опыт можно попытаться обобщить.

Главными критериями для выделения фитохорий служат различия флор по доминирующим таксонам. Ясной зависимости между рангом фитохорий и рангом доминирующих в них таксонов указать нельзя. Отчасти это связано с неустойчивостью самих таксонов у растений. Например, одни исследователи считают гинкговых и лептострбовых (чекановские) порядками, а другие — классами. Цикадовые, беннеттитовые, гинкговые и лептострбовые слишком неуверенно разделяются на семейства, а среди палеозойских папоротников, плауновидных и членистостебельных весьма дискуссионно выделение и порядков. Поэтому при палеофлористическом районировании палеоботаники чаще всего оперируют родами и такими надродовыми группами, таксономический

ранг которых не фиксируется. Говорят о доминировании кордаитов в верхнем палеозое Ангарида, глоссоптерид в разновозрастных толщах Гондваны, гинкговых и чекановских в юре Сибири, а ранг этих групп не оговаривается. Систематическое положение некоторых групп, имеющих первостепенное фитогеографическое значение, иногда совершенно неясно с точностью даже до класса. Так, флора Катазиатского царства перми нередко называется гигантоптериевой по большой роли в ней гигантоптерид. Возможно, это голосеменные, родственные каллистофитовым и пельтаспермовым, но аргументировать это предположение можно лишь очень косвенными соображениями. В то же время принято считать, что гигантоптериды Катазия — единая крупная группа, весьма важная для палеофлористики перми.

При обосновании фитохорий важную роль играют и геоботанические критерии. Известно, что мангровая растительность свойственна не всем, а лишь тем фитохориям, которые расположены в низких широтах. Возможно, что турнейская флора Ангарида лишена эндемичных семейств и даже родов, но ее бедность по сравнению с еврамерийской и мелкорослость растений подтверждают самостоятельность Ангарской области.

При оконтуривании фитохорий приходится обращаться к общим экосистемным данным. Например, выделение в Индо-Европейской области поздней юры отдельных провинций [332] основано на немногих местонахождениях (Шотландская провинция — одним местонахождением). Тем не менее и само выделение провинций и проведение границ между ними подкрепляются картиной распределения ландшафтных зон, выделяемых по широкому комплексу палеогеографических признаков. Так, верхнеюрские местонахождения Франции, ФРГ и Польши приурочены к рифовым островам и берегам лагун аридного пояса, находящихся за рифами. Эти местонахождения входят в Южно-Европейскую провинцию. Шотландская провинция уже не относится к ариднему поясу.

В отечественной литературе принята следующая иерархия фитохорий: царство, область, подобласть, провинция, округ. И. А. Добрускина [324] выделяет еще секторы, т. е. фитохории с меридиональными границами в пределах широтных фитохорий (по аналогии с некоторыми схемами биогеографического районирования современной Земли). Если широтные фитохории отражают прежде всего температурный и фотопериодический градиенты, то секторы отвечают таким факторам дифференциации растительного покрова, как климатические (влажность, континентальность), и флорогенетические. Последние иллюстрируются И. А. Добрускиной распределением пельтаспермовых в среднетриасовых флорах. Считая центром расселения пельтаспермовых районы, соседние с Уралом, она связывает картину их распространения в триасе с унаследованностью. Хотя секториальность широтных зон заметна в районировании разных эпох, специалисты обычно не выделяют секторов, а ограничиваются перечисленными категориями фитохорий. При этом иногда стираются меридиональные связи между фитохориями.

В литературе не раз обсуждалась номенклатура фитохорий [535, 796, 1041, 1043, 1846, 2063 и др.]. Обычно фитохории именуются по названиям современных (Сибирская область) или прежних территорий (Ангарское царство). Предлагалось вводить в названия фитохорий указание их возраста (Бореально-меловая область и т. п.). Однако это возможно лишь в тех случаях, когда время существования фитохории точно совпадает с геохронологическими единицами. В противном случае названия станут чрезмерно громоздкими. Порой вовсе невозможно ввести указание возраста в название фитохории. Например, Субангарская область, если ее выделять по макрофоссилиям растений, появляется одновременно в пределах Евразии — в интервале от артинского до татарского веков. Время формирования Гондванского царства остается крайне дискуссионным, поскольку границу карбона и перми, а также границы отделов карбона и перми провести в гондванских отложениях не удастся.

При обосновании фитохорий учитывается их предшествующая история и последующая судьба. Так, своеобразию турнейской флоры Сибири может быть и не стоило бы придавать существенного значения, если бы мы не знали, что с турнейского века начинается тот процесс обособления Ангарской области, который продолжался до конца палеозоя. Кроме того, опираясь на выявленную систему фитохорий, можно перейти к выявлению того, как формировались и расселялись флоры в планетарном масштабе, т. е. к реконструированию флорогенеза и его причин. Соответствующий раздел флористики можно назвать флорогенетикой.

Флорогенетические исследования включают наложение филогенезов конкретных таксонов на систему фитохорий, прослеживание эволюции сообществ, прохореза сообществ и таксонов. Соответственно требуется знание филогении хотя бы доминирующих таксонов, структуры сообществ (см. 4.4) и точная датировка региональных флор. Связь флорогенетики с филогенетикой и стратиграфией обратная, поскольку филогенетический анализ должен осуществляться на конкретном биогеографическом фоне (см. 5.1), а знание основных черт флорогенеза позволяет корректировать стратиграфические сопоставления. Например, известно, что еврамерийский вид *Sphenophyllum oblongifolium* (Germ. et Kaulf.) Ungeг появляется в Кузбассе в середине алыкаевского горизонта [1659, 2341]. Один вид в чуждой флоре не дает оснований для уверенного стратиграфического сопоставления тех уровней, на которых он появляется в разных фитохориях. Однако если учесть, что эволюция сфенофиллов происходила преимущественно в экваториальном поясе, а это уже флорогенетическое наблюдение, то едва ли можно предполагать появление *Sph. oblongifolium* в Ангарском царстве и его миграцию отсюда в Еврамерийскую область. Это значит, что уровень появления *Sph. oblongifolium* в Кузбассе не может быть ниже уровня появления этого вида в Еврамерийской области (основание стефана). Отсюда следует, что верхняя часть

алыкаевского горизонта не может относиться к среднему карбону (высказывалось мнение, что вся алыкаевская флора среднекарбовая).

До сих пор специальные флорогенетические исследования касались становления лишь современных фитохорий. При этом обращение к палеоботаническому материалу было спорадическим. Такова, например, известная сводка Е. В. Вульфа [199] по исторической географии растений. На анализе современных растений построено учение Н. И. Вавилова о центрах формообразования. Участники дискуссии о месте происхождения и путях расселения покрытосеменных стали систематически обращаться к палеоботаническому материалу лишь с конца 60-х годов.

Попытки резюмировать хотя бы основные черты флорогенеза в планетарном масштабе по уже накопленным материалам пока не предпринимались. В палеофлористических сводках делается упор на различия и сходства флор в синхронических срезах, а не на их преемственность. Общие флорогенетические представления сводятся к указаниям на происхождение фитохорий, относящихся к эпохам высокой флористической дифференциации, от материнских космополитных или очень широко распространенных флор, занимавших континенты в эпохи низкой дифференциации. Так, указывается, что отчетливая дифференциация флор карбона пришла на смену космополитной флоре позднего девона. Известно, что сложная картина фитохорий Ангариды в поздней перми развилась на месте более однородной раннепермской флоры. Эти данные указывают лишь на одну сторону флорогенеза, а именно: на территориальную преемственность фитохорий, на усиление или спад общей палеофлористической дифференциации. Однако они не указывают, за счет чего возникли те или иные фитохории — за счет иммиграции растений, локального возникновения или вымирания групп растений или перераспределения доминант по площади фитохорий.

Во флорогенезе протекают все три процесса. Например, позднепермские провинции по периферии Ангарской области выделяются (помимо прочего) по присутствию группы *Callipteris—Comptosia*, скорее всего, пришедшей сюда из Субангарской области, т. е. с юга и запада. В перми пельтаспермовые шире всего распространены и наиболее разнообразны на северо-западе Субангарской области и в Печорской провинции, т. е. на Русской платформе и в Приуралье. Как считает И. А. Добрускина [324], именно это и определило различие средне-позднетриасовых флор западной и восточной частей Евразии. В позднем мелу Тихоокеанская провинция выделяется более длительным выживанием нильссоий и некоторых других растений. Перераспределение доминант под влиянием чередующихся похолоданий и потеплений можно видеть на севере Евразии в течение антропогена (по палинологическим и палеокарпологическим данным).

В приведенных примерах, количество которых легко умножить, флорогенетические события рассматриваются без учета филогене-

тических реконструкций. Прослеживается расселение уже сформировавшихся таксонов или выживание таксонов, ранее бывших убиквистами, в отдельных районах. При этом не освещается главный вопрос флорогенеза — место происхождения растений, заселяющих фитохории. Таких данных флорогенетика собрала немного прежде всего из-за того, что филогенетическое древо высших растений реконструировано еще очень плохо, а попытки совместить филогенетическое древо с системой фитохорий можно пересчитать по пальцам. Результаты некоторых таких попыток pouco учительны.

Интенсивные палинологические исследования [1277, 1521, 1736, 1762, 1763 и др.] позволили проследить последовательную смену типов пыльцы раннемеловых покрытосеменных. Монокольчатая пыльца вверх по разрезу сменяется трехбороздной, трехборозднопоровой и, наконец, трехпоровой. Параллельно растет общее разнообразие пыльцы. То, что древнейшая пыльца принадлежит одному морфологическому типу (род *Clavatipollenites*), рассматривается как свидетельство монофилии покрытосеменных. Эта пыльца раньше всего появляется и быстрее всего достигает заметного процента в палинологических комплексах стран, лежащих по обе стороны от современной Атлантики, — в широтной полосе от севера Аргентины до севера США и от Габона до Англии.

В других местах Земли пыльца покрытосеменных появляется позже. В альбе род *Clavatipollenites* и близкие к нему роды встречаются почти повсеместно. Таким образом, перечисленные приатлантические районы были областью возникновения покрытосеменных. При этом там, где их пыльца появляется раньше всего и в наибольшем количестве, в палинологических комплексах доминирует пыльца хвойных, в том числе хейролепидиевых, а литологические признаки вмещающих толщ указывают на аридные условия. По-видимому, близок к истине Г. Л. Стеббинс [2322], указывающий на наибольшую вероятность возникновения покрытосеменных в обстановке сезонного дефицита влаги, и неправы те, кто считал местом возникновения покрытосеменных Юго-Восточную Азию и примыкающие к ней архипелаги, где сейчас наблюдается наибольшая концентрация архаичных покрытосеменных, но где пыльца покрытосеменных появляется в разрезе нижнего мела лишь с альба.

Этот пример поучителен в двух отношениях. Во-первых, без прослеживания палеонтологически документированной филогении можно легко принять рефугиумы и вторичные центры формирования за место происхождения таксона. Во-вторых, важно привлекать для выявления истории групп растений палинологические материалы. Если бы палеоботаники опирались лишь на макрофоссилии, то они бы не включили в район возникновения покрытосеменных Габон, Бразилию и другие места, где макрофоссилий раннемеловых покрытосеменных пока не находили. Более того, первые макрофоссилии покрытосеменных появляются на ярус выше, чем пыльца.

Необходимость привлечения к проблемам флорогенеза палинологических данных выдвигает еще одну сложную проблему: какие споры или пыльцу продуцировали растения, которые определяли облик и специфику фитохории. Решение этой задачи усложняется тем, что с течением времени тип спор и пыльцы, продуцировавшийся растениями определенного таксона, мог сильно меняться. Например, в позднем триасе голосеменные семейства *Peltaspermataceae* продуцировали монокоплатную безмешковую гладкую пыльцу, т. е. пыльцу того же типа, что и пыльца гинкговых, цикадовых и беннетитовых. В поздней перми растения того же семейства продуцировали двумешковую (протосаккатную) ребристую и безмешковую ребристую пыльцу, которую пока невозможно отделить от пыльцы арбериевых (глоссоптерид). Поскольку пределы полиморфизма спор и пыльцы в таксоне заранее неизвестны, а параллелизм в многообразии спор и пыльцы между таксонами весьма обычен, мы всегда рискуем, интерпретируя палинологические данные, принять одни растения за другие.

Таким образом, флорогенетические исследования оказываются несравненно более трудоемкими и требуют гораздо более детальных палеоботанических исследований, чем просто палеофлористическое районирование. Правда, некоторые общие флорогенетические вопросы можно решать косвенными, менее трудоемкими методами. Так, в задачу флорогенетики входит выявление не только центров формообразования отдельных таксонов, но и мест наиболее интенсивного образования новых таксонов вообще. Эти места можно выявлять и не зная конкретных филогенезов путем анализа суммарного разнообразия растений разных фитохорий во времени.

При изучении позднепалеозойских флор Сибири было замечено, что некоторые растения гораздо дольше, чем в экваториальной (еврамерийской) флоре, сохраняют архаичный облик. Лепидофиты до среднего карбона включительно сохраняют черты, свойственные экваториальным лепидофитам в позднем девоне—турне. Членистостебельные удерживают свойственную раннекарбонным формам организацию фруктификаций до поздней перми. Значительная часть пермских папоротников соответствует по уровню продвинутости среднекарбонным формам. Если для каждой группы, присутствующей в обеих флорах, выделить ведущие таксономические признаки и проследить на геохронологической шкале распространение не самих групп, а только общих признаков, то получается, что ни один из них не появляется у сибирских растений раньше, чем у еврамерийских; многие появляются одновременно или они сначала отмечаются у еврамерийских растений.

Около половины признаков удерживается у сибирских растений намного дольше, чем у еврамерийских. Очень многие признаки (синангии у папоротников, интегументоподобные спорофиллы и галониальные рубцы у лепидофитов, мощная вторичная древесина у членистостебельных, сетчатое жилкование у папоротников и птеридоспермов, крупная монолетняя пыльца у птеридоспермов

и др.) известны лишь у евразийских растений, а признаки, известные лишь у ангарских растений (дорсальные желобки, кистевидные полиспермы и эндоретикулоидная экзина у руфлориевых, редукция числа спор до 32 у *Geperopteris*), немногочисленны и устанавливаются с трудом. Показательно и то, что общее разнообразие сибирской флоры по числу видов и родов раз в пять ниже, чем в евразийской.

Таким образом, в карбоне и перми бореальная флора Сибири продуцировала гораздо меньшее разнообразие растений, «новой продукцией» она обеспечивала лишь себя и ничего не дала евразийской флоре, хотя многие ангарские растения, видимо, имеют евразийское происхождение.

Аналогичного анализа по другим флорам пока не выполнялось. Отдельные наблюдения показывают, что подобное соотношение вкладов экваториальных и бореальных флор в суммарное разнообразие растений сохранилось в мезозое и кайнозое. Это видно по распространению родов цикадофитов в юрских флорах на диаграмме, составленной М. П. Долуденко для других целей [332]. Количество общих родов между Сибирской и Индо-Европейской областями довольно велико, но ни один род не появился в Сибири раньше, немногие роды появились в обеих областях одновременно и несколько родов жили в Сибири дольше.

Предварительный анализ разнообразия растений в фитохориях палеозоя и мезозоя показывает, что внеэкваториальные флоры (не относящиеся к тропикам и субтропикам) были слабыми генераторами принципиально новых признаков растений и соответственно новых таксонов высокого ранга (от порядка и выше). С другой стороны, формы, появившиеся в экваториальных флорах и затем замещенные там более продвинутыми растениями, порой длительно удерживались (персистировали) во внеэкваториальных флорах — явление внеэкваториального персистирования [1954].

Анализируя надвидовую эволюцию покрытосеменных, Г. Л. Стеббинс [2322] привел много доводов за то, что главные центры генерации таксонов высокого ранга у этих растений располагались по периферии влажных тропических лесов, в районах с сильными сезонными колебаниями в количестве осадков. Данные о происхождении и начальном расселении покрытосеменных в раннем мелу хорошо согласуются с гипотезой Стеббинса. Пока трудно сказать, насколько приложима она к другим эпохам и другим группам растений. Есть данные, указывающие на то, что Субангарская область перми, расположенная в зоне аридного или семиаридного климата с высокими среднегодовыми температурами, была важным центром формообразования. К сожалению, территории, удовлетворяющие намеченным Г. Л. Стеббинсом критериям, хуже изучены в палеоботаническом отношении, чем области с более влажным климатом, способствовавшим угленакоплению. Поэтому одна из главных задач флорогенетики — выявление и детальное изучение флор аридных поясов, особенно их периферийных районов, обращенных к экватору.

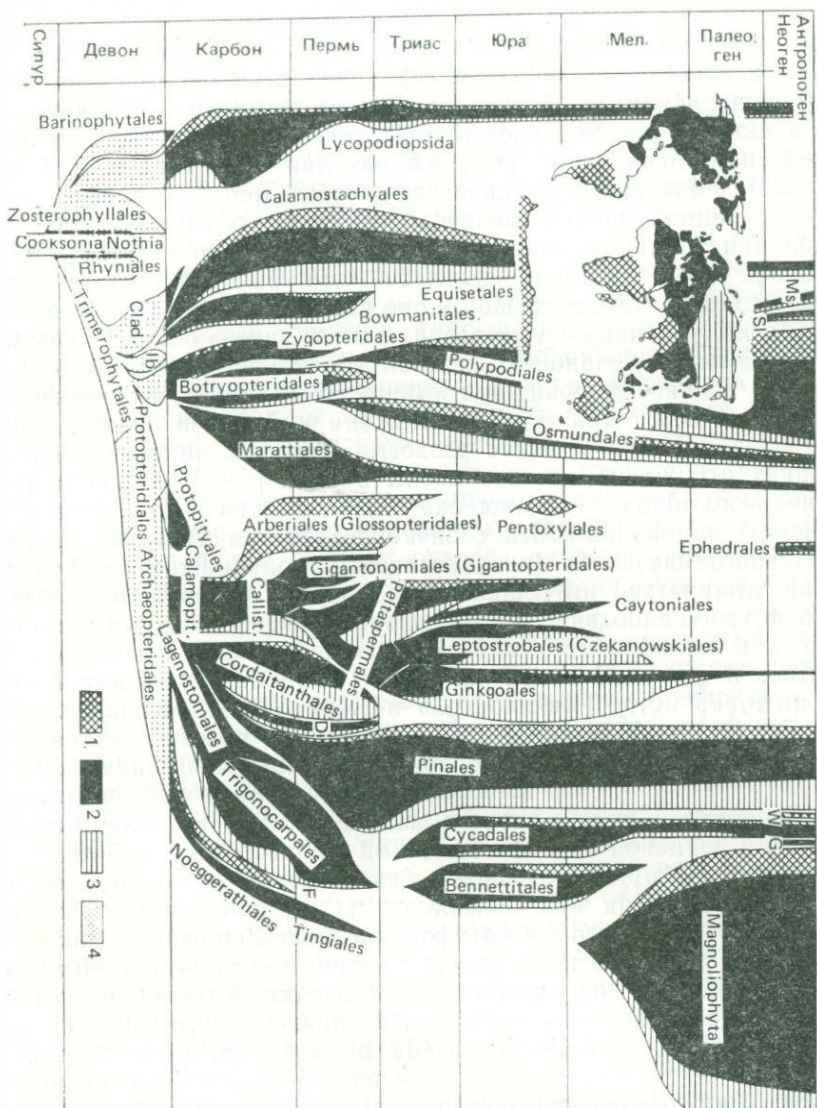


Рис. 3. Географическое распределение главных филогенетических ветвей; на врезке показано распространение основных типов флор в позднем палеозое, времени главной дивергенции голосеменных. По С. В. Мейер.

Области: 1 — нотальные (топанские) — внекаторизмальные; 2 — экваториальные и прилегающие к ним экотопные; 3 — борельные; 4 — неопределенная флоропроизводственная ситуация дельта Clad — Cladoxyloides, Calamopt. — Calamophytales, Callist. — Callistophytales, Dikt. — Diktophytales; F — Fedakurtzia и другие к ней родственные; G — Gnetales; Ib — Ibkales (Iridopteridales); Ms — Marshalliales; Sl — Salviniales; — W — Welwitschiales.

Хотя флорогенетические исследования трудоемки и длительны, только с обращением к ним палеофлористика переходит от формального анализа ареалов и выявления отдельных совпадений в распределении растений и факторов среды к познанию закономерностей в эволюции растительного покрова, а это — необходимое условие методически более совершенного приложения палео-

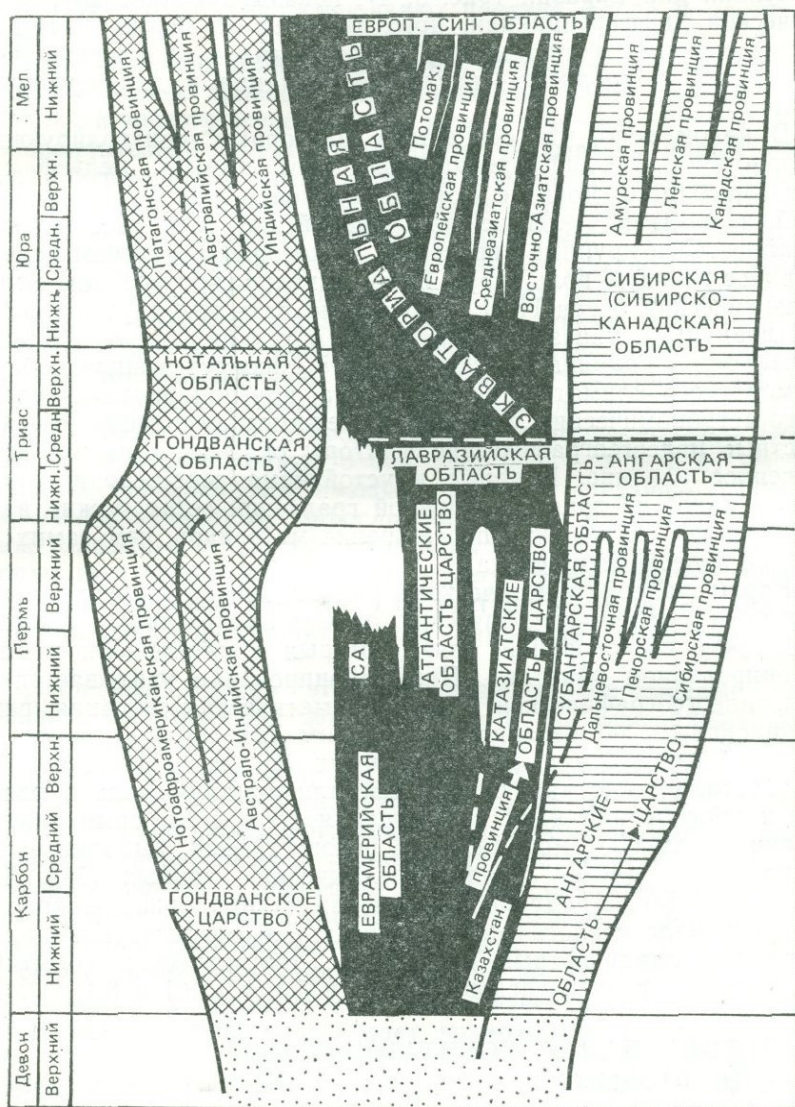


Рис. 4. Эволюция фитоохорий в позднем палеозое и мезозое. По С. В. Мейену. СА — Северо-Американская область; Потомак. — Потомакская провинция; Казахст. — Казахская провинция. Европ.-Син. — Европейско-Синийская область.

ботаники для решения вопросов стратиграфии, литологии, тектоники и общей биологии.

По Евразии и другим материкам накопилось достаточно данных об изменении растительного покрова Земли от девона до антропогена. Можно проследить становление и исчезновение фитохорий, их расщепление и слияние. Общая схема флорогенеза, построенная для Евразии (рис. 3, 4), показывает максимум флористической дифференциации, приходящийся на пермь. Затем следует смягчение границ между фитохориями и сокращение числа фитохорий. Антропоген — новая кульминация в дифференциации флор.

В целом ясно, что основными факторами, контролирующими флористическую дифференциацию, были климат, рельеф суши (особенно такие мощные складчатые пояса, как Урало-Монгольский в позднем палеозое или Альпийский, или Тихоокеанский в кайнозое) и крупные акватории, из которых в позднем палеозое и триасе главную роль играл Тетис, а начиная с середины мела — Атлантический океан. Пока невозможно дать интерпретацию каждой границы с указанием факторов, обусловивших ее появление и резкость. Границы высшего ранга, оконтуривавшие области безморозного климата с севера и юга, контролировались прежде всего астрономическим фактором — режимом инсоляции [641, 656]. Местные палеогеографические факторы оказывали на нее второстепенное влияние. Крупные и устойчивые перемещения границ такого ранга на зоне современной градусной сетки можно интерпретировать, скорее, как перемещение материков, чем самих границ, по поверхности геоида.

Карты палеофлористического районирования служат важным подспорьем палеогеографических, палеоклиматических и палеотектонических исследований, связь которых с палеофлористическим районированием обратная. При районировании учитывается общая палеогеографическая и палеоклиматическая ситуация, реконструированная по непалеоботаническим данным (см. ранее приведенный пример с выделением позднелурских провинций). Хотя палеоботанические наблюдения сыграли немалую роль в появлении и обосновании идеи перемещения материков, сами палеоботаники используют мобилистские реконструкции, выполненные по широкому комплексу геолого-геофизических данных [749, 1417, 2130 и др.]. Более подробно о значении палеофлористических (как и других палеонтологических) данных для реконструкции палеоклиматов, ландшафтных обстановок, тектонических событий и стратиграфических исследований см. в 5.1, 5.3, 8.1 и 8.4.

5.3. МЕТОДЫ ПАЛЕОГЕОБОТАНИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЙ

Многие принятые в ботанике понятия имеют эквиваленты в зоологии. Для обозначения этих парных понятий иногда употребляются терминологические элементы «фито» и «зоо» (фитохория и зоохория;

фитогеография и зоогеография). Но некоторые понятия специфичны для ботаники, например понятие растительность, являющееся основным для геоботаники или фитоценологии. Полного эквивалента этим дисциплинам в зоологии тоже нет. Может быть, поэтому понятие растительность иногда с трудом воспринимается биологами, получившими преимущественно зоологическую подготовку. При этом обычно смешивают понятия флора и растительность.

Чтобы довольно полно представить животное население территории, достаточно привести список таксонов, распределение в пространстве и частоту встречаемости каждого из них.

Дополнительно к этим сведениям указывать, какой облик имеет представитель того или иного таксона, обычно нет необходимости. Самое большее, что требуется еще сообщить, не являются ли особи, скажем, необычно крупными или, наоборот, мелкими, угнетенными. Остальное ясно из диагнозов таксонов. У растений дело обстоит иначе. Один и тот же вид может быть представлен совершенно разными модификациями, и для характеристики растительного покрова нередко важнее знать модификацию, чем точную видовую принадлежность растения. Например, если ограничиться словами, что доминантом растительного покрова (главным эдификатором) является сибирский кедр (*Pinus sibirica*), то нельзя понять, о чем идет речь — о лесе из высокоствольных деревьев или низком кедровом стланике. Помимо *P. sibirica* стланиковые заросли образуют и многие другие растения, известные также в виде обычных по облику деревьев. Некоторые виды родов *Ficus* и *Microsideros* в лесу растут, как лианы, а на открытых местах — как кустарники [520]. В зависимости от условий происходит смена так называемой жизненной формы.

Прекрасный анализ этого понятия и современные представления о жизненных формах дала Т. И. Серебрякова [947], есть много сводных работ по жизненным формам водорослей и грибов [143, 600, 819 и др.]. Понятие жизненной формы иногда употребляется и в зоологии [679], хотя имеет там несколько иной смысл, обозначая морфологический тип неродственных форм, заселяющих определенные местообитания. Сходные по биотопам и жизненным формам сообщества животных называют изобиоценозами или параллельными сообществами. Разнообразие жизненных форм растений свойственно таксонам всех рангов. Нередко в разных родах, семействах, порядках можно видеть полный параллелизм жизненных форм. Поэтому по жизненным формам можно устанавливать рефрены. Это дает возможность одним таксонам подменять другие в сообществах без ярко выраженных изменений в общем облике растительного покрова. Одинаковые с виду луга могут быть составлены самыми разными таксонами. Травянистая растительность обычно образована покрытосеменными, но в хр. Восточный Танну-Ола и в ряде мест МНР эдификатором травяного покрова стали селягинелли [276, 1120].

Иногда подбор жизненных форм явно связан с климатическими факторами. Например, в горных областях множество форм принимает облик подушек; для Средиземноморья характерны конвергентные формы жестколистных ксероморфных форм вечнозеленых кустарников [1968], образующих специфический тип растительности — чаппараль; некоторые растения мангровых зарослей, даже относящихся к разным семействам, настолько сходны друг с другом по общему габитусу и характеру листы, что часто без специальной подготовки их трудно отличить друг от друга, если они не цветут. В других случаях местный параллелизм жизненных форм не удается связать с конкретными экологическими факторами. Это явление иногда называют географическим параллелизмом [2479]. Например, в Новой Зеландии 50 видов, относящихся к 21 семейству, принадлежат к диварикатным кустарникам (длинные междоузлия, ветвление под прямым углом, мелколистность). Для юго-восточной части о. Мадагаскара характерны растения с высокой степенью ветвистости и растения с укороченными побегами [2378]. Связь географического параллелизма с экологическими факторами совершенно неясна. Его предполагалось объяснить неполовым переносом генетической информации, а именно вирусами [2479] и другими агентами [648]. Столь же загадочный параллелизм известен и у многих животных [74, 594, 648].

Итак, для представления о растительном покрове знание жизненных форм совершенно необходимо и не может быть заменено знанием таксономического состава растений, но с другой стороны, оно и не может его заменить. Таксономический же состав растений данной территории отвечает понятию флора. Не обязательно под флорой подразумеваются все растения всей территории. Можно ограничиться определенными крупными таксонами (флора покрытосеменных, флора мхов или бриофлора) или определенной частью ландшафта (водная флора, высокогорная флора).

Помимо набора жизненных форм, понятие растительности включает частоту встречаемости как таксонов, так и жизненных форм, типы образующихся сообществ и взаимосвязи между сообществами. Геоботаника (или фитоценология) изучает не только саму растительность, но и ее взаимоотношения с экологическими (климатическими, эдафическими) факторами, динамику растительного покрова. Историческая геоботаника (палеогеоботаника или палеофитоценология) изучает историю растительности. Самостоятельность палеогеоботаники относительна, поскольку при реконструкции растительности прошлого приходится постоянно обращаться к современному растительному покрову. Наоборот, многие особенности современной растительности не могут быть поняты без учета ее истории.

Обсуждая реконструкции растительности прошлого, можно оставить в стороне реконструкцию растительности, непосредственно предшествующей нынешней и реконструируемой без обращения к палеонтологическим данным, а судить о ней лишь путем экстраполяции в прошлое наблюдающихся сейчас тенденций

или путем исторического истолкования пространственной структуры растительности. Например, о сукцессии судят путем сравнения смежных участков, но этот путь чреват серьезными просчетами. Нас интересует реконструкция растительности достаточно далекого прошлого, когда приходится обращаться к палеоботаническим документам. Как и во всех исторических реконструкциях [654], будем считать идеалом не абсолютно полное знание об интересующем нас ископаемом объекте, а такую степень знания, которая возможна для еще существующего объекта (см. 1.4).

Для реконструкции растительности прошлого надо восстановить в статике и динамике следующее: 1) жизненные формы растений, 2) участие в растительном покрове разных таксонов и разных жизненных форм, 3) прижизненные сообщества растений, 4) взаимоотношения сообществ.

Общий смысл понятия жизненной формы уже изложен. Перечислить комплекс признаков, по которым устанавливаются жизненные формы, трудно. Обычно указывают признаки, имеющие прямое или косвенное отношение к общему облику растения. Это — форма кроны, наличие или отсутствие главной оси, размер осей, их ориентировка по отношению к субстрату, характер ветвления, пространственное распределение вегетативных и генеративных частей, динамика нарастания осей, положение почек возобновления, характер облиствления и др. [217, 946, 247]. Эти признаки устанавливаются по дефинитивным стадиям или по типу онтогенеза (например, различить истинную дихотомию оси от ложной можно, лишь проследив онтогенез оси). Для разграничения жизненных форм используются и анатомические признаки, такие, как количество вторичной древесины в осевых частях. Нетрудно видеть, что все это — обычные таксономические признаки. Можно сказать, что все признаки форм одновременно являются и таксономическими признаками (тем более, что набор жизненных форм входит в характеристику таксона), но обратное утверждение будет неверным. Например, в число признаков жизненной формы не войдут многие микроморфологические особенности и те из макроморфологических (эпиморфологических) особенностей, изменчивость которых мало сказывается на общем облике растения как компонента растительности.

Трудности реконструкции жизненных форм ископаемых растений очень велики и связаны не только с фрагментарностью материала, но и с отсутствием такой типологии жизненных форм современных растений, которая была бы вполне пригодна для типологических реконструкций. В геоботанике до сих пор идет оживленная дискуссия, что следует считать травой и что деревом. Как показано Л. Е. Гатцук [217] на примере понятия травянистое растение, в классификации жизненных форм до сих пор сказывается то обстоятельство, что первоначально на представления о жизненных формах большое влияние оказало лучшее знакомство с растениями умеренной зоны, когда необычные жизненные формы тропических растений представлялись как исключения из правил.

Хотя в геоботанике предложено множество классификаций жизненных форм (в классификации А. Гумбольдта их было 19, а в классификации А. Гризебаха — 54), жизненные формы выделялись по положению почек возобновления, по экологическим факторам и экологическим нишам, по продолжительности жизни и др. [520, 946, 947].

Палеоботаники обычно обходятся небольшим числом понятий, употребляемых без должного внимания к их содержанию и объему. Чаще всего, как правило, ограничиваются указанием, что данное растение было деревом, кустарником или имело травянистый облик, особо выделяются эпифиты и лианы, иногда говорят о пахикаульных или лептокаульных деревьях. Во многих случаях трудно понять, на каком основании ископаемому растению приписывается некоторая жизненная форма. Например, в «Основах палеонтологии» [788, с. 436] написано о плауновидном *Sublepidodendron*, известном лишь по обломкам осей и фрагментам коры: «Преимущественно небольшие деревья, частью, вероятно, кустарники». Есть ли смысл в понятии кустарник в приложении к плауновидным, неясно.

Невозможно отобрать такую из имеющихся классификаций жизненных форм, которая была бы наиболее пригодна для ископаемых растений. Вероятно, палеоботаника нуждается в собственной классификации жизненных форм в силу как специфики некоторых ископаемых растений, так и дефектности ископаемого материала. Рассмотрим некоторые показательные примеры. Мы не будем останавливаться на методах реконструкции общего облика растений, о них см. 1.4. Нас будет интересоват соотношение таксонов и отвечающих им жизненных форм у вымерших растений. В целом, при обращении к палеоботаническому материалу получается, что в прошлом во многих таксонах были жизненные формы, несвойственные современным представителям. Классическими примерами можно считать обнаружение древовидных членистоствельных (каламостяхиевых) и плауновидных (лепидокарповых) позднего палеозоя. Древовидный облик этих растений был установлен еще в прошлом веке. Хотя реконструкции были получены лишь для единичных представителей, сложилось представление, что древовидные формы характеризовали таксоны в целом (рис. 5). В действительности же и каламостяхиевым, и лепидокарповым были свойственны существенно разные жизненные формы. Среди лепидокарповых есть вид *Lepidodendron serratum*, у которого стебли тонкие, стела расположена асимметрично, а листовые следы сосредоточены на одной стороне. По-видимому, это было не древовидное растение, а лиана. О травянистости каламостяхиевых Ангаридамы можно заключить из того, что в захоронениях с облистненными побегами и стробилами никогда не встречаются крупные стволы, а фитолейма на стеблях тонкая, что трудно ожидать у растений с мощной вторичной древесиной. Среди кордаитантовых помимо высокоствольных деревьев, вероятно, были низкорослые формы с ходульными корнями, обитатели мангр

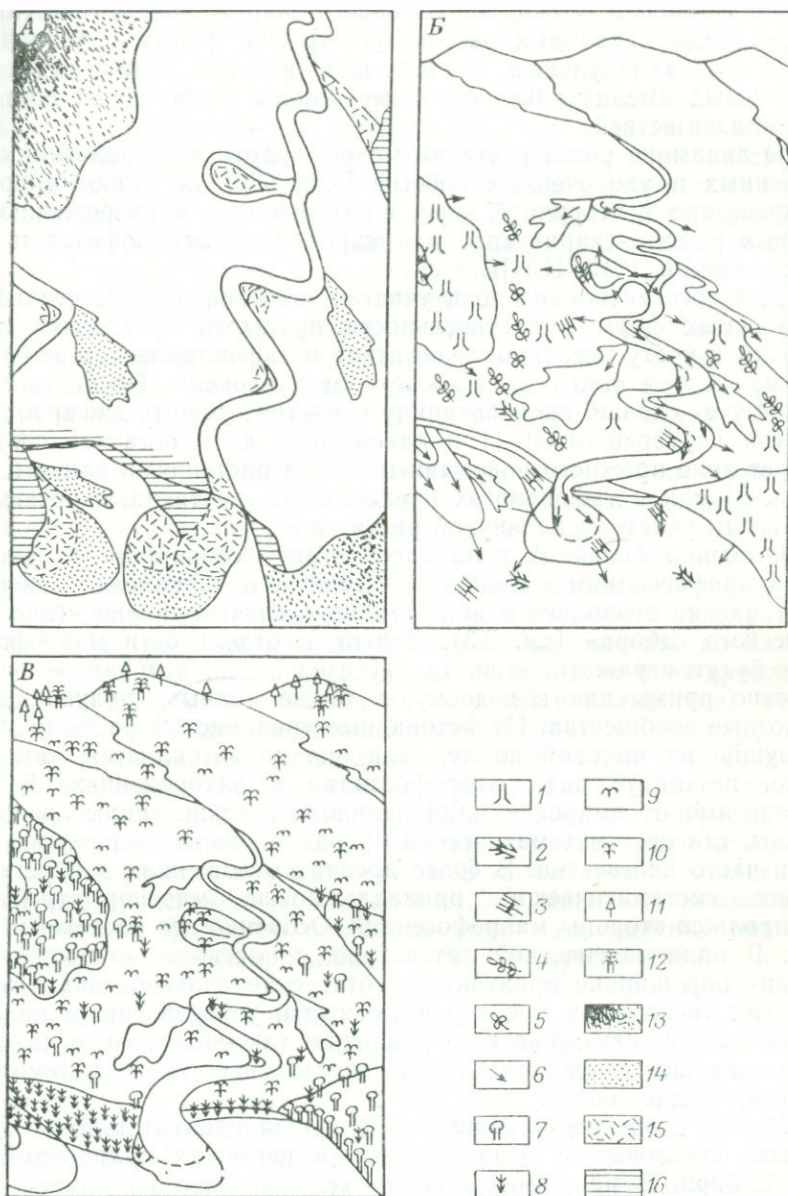


Рис. 5. Реконструирование растительных сообществ (на примере среднего карбона Западной Европы). По А. Скотту.

А — реконструкция обстановок осадконакопления; Б — распределение ископаемых остатков растений; В — первичные сообщества растений; 1, 7 — плауновидные; 2 — облиственные побеги плауновидных; 3 — каламиты; 4 — птеридоспермы; 5, 9 — папоротники; 6 — возможные источники поступления остатков; 8 — каламиты; 10 — птеридоспермы; 11 — хвойные; 12 — кордаиты; 13 — «болота»; 14 — алевроиты; 15 — пески; 16 — «тростниковые» болота

[1464]. Не менее неожиданным было обнаружение лептокаульных форм среди цикадовых мезозоя [1494]. Эти формы в отличие от обычных пахикаульных (с толстыми неветвящимися стволами) цикадовых имели тонкие стройные стволы с кроной из повторно делящихся ветвей.

О динамике роста растений можно судить по чередованию удлиненных и укороченных побегов [520, 636], по слоям прироста в древесине и вторичной коре, по сближению и разрежению листовых рубцов (характерно для карбоновых лепидофитов и других растений [1912, 1951]).

Для восстановления доли участия таксонов и свойственных им жизненных форм в растительности прошлого приходится обращаться к учету численности остатков и тафономическим наблюдениям, а затем опять же к косвенным аналогиям. После того как такой учет сделан, палеоботанику предстоит решить две проблемы, иногда неразрешимые: 1) в какой мере доля остатков соответствует доле прежнего покрытия площади растениями данного таксона, 2) как в тафоценозах представлены растения, относящиеся к разным участкам первичной растительности.

Особенно большую роль здесь играет сопоставление данных по макрофоссилиям с палинологическими материалами. Такое сопоставление позволяет в какой-то мере снять влияние «гипсометрического отбора» (см. 3.3). Взятые в отдельности макрофоссилии будут отражать лишь ту растительность, которая непосредственно примыкала к водоему, а также водные, полуводные и болотные сообщества. Нелистопадные травянистые растения, даже живущие на высокой пойме, если она не затопляется, как правило, не могут дать макрофоссилий в захоронениях. Взятые независимо от макрофоссилий палинологические данные неполноценны, так как систематическая принадлежность дисперсных мiosпор часто неизвестна. В более древних отложениях для установления систематической принадлежности мiosпор требуется контроль со стороны макрофоссилий. Особенно это касается палеозоя. В палинологической литературе, в частности отечественной, до сих пор широко практикуется отнесение палеозойских и мезозойских дисперсных мiosпор к таксонам, установленным по макрофоссилиям, или даже к современным таксонам только на основании внешнего сходства с мiosпорами известной систематической принадлежности.

Можно встретить указания на большой процент пыльцы гинкговых, цикадовых и беннеттитовых в пермских палинокомплексах Сибири. В макрофоссилиях из тех же слоев эти группы растений не представлены и поэтому считается, что названные выше голосеменные составляли растительность склонов и возвышенностей. В верхней перми Печорского бассейна отмечали большое количество пыльцы *Ullmannia* и *Lebachia*, хотя опять же побегов ни тех, ни других не находили несмотря на то, что комплексы макрофоссилий были богатыми и разнообразными. Этими хвойными «населяли» склоны и возвышенности.

Более детальное исследование ситуации и, в частности, изучение спор из спорангиев и микропиле семезачатков, сопоставление доминантов в комплексах миоспор и макрофоссилий [665, 1914] показали ошибочность всех этих заключений. Оказалось, что пыльца, сближавшаяся с гинкговыми, беннеттитовыми и цикадовыми, принадлежит растениям с листвой *Rufflora* и микростробилам *Cladostrobus*. Пыльца, прямо отнесенная к *Ullmannia* и *Lebachia* принадлежит (хотя бы частично) к птеридоспермам семейства *Cardiolipteraceae*. Противоречия между палинологическими комплексами и составом макрофоссилий исчезли. Их доминанты оказались одними и теми же, что позволяет считать представленные в них растения доминантами одной и той же растительности, но пока не ясно, какой, поскольку жизненные формы растений неизвестны. Аналогичные примеры по соотношению свидетельств миоспор и макрофоссилий можно привести и для мезозоя [154, 515].

Еще более трудной задачей является восстановление структуры сообществ, особенно палеозойских и мезозойских. Легче других можно представить себе монодоминантные сообщества маршевой, болотной или рипарийной (приуроченной к берегам водотоков) растительности (рис. 6). Кажутся правдоподобными реконструкции сообществ карбоновой болотной растительности, когда привлекаются данные одновременно по угольным почкам, по макрофоссилиям из подошвы и кровли угольного пласта и из пропластков лустой породы, по миоспорам из углей и вмещающих пород [2085, 2252]. Но и здесь можно говорить лишь об основных древесных эдификаторах, некоторых лианах и эпифитах, но не о сколь-нибудь достоверной синузальной структуре. Например, до сих пор непонятно, какое место в структуре еврамерийской растительности карбона занимали многочисленные папоротники и сфенофиллы, большинство птеридоспермов. В литературе сложились канонические представления на этот счет, исходящие из реконструкций единичных форм, но основания этих представлений никогда как следует не анализировались. Часто эти представления не выдерживают первой же внимательной проверки. Например, долго считалось что птеридоспермы с листвой *Sphenopteris hoeninghausii* и стеблями *Liginopteris* были лазающими. Но известны местонахождения, где встречены только эти растения и не найдено никаких других, за которые они могли цепляться [1273]. Нередко палеоботаники опираются на характерные экологические признаки некоторых форм, подыскивают современный тип растительности, в котором распространены те же признаки, и используют полученную таким образом модель для реконструкции. Например, большое значение придается таким признакам растений, как резко выраженная гетерофиллия. По аналогии с водным лютиком или разными видами череды эти растения помещаются в воду, хотя гетерофиллия, причем очень резко выраженная, свойственна не только водным растениям, но и многим эпифитным папоротникам. Для отнесения растений, а с ними и всего сообщества к водно-

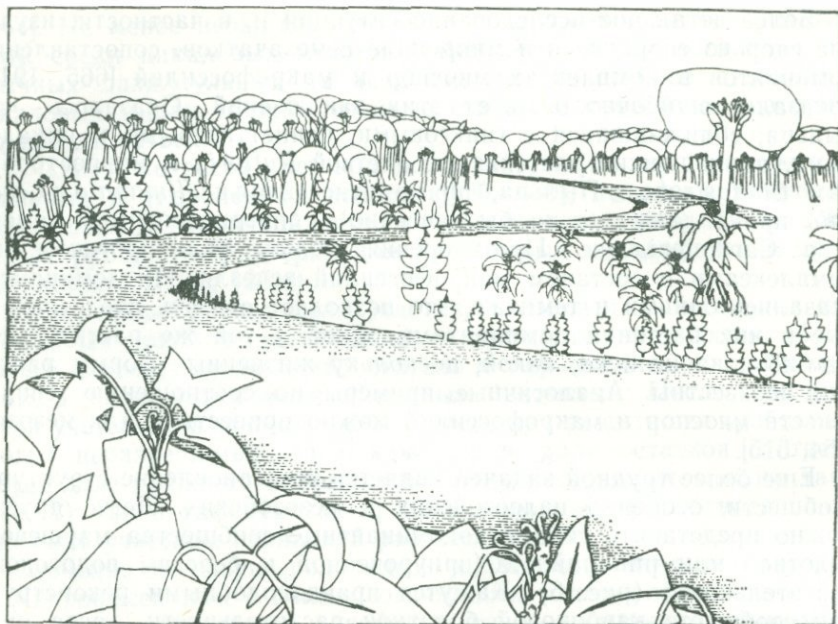


Рис. 6. Реконструкция растительности речной долины (на примере среднего карбона Западной Европы). По А. Скотту.

На заднем плане заболоченный лес с доминирующими плауновидными, на переднем плане — птеридоспермы, у кромки воды — каламитовые

болотному типу, часто используется наличие полостей и аэренхимных тяжей в стеблях и листьях. Однако у современного банана, плохо переносящего избыточное увлажнение, имеются полости в корнях и воздушные каналы в листьях [1285]. Палеоботанику трудно, а то и нельзя учесть возможность широкой экологической амплитуды одного растения и далеко не прямую связь морфолого-анатомических признаков с определенными экологическими факторами. Есть растения вроде *Phragmites communis* L., который сейчас растет на пяти континентах — от Белого моря до дельты Ганга и болот в Уганде — и в зависимости от климатической зоны бывает летне-, зимне- и вечнозеленым. Никто не смог бы, основываясь на одних лишь морфолого-анатомических признаках, предсказать, что именно этот вид, а не какой-нибудь другой, будет столь безразличен к климатам и соседям по сообществу. Известны и другие виды с широкой экологической амплитудой, но весьма стабильными морфологическими, физиологическими, цитологическими и биохимическими свойствами [2206].

Более частные соображения, на которые опираются реконструкции отдельных черт растительности, приведенные в соответствующих разделах сводки В. А. Красилова [520] по палеоэкологии растений, здесь опущены. В этой работе В. А. Красилова можно найти и соответствующие примеры. В целом следует сказать, что восстановить растительность с детальностью, позволяющей включить

ее в современную классификацию, невозможно. Чаще всего палеоботаник идет на это не потому, что ему удалось восстановить все черты, свойственные данному типу современной растительности, а лишь из-за того, что этот тип служит ему моделью.

Неслучайно поэтому в палеоботанической литературе почти нет сведений о «вымерших» типах растительности, хотя таковые вполне можно ожидать ввиду специфики как растений прошлого, так и комбинаций физико-географических условий. В качестве примера «вымершего» типа растительности можно привести данные из нижнего карбона Ангарида. Основными компонентами в комплексах макрофоссилий здесь являются лепидофиты, большей частью с неветвящимися стволами, и папоротниковидные (прапапоротники или птеридоспермы) типа *Cardiopteridium*—*Angaropteridium*. Часто в захоронениях встречаются только лепидофиты. Лепидофитовые же микроспоры преобладают в миоспоровых комплексах. Такие ассоциации проходят далеко на север, в те места, где, согласно палеомагнитным реконструкциям, должен был находиться полюс. Здесь, в высоких широтах, должно было проявляться нынешнее чередование полярного дня и полярной ночи. Но особенность раннего карбона состояла в том, что световой режим сочетался с безморозным климатом. В Северо-Восточной Сибири в турнейском ярусе известны эвапоритовые породы, т. е. можно предполагать аридный климат. Трудно представить себе лепидофитовую растительность этих мест: щетка из прямых, как палки, неветвящихся стволов разного размера по берегам водоемов, на несколько месяцев в году погружавшаяся в полярную ночь. Мы не знаем сейчас ничего похожего (рис. 7).

Не исключено, что в те эпохи, когда климат всей Земли был безморозным, существовали и иные «вымершие» типы растительности, особенно в высоких широтах. Кроме того, мы плохо представляем себе способность иных групп помимо покрытосеменных образовывать сложные синузильные структуры. Существоует мнение, что голосеменные не образуют, в отличие от покрытосеменных, сложных многоярусных сообществ [1042, с. 53]. Сейчас это действительно так, хотя среди голосеменных и в настоящее время есть разнообразные жизненные формы. Вполне вероятно, что в прошлом голосеменные демонстрировали гораздо более широкий спектр жизненных форм. В местах, где они доминировали, они вполне могли образовывать совместно с другими растениями не менее сложные сообщества, чем нынешние покрытосеменные [1764]. В. А. Красилов [520] считает, что по разнообразию жизненных форм покрытосеменные контрастируют лишь с хвойными. Не приходится забывать и о разнообразии жизненных форм у споровых растений.

Трудности реконструкции растительности прошлого и особенно возможность былого существования типов растительности, неизвестных в нынешних ландшафтах, заставляют палеоботаников прибегать к выделению очень обобщенных типов растительности, различающихся прежде всего по предполагаемой влажности био-

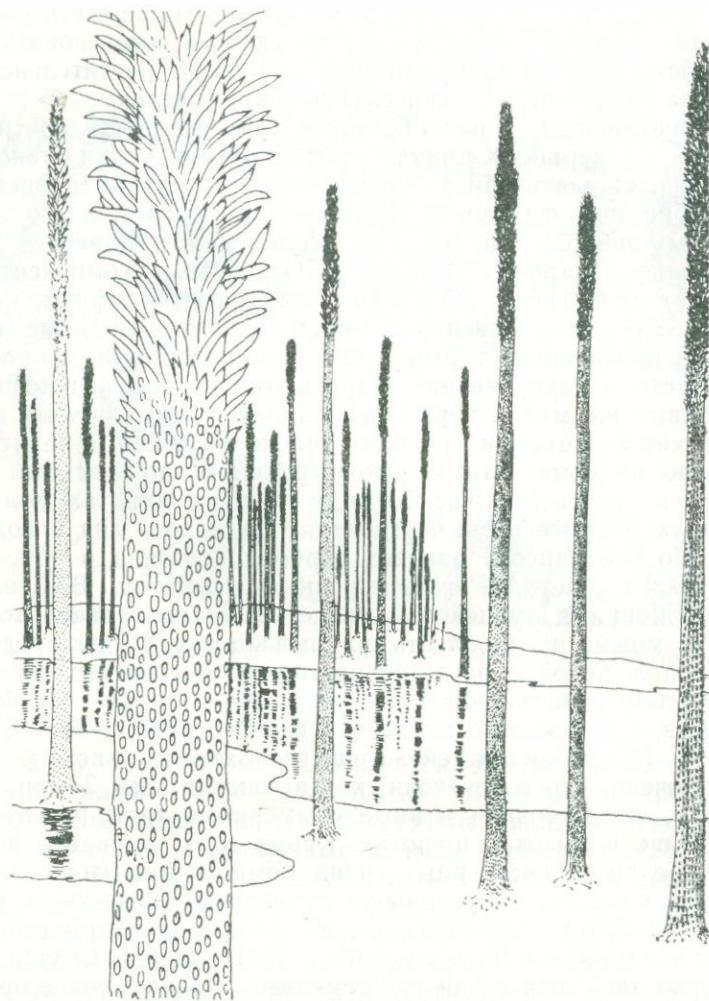


Рис. 7. Реконструкция раннекаменноугольного ландшафта Сиби

топа. Таковы, например, типы растительности (гигроф др.), выделяемые О. П. Фисуненко [1108], А. К. Щеголе В. Гавленой [1712], М. В. Ощурковой [791] и другими никами в пределах Евразийской области и Казахстана винции. Столь же обобщенными являются типы растафоценозы которых связаны (антракофильные) или н (антракофобные) с угольными пластами. Эти типы пере были установлены для палеозоя [643], а затем и для мез

Остановимся теперь на значении реконструкций расти прошлого. Они представляют собой самостоятельны так как вскрывают одну из существенных сторон эволюнического мира. Без представлений о растительности, п

гипотетических, невозможно осмысленно воспринимать органический мир континентов, обсуждать вопросы эволюции его в целом и отдельными компонентами. Даже гипотетические представления о характере растительности важны для обсуждения вопросов регионального и глобального литогенеза, реконструкции ландшафтов, обсуждения генезиса каустобиолитов и решения других вопросов. Как уже отмечалось (см. 5.2), реконструкции растительности неотделимы от флористических исследований, а следовательно, от фитогеографии и фитостратиграфии.

На значении палеогеоботанических наблюдений для стратиграфии остановимся отдельно. Первоначально для стратиграфии использовался главным образом списочный состав ископаемых растений. Правда, и тогда учитывалась частота встречаемости отдельных форм, т. е. геоботанический, а не флористический параметр (рис. 8). Еще в прошлом веке была замечена выдержанность некоторых ассоциаций в разных местонахождениях и их смена рассматривалась как смена типов растительности. Это служило основанием для выделения стратиграфических подразделений (например, в стефане Западной Европы). В течение первых 30 лет нашего века стал распространяться палинологический метод для разработки климатостратиграфии антропогена. Для более древних отложений климатическая интерпретация смены фитостра-

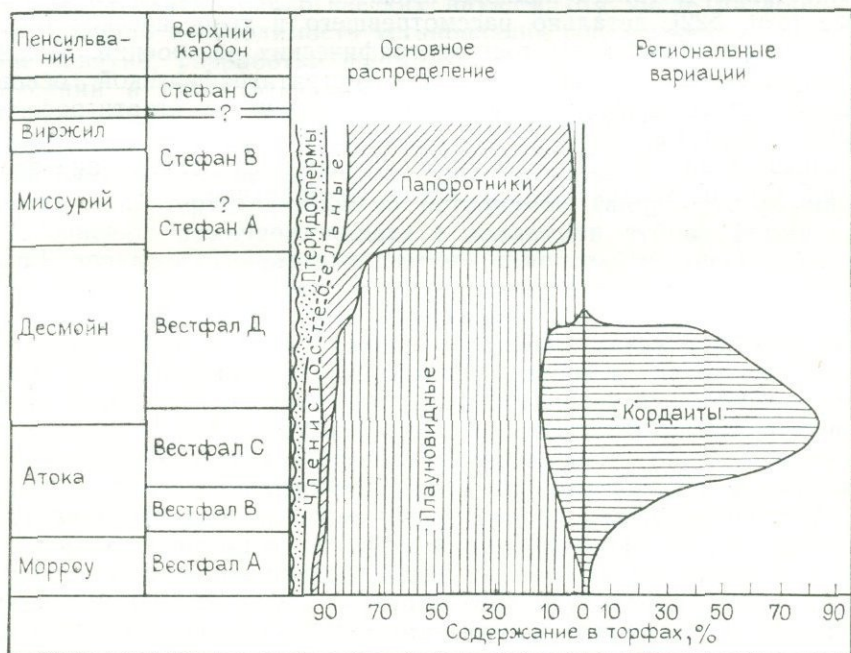


Рис. 8. Изменение процентного состава растительных остатков в окаменелом торфе на рубеже среднего и позднего карбона в Евразийской палеофлористической области. По Т. Л. Филинсу.

тиграфических комплексов до сих пор используется довольно редко, хотя интерес к климатостратиграфии дочетвертичных отложений возрастает. Некоторые флористические смены, одновременно отражающие и коренные изменения растительности, возможно, служат показателем глобальных климатических перестроек. Так, на границе намюра А и В Западной Европы еще в прошлом веке было отмечено крупное изменение в составе комплексов растений. Примерно тогда же произошла радикальная смена комплексов в пределах Ангарида, а может быть, и Гондваны. Вполне вероятно, что эта палеоботаническая граница соответствует крупнейшему похолоданию, охватившему всю Землю и приведшему к исчезновению безморозного климата в высоких широтах [640]. Такой же глобальный характер, возможно, имело и похолодание, предполагающееся на границе мела и палеогена и отмеченное в перестройке растительных группировок в разных частях Земли.

Реконструкция последовательных смен растительности (палеосукцессий) позволяет выявить серию последовательных похолоданий и потеплений, нередко подтверждаемых изотопными палеотемпературными измерениями, и использовать эти данные для расчленения и корреляции толщ даже в тех случаях, когда только по списочному составу ископаемых растений этого сделать не удастся. Примеры такого подхода имеются в работах В. А. Красиловой [520, 522], детально рассмотревшего и теоретические предпосылки подобных климатостратиграфических построений. Можно надеяться, что именно на климатостратиграфической основе удастся снять противоречия между различными стратиграфическими методами, более точно сопоставить морские и континентальные отложения. Палеогеоботанические исследования при этом приобретут первостепенное практическое значение.

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И МАТЕМАТИКА

6.1. ФОРМАЛИЗАЦИЯ, МАТЕМАТИЗАЦИЯ И ПРИМЕНЕНИЕ ЭВМ В ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Развитие математических и математико-логических методов в палеонтологии теснейшим образом связано с историей использования аналогичных методов биологией, геологией и другими областями естествознания. Рассматривая эту историю в целом, можно подразделить ее на три больших этапа [773].

Первый этап охватывает время с начала прошлого столетия до начала девяностых годов. Его можно назвать этапом стихийного развития логических методов. Математика в традиционном понимании этого термина в ту пору еще не вошла в практику палеонтологических и стратиграфических исследований. Однако быстрое развитие биологических наук, в том числе палеобиологии, вызвало необходимость установления соглашений о содержании понятий, разработки формальных языков, унификации схем описаний и стандартизации форм представления результатов. В этот период создаются системы таксономических признаков, предлагаются диагностические ключи, формы табличного представления данных и различные способы кодирования морфологических характеристик древних организмов (например, формальные описания замочного аппарата моллюсков, зубные формулы и т. п.), вводятся стандартные системы измерений и отношений морфологических параметров. В этом плане исследователями XIX в. сделано очень многое, причем немалое число рекомендаций полностью сохраняет свое значение и сейчас, когда палеонтология вновь требует повышения строгости методов исследования.

Началом второго этапа можно условно считать 1894 г., когда в Лондоне в философских трудах Королевского общества вышел сборник работ Карла Пирсона под названием «Вопросы математической теории эволюции». В этих работах, во многом основанных на палеонтологическом материале, рассматривается ряд математических методов, которые могут и сегодня представить интерес для палеобиометрии. Вслед за тем на протяжении более 30 лет К. Пирсон и его последователи опубликовали ряд статей по вопросам применения математической статистики к изучению объектов органического мира. Именно в это время было предложено, например, использование в палеонтологии анализа значений средних, коэффициента вариации, критерия Стьюдента и др. Существенной вехой на пути внедрения статистико-биометриче-

ских методов явился выход в свет в 1939 г. первого издания учебника Дж. Г. Симпсона и А. Роя «Количественная зоология», после которого количество и качество работ с использованием математики значительно возросло.

Одновременно с прогрессом вычислительных методов данный этап характеризуется новыми успехами в развитии формально-логического подхода. Уже в 1900 г. научный мир принял учение о наследственности, дорогу которому проложили представленные еще в середине прошлого века гениально простые математические доказательства Г. Менделя. Продолжаются работы по кодированию и формализации понятий. В их числе можно назвать, например, проведенные в начале века исследования С. Бакмена, предложившего для аммоноидей непозиционный аббревиатурный код, передающий форму оборотов, различные типы умбо, характер скульптурных образований и т. п.; буквенный код Б. К. Лихарева для обозначения морфологических признаков брахиопод [838]; создание различных синоптических таблиц.

Обработка формализованного исходного материала позволила значительно пересмотреть сущность явлений эволюции. И неслучайно, что почти одновременно с учебником по биометрии (в 1940 г.) появляется «Новая систематика» Дж. Гексли.

В конце 40-х годов во всех областях естествознания вновь начинают сравнительно широко применяться статистические методы. И палеонтология, стоящая на стыке наук об органическом и неорганическом мире, испытывает ощутимое влияние данного процесса. В это время все отчетливее проявляется, что вероятностно-статистические методы способствуют главным образом прогрессу в изучении видов и внутривидовых категорий и не находят эффективного применения при изучении высших таксонов. Это можно объяснить непригодностью классического аппарата статистики для исследования высших таксономических категорий, что в свою очередь вызвало необходимость поиска новых методов, в частности более широкого применения логического анализа. Круг вопросов, связанных с привлечением формально-логических методов, был в общей форме рассмотрен в эти годы И. И. Шмальгаузенем и Б. Рейшем, а несколько позднее, в 1953 г.— Дж. Г. Симпсоном.

На грани 40-х и 50-х годов начинается новый этап внедрения математики в естественнонаучные дисциплины, в том числе и в палеонтологию, связанный со вступлением в строй быстродействующей электронно-вычислительной техники.

В настоящее время очевидно, что постоянная интенсификация геологических работ требует оперативного решения ряда вопросов, которое не может быть осуществлено без применения в палеонтологических исследованиях комплекса точных и строго формализованных, в частности математических методов. Непрерывный рост объема палеонтологической информации приводит к тому, что без помощи математических методов невозможна оперативная диагностика массовых органических остатков, затруднена реконструкция палеоклиматических обстановок (особенно в ме-

таморфизованных толщах), сложна корреляция осадочных образований, чрезвычайно затруднительно достижение соглашений о единообразном понимании объема таксонов и т. д. В связи с этим математические методы с каждым годом все шире проникают в теорию и практику палеонтологии.

Можно назвать три основные задачи, решению которых призвана содействовать математизация палеонтологии:

1) сведение к минимуму субъективного элемента в работе палеонтолога;

2) минимизация влияния объективной случайности (неполноты материала, неполной сохранности и т. п.) на характер и повышение надежности палеонтологических выводов и заключений;

3) сокращение затрат времени на определительскую работу.

Решение этих задач осуществляется различными путями. Выделяются четыре главнейших взаимосвязанных направления, по которым в настоящее время происходит математизация палеонтологии и биостратиграфии [774].

Первое из этих направлений включает изучение главным образом количественных признаков древних организмов. Применяемые здесь методы предусматривают использование математического аппарата при обработке числовых результатов наблюдений. Сюда относится прежде всего биометрия, основанная главным образом на теории вероятностей и математической статистике. В нашей стране работы этого плана были начаты в 1914 г. исследованием Д. В. Наливкина [726] и в последние годы находят большое применение в палеонтологии.

Использование биометрических методов способствует получению четкой цифровой характеристики видовых признаков, установлению закономерностей изменчивости морфологических параметров, позволяет выяснить наличие и оценить корреляционные связи между признаками, осуществить выявление характеристик, имеющих таксономическое значение для систематических категорий различного ранга.

Математико-статистические количественные методы особенно эффективны при изучении массового материала (микрофауны, миоспор и т. п.). Установление пределов индивидуальной, экологической и географической изменчивости древних организмов, а также изменчивости, обусловленной половым диморфизмом, цикловым полиморфизмом и стадийностью развития, позволяет перейти к обоснованию закономерностей распространения таксонов во времени и пространстве. Решение этого круга вопросов предоставляет возможность использования результатов математической обработки палеонтологического материала в биостратиграфических целях — при выявлении экологических ассоциаций и их связей со средой обитания, а также при палеогеографических реконструкциях, расчленении разрезов и стратиграфической корреляции палеонтологически охарактеризованных отложений.

Применение биометрических методов в большинстве случаев требует знания генетической связи между признаками, и для

представительного и надежного использования этих методов в палеонтологии необходим биологический анализ палеонтологического материала.

Современная палеонтология включила в свой актив практически весь аппарат математической статистики [693, 822, 880]. Имеющийся положительный опыт внедрения этого класса методов свидетельствует, что использование алгоритмов и программ решения типовых задач во много раз ускоряет процедуру выявления эмпирических закономерностей, обеспечивает комплексный анализ значительного объема данных. Это позволяет извлекать больше полезной информации.

Наряду с классическим аппаратом математической статистики (дисперсионный, корреляционный и регрессионный анализ, теория функций распределения и т. д.) в последние годы все шире применяется совокупность эвристических методов, позволяющих, в частности, использовать достижения математической логики. Первое место среди них занимают алгоритмы, основанные на разработках в области теории распознавания образов. Их использование может дать полезные результаты при решении таких повседневных задач палеонтолога-практика, как диагностика и классификация палеонтологических объектов, в том числе при условии их неполной сохранности.

В некоторой мере самостоятельное положение среди количественных методов занимают методы аналитической геометрии, продуктивно используемые при изучении морфологических признаков древних организмов — аммоноидей, брахиопод, остракод и других [2123], а также методы проективной геометрии, применяющиеся при контроле корреляции осадочных толщ [776].

Второе направление, в плане которого совершается внедрение математики в палеонтологию и биостратиграфию, заключается в исследовании преимущественно качественных характеристик изучаемых объектов.

Исследование качественных соотношений между признаками, установление логических связей и определение систематического значения неколичественных понятий лежит, как известно, в основе классического сравнительно-описательного метода палеонтологии. Однако с учетом того обильного материала, который накоплен к настоящему времени во всех областях палеонтологической науки, необходимо по-новому взглянуть на характер качественных особенностей палеонтологических объектов, осуществить формализацию существующих понятий и перевод их на язык, исключающий возможность субъективной трактовки содержания.

Подобная работа приобретает огромное значение еще и потому, что она должна обеспечить унификацию палеонтологической терминологии и стандартизацию труда палеонтолога по определению и описанию органических остатков, что, в свою очередь, является естественным и необходимым шагом к автоматизированной обработке палеонтологического материала. Эта задача составляется из нескольких частных заданий:

- а) унификации и упорядочения морфологической терминологии;
- б) унификации схем описания различных групп организмов;
- в) разработки и внедрения в практику систем кодовых обозначений морфологических признаков, включая использование специализированных символов, формул и т. п.

Один аспект этой работы предполагает создание формализованных описаний и определителей для различных групп животных и растений и создание систем кодирования признаков, обеспечивающих возможность обработки материалов на электронно-вычислительных машинах, а также с помощью средств малой и средней механизации документального поиска [1132].

Другой аспект охватывает систематическую обработку формализованного материала. Он включает в себя также разработку основ общей теории кодирования систематических признаков и теории классификации с широким использованием символической логики, методов формально-логического и информационного анализа, прикладной кибернетики. В результате будет возможно корректное выявление иерархического соподчинения таксонов, построение и контроль филогенетических гипотез, а также максимальная объективизация результатов классификации и диагностики [4, 772].

Многочисленные используемые в палеонтологии системы кодирования можно подразделить на две группы — позиционные и непозиционные.

В непозиционных системах кодирования каждый признак обозначается самостоятельным знаком. Количество знаков практически неограничено и зависит лишь от числа признаков, рассматриваемых в данной системе. В позиционных системах имеет значение не только форма знака, но и его место (позиция) в кодовой записи. Типы кодирования могут быть различными и представлять собой переходные формы от непозиционного к позиционному.

Первые системы кодирования, примененные в биологии, были построены на непозиционном принципе. Одна из таких систем, использовавшая обозначение доминантных признаков прописными, а рецессивных — строчными буквами латинского алфавита, была предложена Г. Менделем [672]. Из работ палеонтологического направления можно назвать диагностическую схему Б. К. Лихарева [1883], предложившего для брахиопод подсемейства *Orthotetinae* буквенные обозначения признаков, причем понятия «примитивность», «кратность», «отсутствие» передавались строчными буквами, а «усложненность», «протяженность», «наличие» — прописными. На непозиционном принципе основывалось также кодирование некоторых морфологических элементов раковины аммоидей и обозначения элементов крыла насекомых.

Переходный к позиционному тип кодирования издавна использовался в различных формулах зубного аппарата двустворчатых моллюсков и при описании зубного аппарата млекопитающих.

Непозиционные системы кодирования представляют удобство при работе с ограниченным числом признаков, а также в тех случаях, когда должна быть выполнена обработка числа объектов. Эмпирически устанавливается, что оптимальное число признаков, оправдывающее применение непозиционных систем, не должно превышать пяти—семи при количестве объектов менее 100.

В случае большого количества признаков и наличия массового материала расширение объема кодового алфавита и увеличение объема кодовых слоев вызывает существенные трудности в работе палеонтолога. Кроме того, непозиционные системы неудобны для представления информации в виде, пригодном для обработки как средствами малой механизации, так и на ЭВМ и требуют предварительного перекодирования в позиционном коде.

Позиционные системы предопределяют ограниченный объем кодового алфавита и обеспечивают пригодность кодированной информации для машинной обработки. С этой точки зрения они имеют явное преимущество перед непозиционными системами. При малом числе признаков (и визуальной обработке данных) обнаруживается меньшая наглядность записанной в позиционном коде характеристики объектов. Однако при сравнительном анализе массового материала число ошибок исследователя существенно уменьшается в случае работы с позиционными кодами. Кроме того, при увеличении объема кодовых слов, вызванном возрастанием количества исследуемых признаков, имеется возможность сделать кодовое описание более компактным за счет введения групповых признаков. Последние представляют собой комплекс элементарных характеристик, рассматриваемых совместно в качестве одного признака, и в этом отношении идентичны «искусственным» признакам К. Линнея [1885].

Таким образом, если принять, что основными требованиями к палеонтологическим кодам являются обеспечение максимальной надежности в работе специалиста-палеонтолога, максимальная емкость кода, компактность описания и пригодность кодовой записи палеонтологических данных для последующей информационно-логической и статистической обработки, можно признать, что более удобны позиционные системы.

В качестве знаков кодового алфавита могут использоваться различные типы символов. В соответствии с этим различаются цифровое, буквенное, геометрическое и цветное кодирование [1123].

Цифровое кодирование оптимально при решении задач опознавания, счета, сравнения и контроля данных, что определяет предпочтительность использования этих кодов при кодировании морфологических признаков древних организмов. Следующее место по эффективности при опознавании занимают буквенные коды. Цветовое кодирование наиболее эффективно при определении местонахождения объекта на плоскости. По-видимому, целесообразно более широко использовать его для изображения ареа-

лов на палеобиографических картах в сочетании с применяемыми в настоящее время буквенно-цифровыми индексами [1213]. Геометрический код был успешно использован в палеонтологии Г. Потонье [2099] при создании системы диагностики спор и пыльцы в рамках формальной классификации, однако он затрудняет ввод информации в ЭВМ.

Цветовое кодирование (моно- и полихроматическое) употребляется в палеонтологической литературе весьма ограниченно. Полихроматические коды используются исключительно в картографических работах (палеобиогеография), монохроматические коды (черные знаки на белом фоне или наоборот) обычно применяются в дополнение к геометрическому или пространственному кодированию.

Использование смешанных кодов, состоящих из комбинаций символов различных типов, неизбежно вызывает возрастание числа ошибок при декодировании [492] и также затрудняет подготовку информации к машинной обработке. Применение таких методов допустимо лишь при малом числе признаков и небольшом количестве исследуемых объектов.

Решение задач диагностики палеонтологических объектов предполагает использование различных специализированных ключей, представляющих собой совокупность упорядоченных признаков и набор правил, предписывающих определенную последовательность выполнения логических операций. Иногда «ключами» называются и сами определители.

Различаются три основных типа ключей: монотомические (линейные), дихотомические и политомические.

Монотомические — наиболее примитивные — ключи строятся на принципе простого перечисления. Линейная диагностическая схема обычно представляет собой перечень признаков, характерных для каждого из таксонов рассматриваемой группы организмов. Наибольшую популярность у практиков находят линейные ключи, предназначенные для диагностики видов и внутривидовых категорий. При этом во главу угла обычно ставятся специфические, т. е. характерные для того или иного таксона признаки. Существенным преимуществом монотомических ключей является их простота. Группы признаков (и таксоны соответственно) могут располагаться в ключе в любой последовательности (таксономической, возрастной, алфавитной и др.). Это позволяет неограниченно расширять объем определителя по мере включения в него новых таксонов. Недостаток линейных ключей — их чрезвычайная громоздкость. Для достоверной диагностики необходим просмотр всего текста определителя, что обуславливает малую оперативность работы с ключами подобного типа.

Большинство диагностических алгоритмов (и палеонтологических определителей) строятся в настоящее время по дихотомическому принципу. Дихотомический ключ представляет собой широко известный прием установления характеристики исследуемого объекта по парам взаимоисключающих характеристик,

сгруппированных по признаку их альтернативности (тезы и анти-тезы). Дихотомические ключи удобны при наличии небольшого количества диагностических признаков и для определения групп объектов, объем которых постоянно остается стабильным. При этом обязательным условием является полная сохранность исследуемого материала. Очевидно, что в работе палеонтолога все эти требования могут быть выполнены крайне редко. Обилие признаков создает весьма сложное сплетение тез и антитез, громоздкость которого возрастает по мере накопления сведений о видах, включаемых в определитель. Ошибки, нередко возникающие в результате недостаточной формализации признаков, при дихотомическом методе определения складываются и усиливают искажение конечного результата.

С практической точки зрения наибольшее удобство для диагностики ископаемого материала может представлять ключ, решающий фиксировать реально наблюдаемые признаки с учетом наиболее полного комплекса морфологических особенностей объектов таким образом, чтобы отсутствие одного или нескольких признаков (например, вследствие неполной сохранности материала) не нарушало хода определения. Известные перспективы в этом отношении открывает применение политомических ключей [44, 45].

Политомический ключ (термин введен в 1960 г. Б. Е. Балковским) предполагает отказ от традиционных тез и антитез и осуществление диагностики по совокупности комбинаций признаков. Использование политомических ключей при условии цифрового кодирования признаков разрешает унифицировать описание палеонтологического материала, обеспечивает возможность его математической обработки и позволяет применить в практике палеонтологических исследований стандартные типы носителей информации (бланки, перфокарты и т. п.), что, в свою очередь, создает предпосылки к использованию электронно-вычислительной техники. Политомические ключи упрощают процедуру сравнения таксонов, установления сходств и различий между ними, облегчают выявление синонимов и гомонимов. Преимущества политомических ключей (по сравнению с дихотомическими) — значительно меньшее число поисковых ходов, позволяющих установить таксономическую принадлежность исследуемого объекта; возможность расширения определителя без его перестройки (новые кодовые слова могут включаться в диагностическую таблицу в произвольном порядке); высокая надежность работы определителя (в том числе при отсутствии на изучаемом образце части признаков).

Проекты ключей с использованием принципа политомии известны в геологии и биологии, по крайней мере, с начала XX столетия (синоптические таблицы), однако основные элементы подобного ключа мы находим еще у К. Линнея и немецких ботаников прошлого века. В первых образцах ключей этого типа признаки представлялись в текстовой форме. Использование

цифрового кодирования признаков в сочетании с политомическим методом было предложено в 1947 г. Б. Е. Балковским и впоследствии развивалось в работах ряда исследователей. Большое значение сыграли работы биологов кишиневской школы [489, 490] и палеонтологов ВСЕГЕИ, посвященные конкретным приложениям метода.

Подготовительная работа к созданию политомического кода заключается в унификации и упорядочении морфологической терминологии. Каждое понятие, обозначаемое некоторым термином, должно быть формализовано, т. е. определено настолько четко, чтобы любой исследователь, пользующийся принимаемой схемой описания, мог понимать данный термин однозначно. Затем составляется полный перечень признаков, подлежащих кодированию. Объектами кодирования могут быть морфологические элементы, взаимоотношения между ними, их размеры, качественные характеристики и др. Можно включать в код также данные о синонимике, стратиграфической приуроченности вида, ареалах его распространения и экологии.

На следующем этапе строится позиционная шкала, вертикальные графы которой соответствуют признакам палеонтологических объектов. Горизонтальные графы (строки) предназначаются для записи кода и наименований таксонов. Расположение таксонов в горизонтальных рядах может быть произвольным. Удобно, например, располагать кодируемые объекты либо в систематической последовательности, либо в алфавитном порядке их латинских наименований.

Если политомическую таблицу предполагается в дальнейшем использовать в качестве определителя, то целесообразно расположить материал в порядке возрастания цифровых значений признаков таким образом, чтобы кодовые слова, будучи прочтены как многозначные числа, располагались в порядке возрастания их величин.

Полное совпадение кодового слова, характеризующего диагностируемый объект, с некоторой строкой таблицы однозначно указывает на принадлежность данного объекта к соответствующему таксону.

Обычно диагностика возможна и в тех случаях, когда на ископаемом материале некоторые признаки не сохранились. Нередко это осуществимо благодаря наличию у палеонтологических объектов специфических признаков, т. е. признаков, свойственных исключительно тому или иному таксону. При отсутствии специфических признаков представляется возможным выявить выборку, составленную из всех видов, охарактеризованных комплексом признаков, которые наблюдаются на данном диагностируемом объекте. Как показывает практика, объем этой выборки обычно мал и позволяет установить принадлежность данного объекта к одному из таксонов более высокого ранга, а иногда сокращает вероятное число таксономических подразделений, к которым может принадлежать этот объект, до нескольких единиц.

Цифровое кодирование может быть использовано для преобразования определителей, основанных на монотомическом принципе, в политомические таблицы, а также для представления текстовых описаний в формализованной компактной форме (свертка информации).

Создание полных кодовых описаний определенной группы палеонтологических объектов обычно сопряжено с необходимостью уточнения характеристик кодируемых таксонов. Решение этой задачи осуществимо путем логического сложения значений по каждому из столбцов (вертикальных граф) политомической таблицы. При этом в роли слагаемых выступают кодовые описания объектов предыдущего таксономического ранга (например, виды — для подродов и родов; подроды и секции — для родов; роды — для семейств и т. д.). Признаки отдельных особей древних организмов могут использоваться для суммарной характеристики видов. Полученная в результате этой операции логическая сумма признаков может рассматриваться в качестве уточненной характеристики таксона.

Третье направление математизации палеонтологии охватывает задачи, связанные с моделированием палеобиологических систем, реконструкцией процессов, имевших место в ходе онто- и филогенетического развития древних организмов, а также в процессе изменения среды их обитания.

При моделировании палеобиологических систем, тесно связанном с решением задач палеонтологической классификации, как правило, возникает необходимость оценки степени сходства исследуемых объектов по определенным заданным критериям или их совокупности. В качестве критериев подобной оценки могут использоваться различные меры морфологического сходства или различия («таксономические расстояния»), а также показатели интенсивности связей между объектами и их признаками.

Самостоятельную проблему составляет выбор классификационных порогов [769].

Для решения задач рассматриваемого класса обычно используются интерационные (многошаговые) классификационные алгоритмы, позволяющие устанавливать синонимию, состав и иерархию таксономического соподчинения исследуемой группы палеонтологических объектов, а также выявлять количество таксономических уровней, имеющих место в данной классификационной системе. Так, положительные результаты при обработке палеонтологического материала получены с помощью алгоритма «Таксон-2».

Палеобиологическое значение выделяемых таксономических единиц может быть установлено палеонтологом традиционным путем.

Широкие возможности применения математических методов открываются при проведении работ по ревизии таксономических группировок [2302]. В общем виде задача ревизии сводится к построению модели иерархической системы, минимизирующей влия-

ние субъективного подхода к материалу. В целом методика построения такой модели системы близка к общеклассификационной [318]. Однако в данном случае имеется ряд специфических особенностей, обусловленных значительной неоднородностью исходного материала, дающих о себе знать, в частности, в начальном этапе выявления связей, характерных для систематических единиц, состоящих из ряда таксонов более низкого ранга (например, получение обобщенной картины связей для вида на материале по исследованным популяциям; установление характеристик надвидовых категорий по результатам исследований вида и т. п.). В подобных случаях применение аппарата корреляции к обобщенным выборкам, составленным из представителей разных групп (популяций, подвидов и т. п.), может привести к заведомо неверным результатам [1080]. При этом для получения обобщенной характеристики связей, свойственных таксону, может быть использован метод поэлементного сравнения корреляционных матриц [770].

Итерационные алгоритмы в применении к объектам, охарактеризованным морфологическими признаками, предназначены, в общем, для построения классификаций генетического типа. Однако, в силу многократного учета свойств, определяемых уровнями сходства различных порядков, они позволяют косвенным образом учесть систему связей (как между самими объектами, так и между их признаками), которая в ряде случаев, по-видимому, может быть интерпретирована как филогенетическая. Во всяком случае, они вполне могут использоваться на первом этапе изучения филогении, в частности при решении задач, связанных с выявлением распределения генетических связей во времени.

При этом допустимо задать некоторые априорные ограничения, заведомо известные исследователю. Это могут быть достоверно установленные родственные отношения между таксонами и, наоборот, система «запрещенных» связей между признаками. С учетом подобной информации позволяют работать, например, алгоритм «Дендрограф» [138] и его модификации.

Комплекс классификационных методов может быть использован также при алгоритмизации процедур биогеографического картирования [771]. В качестве исходного материала в этом случае используются таблицы распространения представителей таксонов. Группы районов, полученные на различных циклах классификации, могут быть интерпретированы как биогеографические единицы различного порядка (например, области, провинции, зоны и т. д.). Решение задачи картирования идентично в таком случае построению энкапсиса этих групп.

Кроме того, исследование фактических значений мер сходства, осуществимое, например, с помощью методов, основанных на теории графов, позволяет выявлять экологические барьеры, препятствовавшие расселению организмов. Нанесение соответствующих барьеров на карты древних акваторий позволяет проверять гипо-

тезы о возможном направлении палеотечений, наличии или отсутствии континентальных преград и т. д.

В качестве сопоставляемых объектов могут быть взяты не районы, а таксоны. Тогда в результате классификации будут получены географические группы таксонов, в известной мере отражающие экологию исследуемой группы фауны. Дендрограммы сходства могут быть использованы при установлении зависимости между биоценозами и характером седиментогенеза, выявлении викарирующих таксонов, реконструкции путей миграции фауны и т. п.

Многошаговые логические методы классификации, наряду со статистическими, могут быть использованы и в тех случаях, когда в качестве единиц исследования принимаются некоторые элементарные подразделения стратиграфического разреза, охарактеризованные наличием определенных органических остатков. В качестве элементарных единиц разреза могут приниматься любые его подразделения — лито-, ритмо-, климатостратиграфические и т. п., либо абстрактные отрезки мощности, которым не придается иного содержания, кроме их палеонтологической характеристики. При этом предъявляется единственное требование — все рассматриваемые элементарные единицы должны быть соизмеримы и выделены по единообразному принципу [1014].

Наиболее надежны результаты, полученные на основе анализа распределения какой-либо одной группы органических остатков. Обобщенные выводы для нескольких групп организмов могут быть получены суперпозицией результатов частных классификаций. Количество классификационных циклов, в результате которых была сформирована дендрограмма (шкала соподчинения биостратиграфических единиц), может свидетельствовать о числе биостратиграфических уровней, подлежащих выделению в исследуемом разрезе. Вопрос о таксономическом ранге полученных группировок должен, как и в других случаях, решаться традиционными методами.

Построение стохастических и детерминированных моделей изучаемых процессов позволяет воссоздавать тенденции эволюции и исследовать закономерности их пространственно-временной динамики. Функциональный подход к изучению древних организмов, в частности в отношении установления динамики связей организма и отдельных его элементарных признаков со средой, позволяет выявлять закономерности становления палеогеографических обстановок прошлого и специфики формирования геологических тел, формаций и фациальных образований.

Четвертое направление внедрения математических, информационных методов и ЭВМ в палеонтологию состоит в оптимизации процессов сбора, хранения, поиска и обработки палеонтологической информации. Теоретическое обоснование решения этих задач предполагает, в частности, широкое использование методов теоретической информатики и средств технической документалистики [4].

Ближайшие задачи этого направления — работы по унификации и упорядочению терминологии и схем описания палеонтологических объектов, а также теоретическое обоснование выбора форм носителей информации, наилучшим образом отвечающих целевому назначению конкретных палеонтологических работ. Разработка формализованных языков, обеспечивающих сравнимость описаний, выполненных различными исследователями, использование при характеристике признаков определенных систем символов и формул, а также создание и внедрение в практику палеонтологии стандартных монограмм, палеток и других эталонизирующих приспособлений, без сомнения, будет также способствовать дальнейшему повышению строгости результатов палеонтологического исследования.

В тех случаях, когда палеонтологическое описание создается преимущественно в целях диагностики, в качестве возможного носителя информации могут быть рекомендованы перфокарты [775]. В настоящее время большинство картотек представляет собой информационно-поисковые системы, обеспечивающие лишь удобство поиска данных. При необходимости математической обработки материала неизбежно требуется перекодирование всех сведений, заключенных в картотеке, что не всегда осуществимо. Поэтому созданию любой перфокартотеки должно предшествовать составление политомических таблиц, которые должны храниться в качестве эталона исходных данных, а при необходимости использоваться для контроля (например, при утрате отдельных карт). Применение неперфорированных картотек (за исключением оптических суперпозиционных карт), как показывает практика, не оправдывает себя в многоаспектных и больших по объему системах.

При значительном объеме материала и частом обращении к массивам исходных данных политомические системы целесообразно переводить на машинный метод обработки. В качестве накопителя могут использоваться политомические таблицы, записанные на любом из машинных носителей информации, — перфокартах, перфоленте, магнитных лентах или дисках.

Цифровые кодовые языки позволяют предельно сократить объем и повысить емкость палеонтологического описания. При этом они обеспечивают сравнимость описываемых объектов и предоставляют палеонтологический материал в форме, пригодной для математической и формально-логической обработки. Надежность цифровых описаний значительно выше, чем словесных, и, вероятно, в будущем они приобретут большое значение в палеонтологии. Во всяком случае, бесспорную пользу принесет использование цифровых кодов параллельно со словесными характеристиками палеонтологических объектов.

Политомический принцип кодирования предопределяет желательность использования информационно-поискового языка позиционного типа. Не исключена, однако, возможность применения языков фасетного типа.

Существенную помощь в практической работе палеонтолога могут оказать также дескрипторные информационно-поисковые языки, создаваемые с целью документального и фактографического поиска в непозиционных системах. Необходимо при этом подчеркнуть, что подобные информационно-поисковые системы, создаваемые обычно на базе отделов научно-технической информации и библиотек, будут эффективны, если в их разработке примут участие опытные палеонтологи.

В том случае, когда в состав исходной информации введены сведения о стратиграфическом распространении, географической привязке, фацальной приуроченности, а также данные о голо-типе, авторе, годе и месте публикации таксонов, система может быть использована в качестве справочной фактодокументографической, позволяющей отвечать на поисковые запросы, касающиеся синонимии, и проводить многоаспектный поиск по вопросам экологии, возрастного и территориального распределения определенных групп фауны.

Наличие в системе сведений о морфологических признаках древних организмов и их изменчивости позволяет выполнить серию биометрических исследований, оперирующих как количественными, так и качественными характеристиками. При этом может быть использован комплекс соответствующих алгоритмов и программ, имеющихся в распоряжении тех центров, где реализуется система.

Палеонтологическая картотека (например, на уровне видов), включающая полное описание таксонов и данные об их распространении, будучи введена в память ЭВМ, позволяет автоматизировать выдачу информации о закономерностях размещения древних организмов в пространстве и времени и решать, многие задачи: подразделение совокупности таксонов на группы по отдельным заданным признакам и их сочетанию; выявление синонимов; сопоставление образцов изучаемой коллекции с видами, включенными в картотеку таксонов; диагностика таксонов по совокупности признаков; распознавание зависимостей между признаками; определение обобщенных характеристик объектов; построение соответствующих графиков, гистограмм, карт изолиний или трендов.

Представляет интерес и разработка алгоритмов автоматизации описания палеонтологических объектов, позволяющих преобразовывать материал, записанный в политомических кодах в традиционную текстовую форму. Соответствующие программы могут быть использованы для оперативного описания отдельных палеонтологических коллекций, расшифровки информации, записанной в полых условиях, а также при составлении систематических описаний по группам палеонтологических объектов.

Целесообразно построение документальной палеонтологической системы в рамках нескольких контуров:

1) первый контур должен содержать полное описание палеонтологических объектов, их изображения, полную синонимику, исчерпывающие данные о распространении и другие необходимые

сведения. Каждый описываемый морфологический признак должен иметь свой порядковый номер в соответствии с единой нумерацией для данной системы. Словесные характеристики признака желательно дублировать цифровым кодом. Эти требования, по-видимому, было бы целесообразно учитывать при создании Видовой палеонтологической картотеки;

2) второй контур включает политомические таблицы, содержащие цифровые описания объектов. Степень полноты и детальности описания может выбираться в соответствии с задачами конкретного исследования;

3) третий контур может быть представлен в любой форме, позволяющей производить обработку материалов. Форма эта полностью определяется целевым назначением системы (определители, справочники, перфокартотеки, автоматизированные устройства и др.).

Среди математико-технических исследований в области палеонтологии необходимо отметить создание специализированных информационно-логических устройств, предназначенных для диагностики древних организмов. Такие устройства могут быть реализованы в портативном либо стационарном вариантах на базе использования как дихотомического, так и политомического принципа диагностики.

Дихотомический принцип предполагает создание логической схемы, характеризующейся наличием «старших» и «младших» признаков. «Старшие» признаки разделяют исследуемую совокупность объектов на ряд групп. «Младшие» признаки делят образовавшиеся группы на подгруппы и в свою очередь являются «старшими» по отношению к признакам следующего ранга и т. д. Дихотомические схемы обладают всеми достоинствами и недостатками, свойственными дихотомическим определителям. Поэтому их целесообразно применять лишь для тех групп органических остатков, которые характеризуются небольшим количеством признаков, ограниченным количеством подлежащих диагностике таксонов и, как правило, хорошей их сохранностью.

Политомические схемы позволяют устранить некоторые из отмеченных недостатков. В простейшем виде в соответствии с общими требованиями политомического принципа предполагается, что диагностические признаки являются независимыми и равноправными (в диагностическом отношении). Политомические определяющие устройства позволяют, в частности, наращивать схему по мере поступления сведений о новых таксономических категориях, не нарушая ее целостности, и осуществлять диагностику при неполной сохранности объектов.

Оба типа диагностических схем могут быть выполнены электромеханическим способом или на полупроводниках.

Известны отечественные модели электромеханических схем для диагностики ископаемых харофитов [1132] и фузулинид [312]. Разработаны принципиальные схемы политомических диагностических устройств для определения двумешковых форм пыльцы голосе-

менных — в электромеханическом и полупроводниковом вариантах [68].

В плане автоматизации диагностического поиска представляет также интерес получение суммарной характеристики признаков, присущих исследуемым объектам. Так, например, применение методов частотной фотофильтрации [698] позволяет представить основные элементы конфигурации исследуемых палеонтологических объектов в виде штрихового (контурного) рисунка, который затем может быть введен в ЭВМ с помощью соответствующих считывающих устройств.

Перспективно использование оптических устройств, предназначенных для анализа обобщенной информации об объектах. Примером материала такого типа могут служить различные морфологические структуры, исследование которых в последнее время вызывает все больший интерес палеонтологов. С этой целью могут быть использованы различные аналоговые устройства [2132], анализаторы статистических характеристик, а также комплекс дифракционных методов, в том числе голографии.

В настоящее время ЭВМ может выступать в роли помощника палеонтолога практически на всех этапах обработки материала (описание, классификация, построение филогенетических схем, обоснование стратиграфических позиций, сравнительный анализ сосуществующих точек зрения, выбор гипотез и т. д.). Но при всех возможностях машина не может, оставаясь рентабельной, полностью заменить человека. Поэтому следует рационально сочетать возможности палеонтолога и машины, справедливо отводя последней роль подсобной силы. Дальнейшие перспективы использования математических и информационных методов в палеонтологии связаны прежде всего с расширением круга решаемых с их помощью задач.

Важнейшая проблема компьютеризации состоит в использовании ЭВМ для оценки степени достоверности, диагностики, контроля и экспертизации объемов таксонов, а также для получения характеристик несохранившихся звеньев эволюционных рядов организмов.

Существующие в настоящее время группы автоматизированных систем обработки палеонтолого-стратиграфической информации, как правило, решают задачи по обработке какого-либо одного класса данных, что позволяет создать для них достаточно экономичные организационно-структурные схемы. Вместе с тем возникает необходимость разработки в будущем автоматизированных систем значительно более сложной организации.

В общем виде модель палеонтологической информационной системы должна быть пригодной для решения по крайней мере четырех основных классов задач, таких, как таксономические построения, изучение филогении, разработка биостратиграфических шкал и палеобιοгеографическое картирование [795].

Для каждого из этих классов задач следует формализовать выполнение операций формирования перечней имеющихся алго-

ритмов решения, обосновать методику сравнительного анализа алгоритмов, установить ограничения и сферы приложения каждого, осуществить выбор алгоритмов, подлежащих использованию в системе, и разработать инструктивные указания по смысловой обработке материала с учетом конкретных задач, подлежащих решению в системе.

По традиции информация обычно подразделяется на два типа — документографическую и фактографическую. В соответствии с этим автоматизированные информационно-поисковые системы также подразделяются на документо- и фактографические (АДИПС и АФИПС). Нетрудно доказать, что такое подразделение в значительной мере искусственно и во многом зависит от принятого подхода к организации информации. Так, если рассматривать совокупность поисковых образов документов в качестве индексного файла, дескрипторы которого являются сообщениями о факте наличия искомой геологической характеристики, любая документографическая система может рассматриваться в качестве ФИПС, а степень полноты и точности выдачи сведений о геологических фактах будет целиком зависеть от принятой стратегии индексирования и, наоборот, любой массив фактографических сведений может быть организован таким образом, что ответ на поисковый запрос представится возможным свести к поиску документа, содержащего совокупность определенных данных.

В связи с этим подразделение на факто- и документографические системы имеет в значительной мере условный характер и, по-видимому, должно отражать не столько характер информации, подлежащей обработке в системе, сколько форму выдачи результатов информационного поиска; документ как таковой или некоторый перечень сведений о характеристиках геологического объекта. Именно этот принцип определяет также структуру и содержание математического обеспечения информационно-поисковой системы (ИПС).

Сказанное создает предпосылки создания методов хранения, поиска и обработки данных, позволяющих рационально сочетать оба подхода к обработке информации. В этом отношении перспективны системы, предназначенные для комплексной обработки палеонтологической информации, требующие совместного использования документографических данных, первичной параметрической и образной информации, а также опосредованной фактографической документации. При этом должны предусматриваться возможность взаимоувязки разноплановых смысловых полей, многократная корректировка данных и внесение дополнительных сведений на всем протяжении эксплуатации системы.

Создание подобных многоконтурных факто- и документографических систем итеративного типа сопряжено со значительными трудностями. Имеющиеся достижения в создании информационных систем по различным группам фауны позволяют унифицировать палеонтологические описания и более рационально организовать хранение, поиск и обработку палеонтологических данных.

На первых порах перспективно осуществление комплексирования систем этого типа с фактографическими системами других направлений, в первую очередь с фактографическими информационно-поисковыми системами по картам геологического содержания и отдельным направлениям исследований вещества, позволяющим реконструировать обстановку палеоседиментогенеза, климатических условий и других параметров палеогеографического режима как основы для создания моделей экосистем и восстановления обстановок эволюционного развития различных ветвей органического мира. В ближайшее время необходимо обратить основное внимание на автоматизацию тех звеньев этих систем, которые связаны с наиболее трудоемкими операциями обработки данных. Степень дальнейшей автоматизации комплексных блоков этих систем потребует дополнительной разработки ряда решений, связанных с их эксплуатацией в режиме человек — машина. Немаловажная задача — создание информационно-поисковых систем, воспринимающих информацию через электронно-оптическое (телевизионное) устройство и полностью автоматизирующих рядовую определенную работу.

При реализации рассматриваемых систем, наряду с использованием универсальных ЭВМ, будет возрастать роль мини- и микрокомпьютеров. Значительный прогресс в развитии интегральных схем обуславливает все возрастающее расширение возможностей мини-ЭВМ и появление моделей, приближающихся по своим эксплуатационным характеристикам к электронно-вычислительным машинам универсального типа. Достаточно показателен тот факт, что в настоящее время в мире около 30 % информационных систем различных классов действует на базе мини-компьютеров.

Преимущества применения мини-ЭВМ для предварительной обработки информации, по-видимому, можно считать общепризнанными. Однако единая методология организации программного обеспечения для машин этого типа пока отсутствует. Поэтому при разработке соответствующих палеонтологических систем непременной задачей является обоснование конструктивного подхода к выводу структуры данных, стратегии управляющих процедур, методов распределения памяти и оптимальной организации работы систем в реальном масштабе времени.

Эффект компьютеризации палеонтологии, по-видимому, должен оцениваться по результатам решения двух основных задач — научной (разработка теории, повышение надежности выводов, минимизация субъективного элемента в работе палеонтолога) и экономической.

Среди задач, повседневно возникающих в практике палеонтологических исследований, имеются такие, для решения которых могут быть использованы существующие стандартные математические методы.

К ним относятся, например, многие задачи, касающиеся изучения внутривидовой изменчивости, решаемые методами классической биометрии. Однако прогресс геологии как естественной на-

уки выдвигает новые классы задач, решение которых не может быть получено посредством известных математических аппаратов, в связи с чем возникает необходимость разработки принципиально новых математических методов. Поэтому крайне важно, чтобы все работы, связанные с использованием математики, производились специалистами или содружествами специалистов, владеющими как математикой, так и палеонтологией на высоком профессиональном уровне.

Не подлежит сомнению, что в условиях интенсивной компьютеризации палеонтологических исследований специалист должен не только обнаруживать глубокое знание палеобиологической и геологической специфики решаемых задач, но и владеть достаточно широким кругом математических методов, с тем чтобы правильно учитывать разрешающие возможности и ограничения при создании или использовании математических алгоритмов и, при необходимости, суметь грамотно поставить задачу перед математиком.

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

7.1. ПАЛЕОНТОЛОГИЯ КАК ИСТОЧНИК СВЕДЕНИЙ О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ И ФАКТОРАХ ЭВОЛЮЦИИ

Палеонтология чаще всего имеет дело с морфологическими остатками организмов или результатов их жизнедеятельности, т. е. с наиболее медленно меняющимися и непреходящими структурами живого, которые вследствие этого легче подлежат естественной (и искусственной) консервации. Более динамичные, быстро и главное разнообразно меняющиеся функциональные характеристики организма на палеонтологическом материале почти никогда не являются непосредственной данностью, они реконструируются и интерпретируются с неизбежно меньшей полнотой и точностью и только в меру их соответствия с морфологией. На разделении статических параметров и динамических переменных организма [67] основано разграничение предметных областей морфологии и физиологии [82, 468, 469, 494, 1048].

Возможность реконструкции филогенеза по разрозненным морфологическим остаткам основана на представлении о закономерном характере эволюции [109, 250, 1130]. Без представления о необходимой преемственности между организмами прошлого, об историческом содержании каждой палеонтологической находки невозможна никакая историческая реконструкция [654, 664]. Косвенные данные о наличии такой преемственности в огромном количестве представляют эволюционная биология и историческая геология.

Помня о несводимости свойств целостного процесса эволюции к свойствам его элементов, а тем более — неполному их набору, мы не можем считать реконструкцию филогенеза и установление его закономерностей чисто индуктивной процедурой. Безвозвратно утраченные в процессе эволюции свойства и отношения организмов дополняются по аналогии, исходя из более общих законов или философских соображений, наконец, они могут быть просто угаданы. Главная цель таких домыслов — приведение имеющегося эмпирического материала в возможно более непротиворечивую систему.

Эволюционная динамика любых переменных организма значительно медленнее любых физиологических процессов. Поэтому морфология организма не способна непосредственно отразить динамику эволюции, но главные результаты последней фиксиру-

ются именно на уровне организма. Последний обладает наивысшим среди живых систем уровнем организации [592, 1223], активности [142, 168, 1133], совершенством индивидуальной и наследственной памяти [1079, 1192, 1193, 1194, 1196, 1197]. В силу теоремы о необходимом разнообразии, доказываемой в теории информации [1163, 1223], организм обладает максимальной среди живых систем информационной емкостью и диапазоном доступного для восприятия (но не обязательно воспринимаемого) разнообразия, а также надежностью и адекватностью фиксации главных моментов своей истории, хотя и в сильно опосредованном виде. Не зря морфология — наука о наиболее постоянных и жестко наследуемых (см. 4.3) параметрах организма — всегда была главной основой филогенетических построений.

Популяция как субстрат эволюционной динамики обладает большей пластичностью, чем исторические изменения организма. Популяционная динамика весьма велика и разнообразна даже в пределах одного поколения слагающих ее особей: суточная, сезонная, возрастная, половая, семейная, стадийная, колониальная, парцеллярная, гомеостатическая, динамика численности, полиморфизма и т. п., хотя в подобных случаях это не эволюционная динамика в собственном смысле [74, 1056, 1104, 1157]. Оценить динамику популяций на палеонтологическом материале можно почти исключительно в меру отображения ее результатов в морфологии составляющих популяцию особей. Многие преобразования популяции, особенно из числа протекающих за одно поколение, релаксируются выживающей частью особей на уровне быстрых физиологических, нередко обратимых, реакций и практически не отражаются на морфологии ни данного, ни следующих за ним поколений. Некоторые гомеостатические преобразования, напротив, могут демонстрировать резкое изменение морфологии [1157] в рамках неизменной адаптивной нормы [514, 1184, 1192], именно по этой причине они оказываются легко обратимыми в ближайших поколениях. Организм в историческом развитии благодаря своей устойчивости нормируют флуктуирующие популяционные возмущения, выделяя лишь действительно эволюционно значимые события, но регулярно упуская процессы зарождения и первые шаги нового направления филогенеза.

Таким образом, эволюционная динамика организма слишком медленна, чтобы отразиться в морфологии. Популяционная динамика в одном пределе слишком скоротечна, а в другом — слишком медленна, но главное — малоустойчива, часто обратима и и не «морфологична». Все это препятствует адекватному отражению популяционных процессов на организменном уровне и свидетельствует о слабой пригодности палеонтологического материала для непосредственного изучения движущих сил эволюции [377, 1198].

Однако почему бы не попытаться судить о них косвенно? Восстановленные с той или иной степенью правдоподобия филогенезы можно рассматривать как систему траекторий в пространстве

эволюции. Эти траектории служат источником сведений о правилах и закономерностях «хождения» по этому пространству. В обнаружении и формулировке закономерностей эволюции палеонтология преуспела больше других областей эволюционной биологии [1034]. Правила «хождения» по пространству эволюции косвенно отражают фазовые характеристики и таким образом структуру действующих в нем причин. Следовательно, палеонтология в исследовании факторов эволюции участвует посредством анализа ее закономерностей.

Нередко говорят, что эмпирические правила филогенеза и закономерности эволюции, выявляемые сравнительными областями биологии, совместимы с любой доктриной движущих сил эволюции. Ниже предпринимается попытка показать, что ситуация сильно изменится, если рассматривать эволюцию как целостный процесс, где разные эмпирические закономерности характеризуют разные, дополняющие друг друга аспекты эволюции, уточняя и определяя границы годности каждой из них. Далее принят следующий план изложения. Сперва дается краткий очерк общего учения о развитии, являющийся необходимой гипотетико-дедуктивной [835] частью построения. Затем на фоне ближайших следствий этого учения выстраивается система эмпирических правил филогенеза и закономерностей эволюции.

ЭЛЕМЕНТЫ ОБЩЕЙ ТЕОРИИ РАЗВИТИЯ

Любое истинное развитие предполагает новообразование и известную преемственность в ряду следующих друг за другом состояний развивающейся системы. Преемственность выражается в зависимости последующих состояний системы от предыдущих, т. е. в устойчивом сохранении последствий предыдущих состояний при замене их новыми, связывая ряд состояний в единый целостный процесс [1225]. Ансамбль устойчивых связей, отношений в системе, обеспечивающих ее целостность и сохранение основных свойств при определенных внешних и внутренних изменениях, составляет ее структуру [504, 977]. Именно структурные свойства системы обеспечивают преемственность ее состояний.

Инерция развития. Отставание последствий от вызывающей их причины, выражающееся в преемственном влиянии прошлого на будущее, является обобщенным определением инерции [977, 1048]. Следовательно, любое развитие, по крайней мере в силу преемственности, инерционно. Инерционность эволюции отмечалась многими палеонтологами (Л. Додерлейн, Э. Штремер, фон Рейхенбах, Д. Н. Соболев, К. Эренберг, Дж. Г. Симпсон и др.) и была доведена О. Абелем [1247] до уровня широкой биологической концепции. Настороженное отношение к ней связано с отсутствием универсального биологического объяснения инерционности филогенеза [291]. Однако никто не обратил внимание, что в качестве такого объяснения можно рассматривать инерционную трактовку наследственности К. А. Тимирязева и К. Нэгели [1048]. Здесь

эта трактовка распространяется на любые формы преемственности.

Информация. Вновь может возникать только то, что не сохраняется в силу закона. Для построения теории развития здание классического естествознания, покоящееся на фундаменте законов сохранения [1070, 1102], должно быть пополнено законами становления [747, 1204]. Ядром теории развития должна стать теория творчества — процесса возникновения (созидания [58, 829]) и ассимиляции (удержания и накопления, т. е. запоминания) нового [377, 478, 1020].

Наиболее общим из законов сохранения является закон сохранения массы — энергии. Кроме того, масса — энергия подчиняется принципу заменяемости: количественно эквивалентные порции массы или энергии, находящейся в определенной форме, способны заменять друг друга в любых массово-энергетических процессах, независимо от их происхождения [593].

Существует и другая форма проявления (аспект) материального мира, нашедшая отражение в понятии «информация» [72, 944]. По отношению к информации закон сохранения и принцип заменяемости места не имеют. Полностью утраченная, не сохранившаяся ни в одном экземпляре, информация восстановлена быть не может. Заменять друг друга могут только порции информации, произошедшие из одного источника [593]. Даже если допустить независимое возникновение полностью утраченной информации, то ее идентичность последней не может быть установлена ввиду отсутствия объекта для сравнения. Принцип невозстановимости полностью утраченной информации служит теоретическим основанием принципов монофилии (Ч. Дарвин) и необратимости эволюции (закон Л. Долло).

Всякая информация — «результат выбора из нескольких альтернатив» [118]. Отсюда Г. Кастлер сделал вывод: творчество — процесс запоминания случайного выбора [478]. Это явилось теоретическим подтверждением положения Ч. Дарвина и А. Уоллеса о творческой роли отбора (выбора) [170] и догадки К. А. Тимирязева [1048], расширившего это положение на все явления новообразования и творчества.

Новообразование. В процессах развития новообразование, очевидно, должно быть случайным по отношению к информации, содержащейся в системе до возникновения в ней новой информации. Воспользуемся для описания новообразования, вслед за У. Р. Эшби [1223], понятиями теории алгебраических моделей [511]. Реализацию некоторого из множества состояний системы — пространства логических возможностей выбора [382] — будем называть выбором. Выбор является результатом операции выбора, которая в общем случае определяется состояниями системы в момент ее осуществления (операнд) и состоянием среды (оператор). Новизной выбранного системой состояния будем считать информацию, которую мы получаем при полном выяснении того, какое именно состояние системы реализовалось [1204] по сравнению

с той информацией об исходе этого выбора, которую мы имели (могли иметь), когда система находилась в состоянии, предшествующем операнду [1223]. Иными словами, новизна выбора определяется априорной неопределенностью, неожиданностью и в этом смысле — случайностью исхода операции выбора [1235]. Таким образом, определение Г. Кастлера можно уточнить: творчество — процесс запоминания выбора, случайного по отношению к состояниям, предшествующим операнду.

Запоминание. Только запоминаемое новообразование, влияющее на следующие за ним события, имеет смысл в процессах развития. Запомнить — значит, приобрести новое, более или менее устойчивое свойство структуры, которая выполняет роль носителя новой информации. Возникновение новых свойств структуры немислимо без изменения ее свойств, без частичного нарушения устойчивости, а значит, — и забвения части приобретенной ранее информации [183] и понижения уровня преемственности. Запоминание — необратимое (устойчивое) изменение структуры, возникающее в процессе обратимого понижения устойчивости. Представление о необходимой пульсации устойчивости в процессе развития является теоретическим основанием эмпирического правила «перемежающегося равновесия» [1550, 1666, 2318].

Структура «боится» новизны. Каждое состояние развивающейся системы преемственно связано с предшествующим постольку, поскольку структура последнего сохраняется, и в то же время ново постольку, поскольку изменяется и не сохраняет свою устойчивость. Любое усиление преемственности снижает новизну производимого выбора, а увеличение новизны выбора снижает уровень преемственности. С ростом количества однократно или кратковременно получаемой новизны (новой информации) растет вероятность необратимого понижения устойчивости, нарушения преемственности, потери определенности свойств и гибели системы, а значит, и прекращения данной линии развития. Этот вывод является теоретическим основанием эмпирического правила постепенности (градуальности) индивидуального и исторического развития [250] и качественно ограничивает масштабы возможного макрогенеза, в частности пульсаций устойчивости, предписываемые правилом «перемежающегося равновесия». Большие порции новизны система может получать «в рассрочку, а не оптом» [183].

Структура и память. Все сказанное о запоминании свидетельствует, что термины «структура» и «память» относятся к одному и тому же объекту. Память предполагает обращение к ней, т. е. наличие субъекта, извлекающего из нее семантическую информацию. Можно сказать, что структура представляет собой лишь субстрат памяти (без которого, впрочем, нет и самой памяти). Память представляет аспект структуры, отражающий ее инерционные свойства, но не ее часть, поскольку устойчивость свойств — определяющий признак и структуры, и памяти. Следовательно, любое свойство структуры имеет отношение к памяти.

Элементарное звено развития. Глубокое взаимное опосредова-

ние старого и нового в рамках целостной структуры придает первому обновленное выражение, а второму — историческую обусловленность. Это затрудняет раздельную оценку вклада преемственности и новообразования в данный акт выбора, исходя из его непосредственных причин [1109] — операции выбора. Однако преемственность выбора по отношению к операнду, во всяком случае, не ниже преемственности выбора по отношению к состоянию, предшествующему операнду. Отсюда элементарное (минимальное) звено процесса, принадлежность которого к категории процессов развития может быть в общем случае показана, включает три следующих друг за другом состояния системы.

Субстрат развития. Структура, являясь одновременно материальной основой памяти, преемственности и акцептором новообразований, является и субстратом процесса развития. Информация — качественная и количественная характеристика отражения разнообразия [1223], заключенного в структуре системы субъектом ее исследования [72].

Пределы развития и творческой активности. Эти пределы определяются, с одной стороны, полной свободой выбора (новизна $\Delta I = \log N$ максимальна при равенстве вероятностей каждого из N возможных состояний), а с другой — полным отсутствием всякого выбора: состояние системы однозначно определено предыдущим $N=1$, а новизна его при этом $\Delta I = \log 1 = 0$ [22]. Если первое условие сохраняется в ряду следующих друг за другом состояний системы, то она лишена преемственности и памяти: ни пространство логических возможностей, ни распределение вероятностей в нем не зависят от предыдущих состояний. Такой процесс можно назвать абсолютным эпигенезом. Если в ряду состояний сохраняется второе условие — преемственность и память абсолютно устойчивы, то ничего нового не может возникнуть. Такой процесс можно назвать абсолютной преформацией. В интервале между этими пределами новизну можно вычислить по формуле К. Шеннона [1163]. На рис. 9 показаны пределы и три качественных режима творчества и развития, выделенных по определяющей их особенности: соотношению свободы новообразования (выбора) и надежности (устойчивости) преемственности и запоминания.

Дестабилизация (эманация). Если система, по крайней мере в среднем, больше забывает, чем запоминает, то происходит последовательная дестабилизация, разрушение ее структуры, снижение организованности, объема памяти, уровня преемственности, надежности и точности запоминания, увеличивается также свобода выбора, хотя снижение организованности сокращает пространство логических возможностей. Такой режим развития соответствует (если не букве, то духу) понятию «эманация» [1106]. Естественным пределом эманации будет потеря индивидуальности и выравнивание градиентов системы со средой. Биологическими аналогами эманации будут процессы, непосредственно ведущие таксон к вымиранию — биологический регресс [928], а организм — к смерти. Однако поскольку без пульсаций устойчивости невоз-

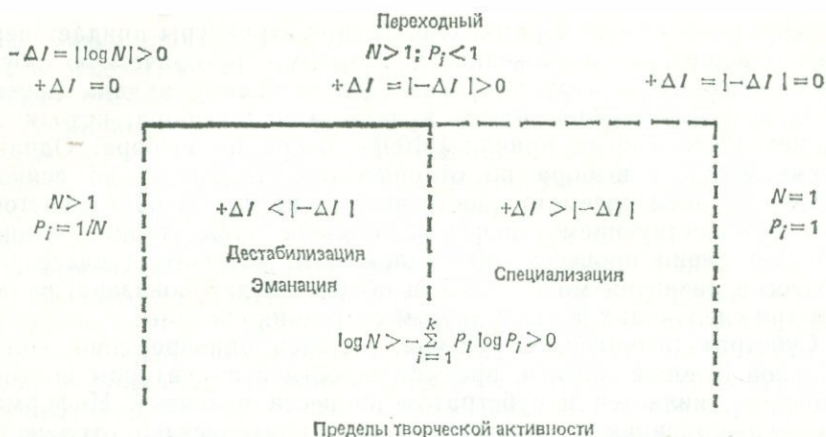


Рис. 9. Пределы и три качественных режима творчества. Составил А. С. Раутман.

N — число состояний, $i = 1, 2, \dots, k$ — номера состояний; P_i — вероятности состояний в пространстве выбора; $+\Delta I$ — приращение запоминаемой информации; $-\Delta I$ — утрата забываемой информации

можно возникновение нового, краткие периоды эманации — необходимое условие развития.

Специализация. Если система в среднем больше запоминает, чем забывает, то ее устойчивость, организованность, объем памяти, надежность и точность запоминания растут, увеличивается уровень преемственности, уменьшается свобода выбора, хотя рост организованности увеличивает пространство логических возможностей. Такой режим развития и творчества по мере своего осуществления все более приближается к преформации — разворачиванию предшествующих задатков [74], актуализации латентных потенций. Роль памяти и инерционность процесса нарастают, каждая следующая стадия все более зависит от предыдущих. Естественный предел такого пути тоже тупиковый. Рост организованности невозможен без роста устойчивости [1192, 1194, 1196], последовательно уничтожающей свободу выбора и ограничивающей изменчивость системы. Как будет показано, этот режим хорошо согласуется с биологическим понятием «специализация».

Переходный режим — равновесие запоминания и забвения на первый взгляд представляется оптимумом. Однако это не так: в подобном режиме возникает запрет на изменение уровня устойчивости, а следовательно, — свободы выбора, надежности и точности запоминания, уровней преемственности и организованности, т. е. запрет на любые формы прогресса организации даже избранных узлов и аспектов системы. В последнем случае если равенство запоминания и забвения достигается эманацией одной из подсистем и специализацией другой, то система в целом будет идти по пути прогрессивной утраты целостности — по пути эманации.

Противоречие, лежащее в основе развития. Ни один из возможных режимов творчества не обеспечивает неопределенно длительного комплексного процесса развития. Это хорошо согласуется с представлением о внутреннем противоречии как источнике развития. Противоречие это может быть выражено длинным рядом антиномичных пар (наблюдается соответствие между всеми первыми и всеми вторыми членами пар): свобода выбора — необходимость памяти, новизна — преемственность (традиция), неустойчивость — устойчивость, хаос — структура (организация), случайность — закономерность, индетерминизм — детерминизм, независимость (мозаичность) — целостность, отсутствие специфики — индивидуальность и т. п. Это многоликое, но, по существу, единое противоречие не может быть устранено в процессе развития (иначе развитие остановится), оно может быть только локально снято [1020]. Длительное комплексное развитие возможно лишь при чередовании противоречивых режимов творчества: специализации, когда акцент делается на вторые члены антиномичных пар, а их альтернативы более или менее снимаются, и эманации (дестабилизации), когда на первый план выступают первые члены антиномичных пар, поскольку далее их снимать не удастся. Эманация, носящая характер цепной реакции деградация структуры, не может продолжаться сколько-нибудь долго, а специализация, напротив, может быть длительным процессом, хотя тоже не обеспечивает «вечности жизни».

Отсюда, в частности, следует, что, пользуясь терминологией А. Л. Тахтаджяна [1040], в эволюции наблюдаются ароморфозы — морфофизиологический прогресс, но невозможны арогенезы — специальная форма эволюции, непосредственно (без смены модуса) ведущая к ароморфозу. Это хорошо согласуется с взглядами Дж. Хаксли [1771, 1772].

ЭМПИРИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ (ПРАВИЛА) ЭВОЛЮЦИИ

Правило направленности эволюции (ортогенеза). Пока действует заключенная в структуре система запретов, вся динамика развивающейся системы будет обладать свойством гомеорезиса — направленного канализованного развития [1079]. Развитие не может быть абсолютно ненаправленным.

Между двумя состояниями системы, предыдущим и последующим, можно указать вектор изменения. Такая направленность касается только данного акта выбора и в общем случае не требует памяти. Указание направления каждого акта выбора не означает направленного развития. Последнее возникает там, где неслучайные процессы охватывают не менее трех преемственно связанных состояний (предшествующее операнду состояние — операнд — выбор), обозначенных нами как элементарное звено развития. В этом случае состояние, предшествующее операнду, может влиять на выбор только благодаря памяти.

Оператор непосредственно может влиять только на исход данной операции выбора, причем единственным образом: ограничивая пространство выбора, заданное структурой операнда. Следовательно, направление развития в рамках данной операции выбора определяется исключительно внутренними свойствами развивающейся системы — операнда. Внешняя среда — оператор — может влиять не только на направление данного, но и последующих выборов, направлять развитие только в меру его отображения в структуре системы — запоминания. Таким образом, роль среды в определении направления развития, как отмечал Ч. Дарвин [310], исключительно косвенна. Характер и адекватность отображаемого аспекта среды определяется свойствами развивающейся системы. Опосредование оператора операндом в процессе его отображения всегда глубже, чем опосредование операнда оператором. В противном случае среда реорганизует систему по своему образу и подобию, что равносильно потере индивидуальности и гибели системы. Все рассуждения о прямом влиянии среды на направление биологического развития, а тем более определяющей ее роли, основаны на отсутствии полного разграничения направленности отдельного выбора и направленности развития.

Правило адаптивной направленности развития (адаптиогенеза). Приспособление в биологии часто определяется как ансамбль свойств организации, обеспечивающих устойчивое поддержание в заданных пределах ее количественных и качественных параметров. И это явление можно описать при помощи понятия «устойчивость». Адаптация — понятие, призванное оттенить еще один аспект структуры — конкретные способы поддержания ее устойчивости. Поскольку для структуры альтернатива устойчивости — небытие, всякое длительное развитие должно протекать с явным преобладанием специализации над эманацией, запоминания над забвением, преемственности над новизной и адаптации над процессами ее разрушения. Адаптация — необходимый аспект любой специализации, а ее разрушение — необходимое следствие любой эманации. Это правило накладывает дополнительное граничное условие на предыдущее.

Жизнь, как всякая неравновесная диссипативная структура, поддерживающая свою устойчивость благодаря потреблению внешней энергии и (или) вещества, немыслима без постоянного обмена со средой. Отсюда определение адаптации как соответствия — адекватности структуры системы и среды. Эта адекватность означает наличие структуры отношений системы к среде — умвельта [2403], обеспечивающего поддержание устойчивости системы в среде. Адекватность умвельта важным для жизнедеятельности системы факторам среды и есть адаптация. Можно говорить не только о внешнем, но и внутреннем умвельте — структуре отношений целого к своим элементам. Потеря адекватности внутреннего умвельта фактической структуре элементов равносильна потере целостности.

Возможность активной адаптации для диссипативных, в том числе живых структур, т. е. отыскание ими устойчивых стационарных состояний (приобретение необходимой адекватности умельтов) вдали от состояния термодинамического равновесия, непосредственно вытекает из достижений неравновесной термодинамики и синергетики [747, 1116, 1204, 1210].

Адаптация — целостное свойство, аспект структуры. Поэтому из адаптивной стратегии развития целого не следует, что каждая изолированная его часть или аспект должны нести вполне определенную собственную адаптивную функцию. Никакое адаптивное толкование конечного аспекта структуры (указание его роли в поддержании устойчивости целого) не будет полным в меру сопряженности разных аспектов целого и их функций.

Правило постепенности эволюции (градуализма). Постепенное преобразование органических форм в палеонтологических рядах, наличие переходных форм и постепенная трансформация видов из одного в другой в последовательных бионозах были известны еще додарвиновской палеонтологии [291]. Эти факты находились в согласии с представлением об эволюции путем накопления мелких наследственных различий, поэтому Ч. Дарвин рассматривал их как косвенные доводы в пользу своей теории.

Были указаны три граничных условия, при соблюдении которых правило должно выполняться: 1) последовательные бионозы не разделены перерывами в осадконакоплении; 2) в верхней, более молодой, бионозе не происходит замещения близким видом, мигрировавшим из другой географической области; 3) остатки организмов присутствуют в достаточном количестве на протяжении всей осадочной толщи. Иными словами, правило выполняется при условии полноты стратиграфической и адекватности палеонтологической летописи, что почти никогда невозможно утверждать. Эмпирическое обоснование правила на массовом материале летописи практически невозможно. Однако немногие специально подобранные случаи сравнительно полных стратиграфических и палеонтологических последовательностей с возможно более узкой пространственной локализацией филогенетических процессов позволяют обнаружить тенденцию ископаемых организмов к рядоположенности и гомотаксису с их стратиграфическим положением [250, 737, 738, 1017]. Эти «кинематографические» тенденции [77] иногда рассматривают как прямое указание палеонтологии на факт существования эволюции [1137, 1194], хотя речь идет о весьма правдоподобной гипотезе [654, 664].

Постепенность эволюции хорошо согласуется с представлением о разрушительном действии на структуру больших порций кратковременно получаемой новизны. Любые формы макрогенеза сопряжены с большим риском вымирания. Это подтверждает и правило обратной зависимости ранга таксона и частоты возникновения таких таксонов в филогенезе. Постепенное и преемственное развитие, сохраняющее архетип таксона и направление его специализации, в соответствии с правилом «перемежающегося

равновесия» составляет основной фон филогенетических событий. Градуализм нашел отражение в правиле градации [559] или постепенного прогрессивного усовершенствования [1130, 1382], правиле постепенного количественного нарастания разнообразия форм жизни от более древних отложений к более молодым [1256]. Правило возникновения филогенетических новшеств преимущественно на поздних стадиях онтогенеза [926, 928, 1178, 1776] — основа «биогенетического закона» Э. Геккеля [220] и закона К. Э. Бэра [129, 928, 1178]. Терминальные изменения касаются более мозаичной стадии онтогенеза, в течение которой нарушение одной части меньше вредит развитию других частей целого [67]. Напротив, даже небольшое, но не регулируемое к норме отклонение ранних стадий развития влечет вследствие активного взаимодействия частей на стадиях детерминации цепную реакцию нарушения последующего хода индивидуального развития.

Таким образом, правило постепенности и непрерывности эволюции — просто внешнее выражение преемственности, необходимое условие развития, и оно должно выполнять эвристическую функцию: чем больше кратковременно получаемой новизны требует филогенетическая гипотеза, чем большего размера скачка требуют ее условия, тем менее при прочих равных условиях эта гипотеза правдоподобна.

Правило редкости переходных форм в палеонтологической летописи. Согласно Ч. Дарвину, это правило призвано объяснить несогласие массовых фактов палеонтологической летописи с правилом постепенности эволюции, которое в палеонтологии базируется на выборочных примерах. Чрезмерное увлечение значительными успехами полевой палеонтологии привело некоторых исследователей к выводу, что летопись стала в основном адекватной филогенезу, а наличие разрывов в палеонтологических рядах свидетельствует в пользу макрогенеза [433]. От столь оптимистических выводов удерживают факты отсутствия или крайней редкости ряда таксонов в ископаемом состоянии на протяжении всего или части их филогенеза, необходимость прибегать к понятию «практически вымершего» таксона [367, 368], а также требование преемственности, известной постепенности, филогенеза.

Факт избирательного выпадения именно переходных форм потому и питает идеи макрогенеза, что не может быть объяснен стратиграфической и тафономической неполнотой летописи как таковой. Если существует проблема переходных форм, то, значит, должны быть и продолжительные периоды относительного стабильности таксонов, когда архетип их сохраняется. Для такой фазы филогенеза неоднократно предлагались названия (рис. 10). О. Шиндевольф [2223, 2224] назвал ее типостазом. Чередование длительных периодов стабильности таксонов с относительно короткими периодами дестабилизации [314] является ядром правила «перебегающего равновесия» [1034, 1550, 1666, 2318]. Вероятность обнаружения группы в палеонтологической летописи, при прочих равных условиях, прямо пропорциональна всем основным крите-

Некогерентная эволюция				Когерентная эволюция				В.А. Красилов, В.В. Жерихин			
Эпистандартная эв.		Стандартная эволюция						Л. Ван Вален			
Тахителия		Горотелия				Брадителия					
Квантовая-эволюция		Видообразование		Филетическая эволюция						Дж.Г. Симпсон	
Неоморф-ная фаза		Эпакме, анабазис, типогенез				Акме, типостаз, стасибазис		Паракме, катаба-зис, типоплиз		Э. Геккель, Д.Н. Соболев, О. Шиндевольф	
Филогерон-тия "второе детство"	Антеоморфная фаза			Палеоморфная фаза		Мезоморфная фаза				Р. Беллини	
	филогеронтия			Филзфебия		Филогеронтия				А. Хайетт, Ч. Бичер, А.У. Грабау	
						Филетическая старость				Э. Мойсисович, И. Помпецкий, В. Кобельт, Ш. Депере, Р. Ларже	
						Сверхспециали-зация				К. Бойрлен	
						Гиперморфоз				В.О. Ковалевский, Ш. Депере, Г.Ф. Осборн	
Дестабилиза-ция, деспеци-ализация	Взрывное появление			Направленное развитие				Сверхспециали-зация		К. Бойрлен	
	Адаптивная радиация			Прогрессивная специализация				Гиперморфоз		И.И. Шмальгаузен	
	Алломорфоз			Телеморфоз				Гипергенез		А.А. Парамонов	
	Аллогенез			Телегенез				Стасигенез		Б. Ренш, Дж. Хаксли, Дж.Г. Симпсон	
	Кладогенез			Анагенез				Стасигенез		В.О. Ковалевский, Ш. Депере, Г.Ф. Осборн, А.Н. Северцов, А.А. Парамонов, А.Л. Тахтаджян	
Специализация, идиоадаптация, идиогенез, теломорфоз											

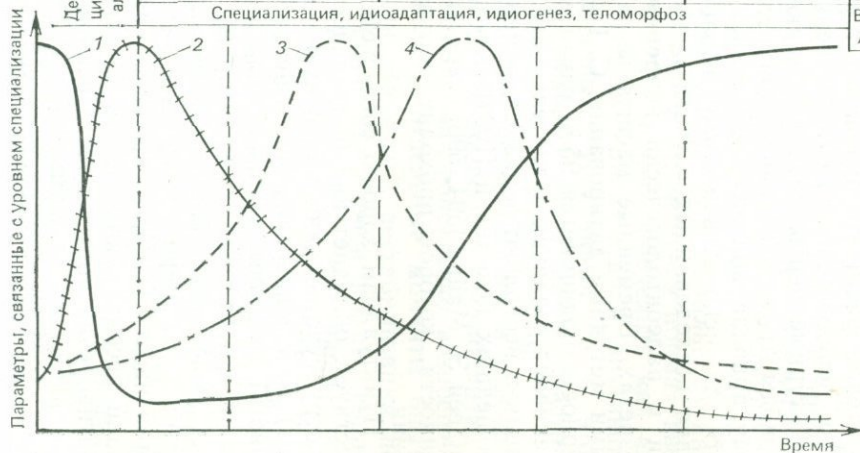


Рис. 10. Основные фазы полного филогенетического цикла (типичная смена форм адаптиогенеза), их свойства и классификация по разным авторам. Составил А. С. Раутиан.

1 — степень специализации: устойчивости, преэсменности, адаптации состояний развивающейся системы и направленности ее развития, снижение свободы выбора (изменчивости) и творчества; 2 — темп и уровень эманации (дестабилизации, вымирания): снижение устойчивости, преэсменности, адаптации развивающейся системы и направленности ее развития; 3 — темп диверсификации: дивергентной эволюции (адаптивной радиации); 4 — темп специализации (филетической эволюции) и рост целостности

риям биологического прогресса А. Н. Северцова [928]: фактическому таксономическому разнообразию и численности группы, широте ее географического и стратиграфического распространения [457]. Неполнота летописи будет объяснять избирательное выпадение переходных форм, если они приходится на фазы относительного биологического регресса и сравнительно скоротечны. Об этом говорит даже название «типолиз», данное этой фазе О. Шиндевольфом [2223, 2224]. На эти плохо представленные в летописи моменты филогенеза попадают начала важнейших морфологических перестроек, определяющие становление новых таксонов и смены направлений специализации (типогенез по О. Шиндевольфу). Позиции градуалистов и сторонников прерывистой эволюции отличаются лишь интерпретацией факта редкости переходных форм и, как можно видеть, в чем-то права каждая из сторон.

Правило «перемежающегося равновесия» (пунктуализма). Сформулированное С. Гоулдом, Н. Элдреджем [1550, 1666] и С. Стенли [2318], это правило гласит: в эволюции видов, как правило, чередуются длительные периоды стабильности, когда основные структурные черты вида сохраняются неизменными, и короткие периоды трансформации одной видовой формы в другую. В основу правила положен не столько массовый материал летописи, хотя он использован тоже, сколько ограниченное число интенсивно исследованных случаев видообразования в стратиграфически и палеонтологически непрерывных или почти непрерывных разрезах. Временные масштабы разрывов оценивались абсолютными методами датирования. С. Гоулд полагает, что этой закономерности подчиняется 95 % случаев видообразования, а С. Стенли оценивает различия в длительности периодов стабильности и трансформации в несколько порядков, измеряя ее предполагаемым числом прошедших поколений [1034]. Авторы связывают свои воззрения с идеей Э. Майра [594, 596] о «бутылочном горлышке» низкой численности, которое проходит популяция в процессе видообразования.

Пунктуализм хорошо согласуется с теорией. Пока система существует, обладает индивидуальностью и выделенностью в среде, ее структура сохраняет большую и меньшую устойчивость (гомеостаз) по отношению к возмущениям. Следовательно, даже непрерывный градиент внешнего воздействия или внутреннего возмущения, по отношению к которому система организована (обладает умвелтом), вызовет более или менее дискретную реакцию системы по мере преодоления возмущающим фактором порога устойчивости [1193, 1194, 1196]. Краткие неустойчивые фазы эманации ассоциируются с переходными формами. Пунктуализм не противоречит постепенности филогенеза, наставляя лишь на значительной и закономерной неравномерности темпа эволюции [1034]. Это правило постулирует скоротечность и неустойчивость переходных форм и широкое распространение в филогенезе фаз относительной устойчивости архетипа таксона и направления его специализации.

Не всякая сальтация несет большой заряд новизны с ее разрушительными последствиями. Довольно резкие филогенетические перестройки могут быть связаны с неотенцией и фетализацией [889, 1178, 1181], с переносом признаков с одного пола на другой [1193]. В этих случаях новое филогенетическое состояние имеет солидную исторически подготовленную базу, что в случае полноты материала легко опознать морфологически.

Правило «перемежающегося равновесия» было отчасти предвосхищено правилом происхождения нового наследственного признака В. Е. Руженцева, теоретически обоснованного М. А. Шишкиным [1178, 1180, 1181]. Это правило гласит: всякое новообразование в момент своего появления неопределенно и лишь пройдя испытание отбором, оно либо исчезает, либо становится полезным; изменчивость, отрицая наследственность, только при участии отбора сама становится наследственностью [887]. Формулировка В. Е. Руженцева указывает на исходную неустойчивость нового признака (а значит, до известной степени и его обладателя) и связь устойчивости с адаптацией. На значение и приоритет правила В. Е. Руженцева недавно указал Л. Ван Вален [2424].

Правило дестабилизации (эманации). Это правило сформулировал В. В. Жерихин [314], базируясь прежде всего на экспериментах Г. Х. Шапошникова [1147—1150, 2282] по детальному анализу смены адаптивных норм. Понятие «адаптивная норма» ввел И. И. Шмальгаузен [1184, 1192]. Его можно определить как ансамбль жизненных циклов, онтогенезов или их стадий, возникающих как исторически оправданный, устойчивый (и в этом смысле — адаптивный и наследственный) ответ на воздействия исторически типичной внутренней и внешней среды [514].

В опытах Г. Х. Шапошникова по эволюции тлей в условиях смены кормового растения наблюдалась резкая дестабилизация многих морфологических признаков на фоне резко возросшего уровня элиминации, достигавшего в отдельные моменты опыта 80—90 % численности популяции. За фазой дестабилизации последовала фаза стабилизации новой адаптивной нормы, сопровождавшаяся адаптацией к новому кормовому растению и понижением уровня элиминации до уровня контроля. Новая популяция имела морфологическую характеристику хорошего вида и практически полную репродуктивную изоляцию от контроля, т. е. предковой популяции. Смена адаптивной нормы, схематически изображенная на рис. 11, заняла 15 поколений тлей. Некоторые из результатов опыта недавно воспроизвел В. Б. Сапунов [912]; проведено еще несколько аналогичных экспериментов (см. 7.4).

Смена адаптивной нормы оказалась дискретной для популяции (частоты признаков) и градуальной для морфологических рядов переходных форм, преемственно связавших старую и новую нормы. Плавное смещение популяционной кривой изменчивости в область исторически нетипичных значений признаков (в духе классической схемы движущего отбора — рис. 12, а) должно вызвать дестабилизацию популяции. Это и наблюдалось

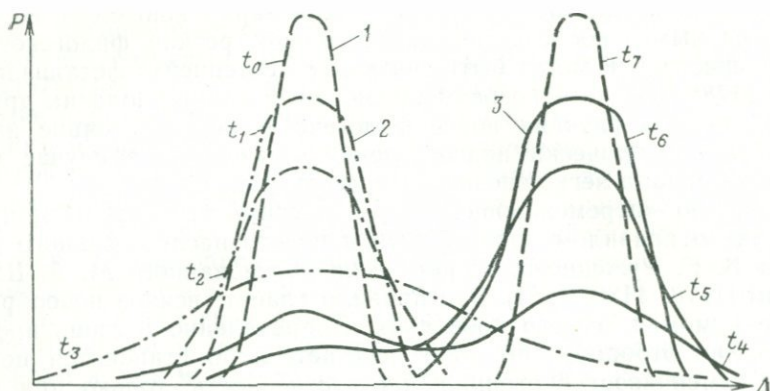


Рис. 11. Схема смены адаптивных норм в остром опыте Г. Х. Шапошникова. Составил А. С. Раутиан.

1 — старая и новая устойчивые адаптивные нормы; 2 — стадии эманации (дестабилизации) старой адаптивной нормы; 3 — стадии стабилизации (специализации) новой адаптивной нормы; t_0-t_7 — последовательные моменты времени; по абсциссе отложена величина (количественный показатель) признака (Δ); по ординате — частота соответствующих количественных значений величины признака (P)

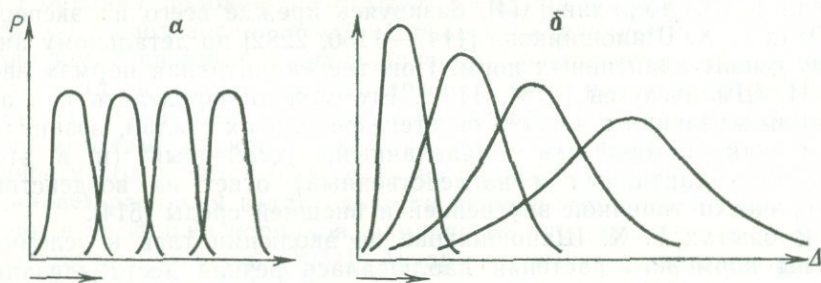


Рис. 12. Две версии движущей формы отбора:

а — классическая схема (по Н. В. Тимофееву-Ресовскому, Н. Н. Воронцову и А. В. Яблокову); б — схема движущей формы искусственного отбора в острых опытах Д. К. Беляева и сотрудников: наблюдается дестабилизирующий эффект движущей формы отбора (составил А. С. Раутиан по данным Д. К. Беляева). Стрелкой показано направление вектора отбора и времени

в опытах Д. К. Беляева [69] и сотрудников по искусственному движущему отбору (рис. 12, б). Градуальная смена адаптивной нормы популяции противоречит исторической обусловленности устойчивости ее адаптивной нормы. Снижение эффективности стабилизирующего отбора прежней нормы привело к ее дестабилизации. Снятие популяционных и некоторых организменных ограничений прежней нормы привело к мобилизации резерва изменчивости [1192], т. е. к повышению свободы выбора. Возросшая свобода творчества в сочетании с жестким стабилизирующим отбором устойчивых в новых условиях онтогенезов формируют новую адаптивную норму.

Эффективность движущего отбора в дестабилизированной популяции должна быть исчезающе мала: 1) дестабилизация пони-

жает наследуемость признаков и эффективность отбора по ним; 2) эффективный отбор признаков с низкой наследуемостью требует длительного времени [577], а затяжная дестабилизация — верная гибель; 3) чем сильнее движущий отбор смещает популяцию за пределы адаптивной нормы, тем слабее его направляющая роль. Область поисков новой адаптивной нормы ограничивается структурой обратимо мобилизуемого резерва изменчивости, определяющейся, в свою очередь, структурой прежней нормы, а не эффективностью движущего отбора.

Палеонтология не осталась в стороне от исследования дестабилизации, особенно трудного для нее по причине редкости переходных форм. Одно из филогенетических правил Э. Д. Копа [1457] гласит: перед моментом вымирания группа, как правило, повышает свое таксономическое разнообразие. Речь идет, очевидно, о неоднократных попытках вымирающей группы выйти из экологического кризиса путем смены направления специализации (немыслимого без дестабилизации). Но все попытки кончались лишь формированием короткоживущих таксонов. Это правило связывает процессы дестабилизации как с вымиранием, так и с типогенезом. Правило возникновения нового наследственного признака В. Е. Руженцева, концепции квантовой эволюции [952, 1150, 2282] и пунктуализма явились важными шагами в понимании чередования фаз специализации и эманации, а также неустойчивости и скоротечности последней. Наконец, само правило дестабилизации сформулировал палеонтолог В. В. Жерихин. На ископаемом материале продемонстрированы дестабилизации целых экосистем и связанные с ними волны вымирания и появления новых групп [367, 368, 457].

Правило прогрессивной специализации. Если в процессе развития устойчивость и защищенность системы от внешних и внутренних возмущений растет, т. е. идет процесс прогрессивного приспособления в избранном направлении, то мы встречаемся со специализацией [313]. Говорить о постоянстве направления специализации можно только применительно к избранному уровню рассмотрения, поскольку всякое изменение состояния эволюлирующей системы требует известного нарушения устойчивости — дестабилизации, а следовательно, и нарушения направленности. Иерархия корреляционных систем организма и их координированных изменений в филогенезе [1192, 1196, 1197] — та биологическая реальность, которая стоит за этими уровнями рассмотрения, отраженными, в частности, в таксономической иерархии. Низшим уровнем специализации будет процесс стабилизации фенотипов определенного класса.

Прогрессивная, длительное время не прерывающаяся на данном уровне рассмотрения, специализация, сохраняющая архетип таксона соответствующего ранга и направление адаптивного совершенствования, является воплощением постепенного преемственного и наиболее безопасного в отношении вымирания развития, составляющего основной фон филогенетических событий. На-

против, резкое возмущение системы, крупное приращение структурной новизны ослабляет преэминентность, форсирует забвение прежнего адаптивного опыта, нарушает устойчивость канала развития—филокреода [647], меняя направление специализации.

Особенно ярко прогрессивная специализация проявляется в явлениях параллелизма, когда независимые потомки общего предка сохраняют тенденцию приобретения гомологичных признаков и целых функциональных аппаратов. Эта тенденция нашла отражение в явлениях гомоплазии (Дж. Рей Ланкастер), понятиях латентной, потенциальной (Г. Осборн), косвенной или параллельной (В. Е. Руженцев) гомологии [291, 887]. Об этом же говорят правила гомологических и гетерологических рядов Э. Копа [1457], схематически показанных на рис. 13—15. Явления параллельной и итеративной эволюции, в частности правило параллельного достижения разными родственными филогенетическими линиями приблизительно одного уровня организации [1033, 1457, 2287], нашли

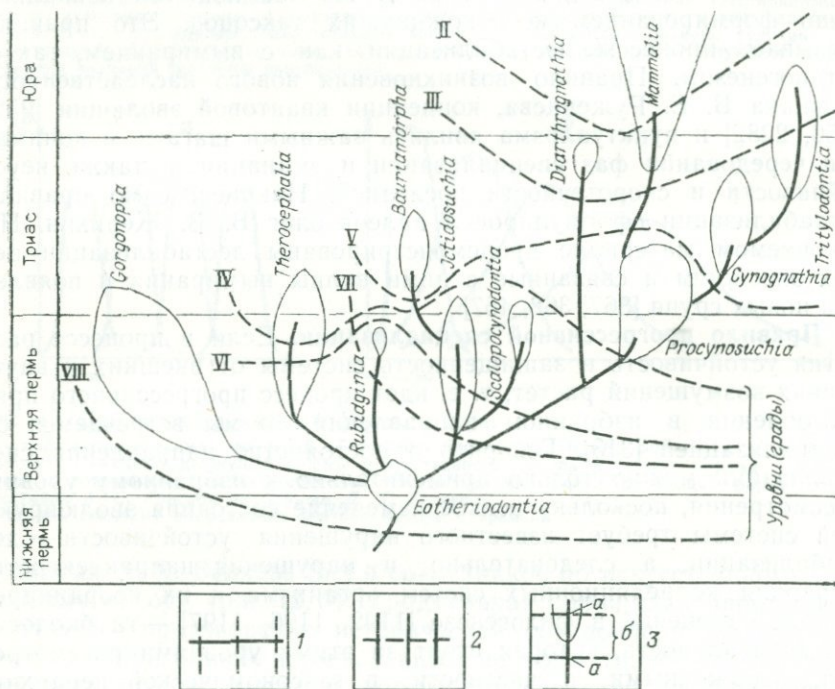


Рис. 13. Аристогенез в эволюции териодонтов. По Л. П. Татаринову.

Кривые, пересекающие филогенетические линии, соответствуют уровням (грамдам), на которых приобретались характерные для млекопитающих признаки; II — звукопроводящий аппарат из трех слуховых косточек, III — челюстное сочленение между зубной и чешуйчатой костями, IV — мягкие, снабженные собственной мускулатурой губы, V — несколько расширенные большие полушария головного мозга, VI — зона усиленного кровоснабжения на губах, связанная, по-видимому, с формированием зачаточных вибрисс, VII — трехбугорчатые щечные зубы, VIII — верхние обонятельные раковины; ряды Э. Д. Копа; 1 — гомологические, 2 — гетерологические; 3 — сопряжения филогенетических линий с уровнями (граммами): а — мутации В. Вагнера, ректиградации или аристогенезы Г. Ф. Осборна, б — аллоиметроны Г. Ф. Осборна

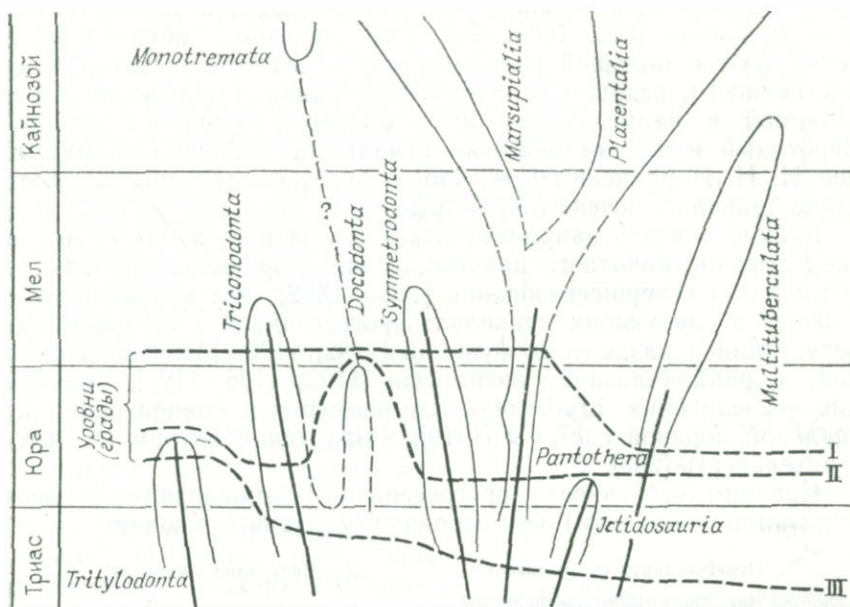


Рис. 14. Аристокенез в эволюции мезозойских млекопитающих. По Дж. Симпсону.

I — телэнцефалический мозг; остальные усл. обозначения см. на рис. 13

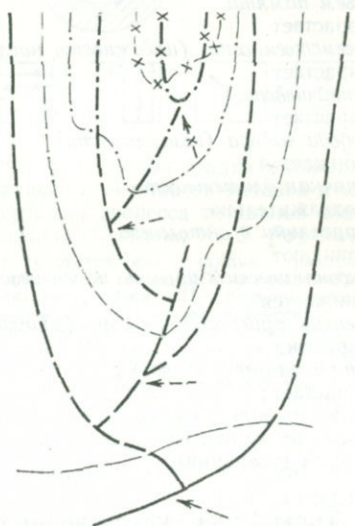
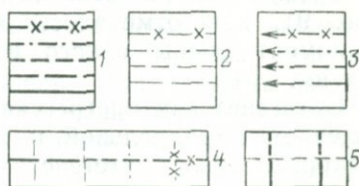


Рис. 15. Схема филогенеза в соответствии с концепцией аристокенеза. Составил А. С. Раутиан.

1 — филогенетические линии; 2 — границы уровней организации; 3 — моменты приобретения ключевых ароморфозов вышестоящих уровней организации; ряды Э. Д. Копэ: 4 — гомологические, 5 — гетерологические



отражение в представлении о вертикальной и горизонтальной классификации [883, 1033]. Эти эмпирические обобщения свидетельствуют о большой роли начальных условий развития и преемственности, ведущих к проявлению одних и тех же латентных потенций в параллельных линиях специализации [74, 592, 975]. Вероятный механизм действия начальных условий был рассмотрен Н. Н. Иорданским [444, 445] и будет описан при характеристике правила ключевого ароморфоза.

Можно указать направления специализации, характерные для всех стволов животного царства, удовлетворяющих правилу прогрессивного совершенствования [1130, 1382]. Эти направления отражены в следующих правилах: прогрессивной дифференциации, интеграции и разделения функций [1192, 1196, 1382]; автономизации и рационализации онтогенеза [1192, 1196, 1197]; цефализации — увеличения относительных размеров и концентрации центральной нервной системы [1919]; возрастания активности и чувствительности [250].

Сравним особенности прогрессивной специализации и дестабилизации (эманации) как основных модусов эволюции:

Прогрессивная специализация	Дестабилизация (эманация)
<i>Соотношение запоминания и забвения</i>	
Запоминание превосходит забвение	Забвение превосходит запоминание
<i>Надежность запоминания</i>	
Возрастет	Понижается
<i>Объем памяти</i>	
Возрастет	Понижается
<i>Преемственность (надежность наследования, наследуемость)</i>	
Возрастет	Понижается
<i>Устойчивость</i>	
Возрастет	Понижается
<i>Свобода выбора (изменчивости)</i>	
Понижается	Возрастет
<i>Типичная длительность</i>	
Продолжительна	Очень коротка
<i>Корреляции в онтогенезе</i>	
Возникают	Разрушаются
<i>Таксономический уровень изменчивости признаков</i>	
Понижается	Возрастет
<i>Степень приспособленности (адаптированность)</i>	
Возрастет	Понижается
<i>Направленность эволюции</i>	
Возрастет	Понижается
<i>Предел развития (эволюции) в соответствии с данным модусом</i>	
Персистирование, или переход к дестабилизации (эманации)	Разрушение структуры (вымирание), или переход к специализации

Третий из качественных режимов (модусов) развития (см. рис. 9), как отмечалось, является переходным и наблюдается в момент смены одного из двух основных модусов эволюции другим.

Онтогенез как прогрессивная специализация. Ярчайшим проявлением параллельной и итеративной специализации является повторяемость онтогенетических процессов — индивидуальной

специализации организмов каждого вида. В высшем проявлении онтогенез многоклеточных абсолютно необратим и сопровождается программируемой смертью. У простейших онтогенез обратим, а особь потенциально бессмертна. Строго не ограниченные определенной стадией жизненного цикла процессы генетического обмена у прокариот принципиально допускают существование прокариотического бионта, развивающегося в разные моменты жизни на базе разных геномов. По этому важнейшему признаку у них оказывается неопределенная грань между индивидуальным и историческим развитием. Перечисленные типы организации (прокариоты — простейшие — многоклеточные) могут рассматриваться как узловые стадии разделения процессов онто- и филогенеза (рис. 16). Биологический смысл их разделения заключается в снятии противоречия между высокой организацией, требующей для своего осуществления высокого уровня устойчивости и автономности [1192, 1196], и требованием высокой лабильности, свободы творчества для продолжения развития. Снятие это осуществлено путем разделения проявлений жизни на популяционный и организменный уровни организации.

Популяция — низко организованная система с относительно

слабыми связями между гомономно построенными, автономными и взаимозаменяемыми элементами (особями), способная существовать продолжительное время, но медленно и обратимо специализирующаяся (обучающаяся), оказывается способной к эволюции. Организм — высокоорганизованная система с весьма сильными связями между гетерономно построенными, уникальными (незаменимыми), но подчиненными целому элементами (органеллами, органами, тканями), имеющая ограниченный срок существования вследствие совершенства памяти и необратимости процессов

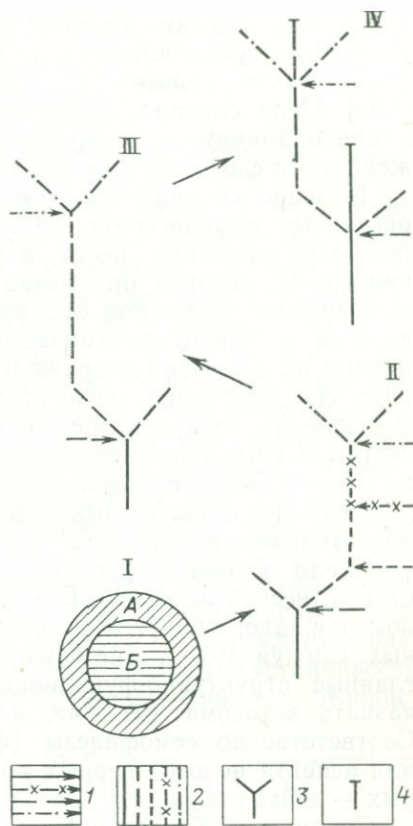


Рис. 16. Узловые стадии становления типичного онтогенеза метазоа и метафита как процесса тотальной специализации. Составил А. С. Раутиан.

I — гипотетическая стадия разделения сомы (A) и гермы (B); схемы изображения онтогенезов: II — прокариотического организма; III — эукариотического простейшего; IV — метазоа и метафита; 1 — вставки чуждой гермы в процессы онтогенеза; 2 — фазы онтогенеза, осуществляющиеся без вмешательства новой гермы; 3 — размножение; 4 — смерть

быстрого обучения (специализации). Сопряжение между обоими уровнями осуществляется благодаря процессу размножения, а обратная связь — благодаря процессам отбора (выбора) [1192, 1193, 1196]. Цена снятия отмеченного противоречия — регулярная эманация индивидуальной организации и опыта в процессах размножения, а в своих высших формах — смерть.

Правило специализации экто- и эндосоматических подсистем организма в филогенезе. Адаптация как выражение прогрессивной специализации носит характер прогрессивной оптимизации целого. Пути этой оптимизации сталкиваются с ограничением: оптимизация целостной системы по каждому параметру осуществляется в ущерб оптимизации по любому другому параметру в меру их взаимной сопряженности [754, 859, 1223]. Поэтому процесс специализации осуществляется тем легче и быстрее, чем меньшее число противоречивых структурно-функциональных подсистем в него вовлечено. Действительно, обычно процесс специализации удается особенно тщательно проследить на примере отдельных функциональных подсистем [19—21], например опорно-двигательного аппарата [215, 495, 1023].

Число главных функций, на которые делается адаптивная ставка, всегда невелико. Все прочие эволюируют в координационном порядке, обслуживая в конечном счете оптимизацию главных. Следуя духу, но не букве определений А. Н. Северцова [926], главные структурно-функциональные подсистемы целого можно назвать эктосоматическими, а подчиненные — эндосоматическими. Соответственно семофилезы (филогенетические изменения части или аспекта целого) первых можно назвать проталлаксами, а вторых — дейталлаксами.

Сравним особенности двух основных классов функциональных систем организма, отличающихся по характеру семофилеза в процессе прогрессивной специализации и роли в обеспечении адаптации целого организма:

Эктосоматические системы	Эндосоматические системы
<i>Типы семофилезов, осуществляющихся в процессе специализации</i>	
Проталлаксы	Дейталлаксы
Количество в организме	
Малое	Очень большое
Роль в процессе адаптации к внешней среде	
Возрастающая	Понижающаяся
Роль в процессе коадаптации частей целого	
Понижающаяся	Возрастающая
<i>Вклад в достигнутую приспособленность организма</i>	
Преимущественно — устойчивость к внешней среде	Преимущественно — координация частей и поддержание целостности
<i>Внутренняя дифференцировка функциональной системы</i>	
Прогрессивная	Ограниченная, распространены редукции
<i>Семофилез отношений к организму, как части к целому</i>	
Прогрессивная эмансипация в рамках целого организма	Прогрессивное подчинение целому организму

Роль в стратегии эволюции организма

Определяющая

Роль в поддержании устойчивости

Поддержание направления специализации —
гомеорезис филогенеза

Компенсаторная

Поддержание каждого состояния
в их последовательном ряду —
гомеостазис таксона

Наиболее характерные формы специализации принимает, когда значительный и долгосрочный прогресс устойчивости (адаптации) достигается при участии минимума эктосоматических подсистем. При этом прогресс будет достигаться при минимуме новизны и опасности вымирания, а направление специализации будет в максимальной степени сохраняться.

Эктосоматические подсистемы по мере их прогрессивной специализации все в возрастающей степени берут на себя функции поддержания устойчивости целого во внешней среде. Это сопровождается дифференцировкой, ростом индивидуальности и эманипированности в рамках целого. Специализация эктосоматических подсистем достигается ценой прогрессивного подчинения им специализации эндосоматических подсистем и ограничения возможностей независимой от них специализации последних. Такой путь ведет к нарушению целостности (понижению адекватности внутреннего умweltа), причем, как ни странно, в результате развития, направленного на достижение все большей устойчивости целого. Относительно бесконфликтный, направленный и безопасный путь специализации ведет к накоплению внутренних противоречий устойчивости (достигнутого уровня адаптации) и лабильности (свободы выбора и перспективы адаптиогенеза). Эти противоречия сначала останавливают, а затем и разрушают данное направление специализации. Основные фазы процесса прогрессивной специализации приведены на рис. 10. Пример такого процесса, исследованного Т. Уэстоллом [2482] для двоякодышащих рыб, показан на рис. 17.

Правило адаптивной редукции. Оптимизация (адаптация) целого возможна не только за счет дифференцировки и усложнения структуры, при структурном превосходстве системы над средой, но и за счет упрощения структуры — сокращения затрат на поддержание частей (аспектов), функциональное значение

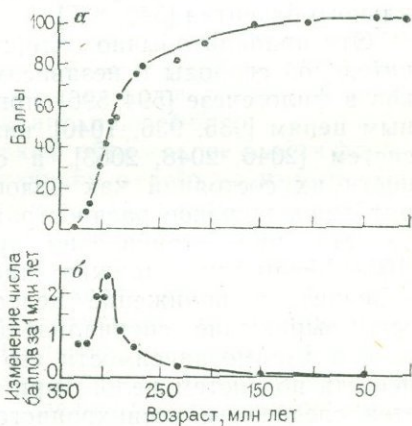


Рис. 17. Специализация и темп аристокенеза двоякодышащих рыб от силура (по реконструкции) до наших дней. По Т. С. Уэстоллу.

а — уровень специализации — степень обновленности признаков (преобразования в направлении их современных модальностей), выраженная в условных средних баллах; *б* — темп аристокенеза — скорость обновления признаков, осуществлявшегося в нескольких параллельно развивавшихся филетических линиях

которых в поддержании устойчивости не оправдывает себя. Возрастающая роль эктосоматических подсистем по мере специализации понижает относительную адаптивную ценность многих эндосоматических подсистем, для которых и характерны явления адаптивной редукции. В условиях специализации морфофизиологический прогресс протекает параллельно с редукцией; эти процессы как минимум компенсируют друг друга (телогенез) или даже редукция опережает морфофизиологический процесс (катагенез, гипогенез, рационализация онтогенеза [1197]).

Разнообразные формы вторичного упрощения и односторонний морфофизиологический прогресс немногих эктосоматических подсистем (наравне с эволюционными тупиками и вымиранием) — весьма характерные спутники специализации [805, 935, 1197]. Поэтому указания на роль специализации в процессах ароморфной эволюции появились лишь в самое последнее время [933—936], хотя, как мы уже знаем, общий рост уровня организации в конечном счете должен достигаться именно вследствие процессов специализации.

Правило мозаичной эволюции. Данное правило свидетельствует о широком распространении в филогенезе неравномерностей темпов специализации разных структурно-функциональных подсистем целого [594, 935, 1033, 1040]. Статическим его аналогом является правило гетеробатмии — разной эволюционной продвинутости разных частей целого [935, 936, 1040], а онтогенетическим — правило исторического гетерогенезиса стадий индивидуального развития [540, 887].

Эти правила обычно интерпретируются как свидетельство значительной свободы и независимости поведения отдельных признаков в филогенезе [594, 596], принадлежащих разным координационным цепям [935, 936, 1040], низкой целостности филогенетических систем [2046, 2048, 2053], а следовательно, низкой преемственности их состояний как целого. В пользу такой позиции говорит лишь широкое распространение и наглядность явлений мозаичности при становлении ароморфных групп высокого ранга [1033], которому должна предшествовать глубокая эманация, а значит, и понижение целостности. Однако само становление есть выражение специализации — повышения устойчивости целого и взаимозависимости его частей. Эволюционная разноуровневость подсистем целого при гетеробатмии [935, 936, 1040] является следствием несинхронного появления признаков нарождающегося таксона. При этом организация переходных групп обычно совмещает признаки предкового и дочернего таксонов с чертами собственной специализации. Реальные предковые формы лишь в редких случаях бывают промежуточными по организации, как это обычно полагалось до начала палеонтологической эры в филогенетике [1033, 1034]. Сама возможность поляризации признаков по уровням говорит о направленности и преемственности несинхронных, но взаимообусловленных семофилезов целого.

Особенно ярко противоречие мозаичности и ортогенетической

направленности эволюции выразилось в концепции аристокенеза Г. Осборна [291, 2046, 2048, 2053]. Однако все эти факты приходят в согласие, если предположить, что главной причиной мозаичности является запрет на синхронную оптимизацию многих разноплановых эктосоматических подсистем целого и большие порции кратковременно получаемой новизны, которых требует такая синхронная оптимизация. Это хорошо согласуется с мнением А. Л. Тахтаджяна, что при освоении новой адаптивной зоны меняются в первую очередь те подсистемы, которые определяют адаптацию к новым условиям; остальные подсистемы отстают в своем филогенетическом развитии [935, 936, 1040]. При этом эффект мозаичной эволюции представляет собой следствие не мозаичной организации, а, напротив, целостности филогенетической системы и согласованности составляющих его семофилезов. Таким образом, мозаичность эволюции — следствие комплексной оптимизации целого, которая возможна только как процесс последовательной (несинхронной) оптимизации отдельных его блоков, смены ролей экто- и эндосоматических подсистем, а значит, и смены направлений специализации.

Правило инадаптивной специализации. Правило отражает необходимую односторонность и противоречивость специализации целого. Накапливающиеся в этом процессе противоречия целого и частей (нарушение адекватности внутреннего умвельта), устойчивости и способности к изменению (ограничения свободы творчества) и т. п. в конечном счете начинают тормозить дальнейшую прогрессивную специализацию в данном направлении, затрудняя смену ее направления, ставя развивающуюся систему под угрозу гибели. Все эти оборотные стороны специализации могут рассматриваться как инадаптивные ее последствия, «плата» за приобретенную устойчивость — адаптацию [495].

Инадаптивная специализация, таким образом, не особая форма специализации, а термин для обозначения одного из имманентно присущих ей свойств. Интерпретация особенностей организации одного таксона как инадаптивных по сравнению с другим позволяет объяснить причину явления конкурентного вытеснения, биологического регресса инадаптивного таксона на фоне процветания экологически близкого, но эвадаптивного, по терминологии А. П. Расницына, таксона [859]. Экологически близкие таксоны, достигшие сравнимого уровня специализации, могут отличаться по инадаптивным последствиям и, следовательно, перспективам будущей специализации.

Д. Роза обратил внимание на относительную «скороспелость» инадаптивных и «запоздалость» эвадаптивных таксонов [291]. Действительно, тем легче и быстрее протекает прогрессивная специализация, а инадаптивность приобретает критические размеры, чем более односторонен этот процесс, чем меньшее число эктосоматических подсистем его определяет, чем более они индивидуальны и чем в большей степени определяют судьбу эндосоматических подсистем целого. «Запоздалые» таксоны, напротив, бла-

годаря низкому темпу специализации могут обеспечить более гармоническое развитие целого с участием большего числа эктосоматических подсистем и более полной компенсацией их одностороннего развития эндосоматическими подсистемами, т. е. позволить менее противоречивое и более компромиссное развитие функциональных систем целого [859]. В процессе филогенеза крупного таксона первым биологического прогресса достигает обычно наиболее инадаптивный подтаксон, который вскоре последовательно сменяют все более эвадаптивные подтаксоны. Наличие двух таких смен Д. Роза считал правилом.

Правило итеративной эволюции. Если некоторое направление прогрессивной специализации исчерпало себя вследствие накопления груза инадаптивности (что завершается той или иной формой биологического регресса), то в сходном направлении может возникнуть новый цикл прогрессивной специализации, начальные этапы которого, естественно, будут уступать по уровню специализации конечным звеньям предыдущего цикла. Такой повторяющийся во времени процесс прогрессивной специализации в очень близком направлении, начинающийся каждый раз от родственных, часто персистирующих, но слабоспециализированных в данном направлении форм, составляет содержание итеративной эволюции [864]. Иногда итерация (возврат) осуществляется путем вторичной деспециализации (например, путем фетализации) инадаптивного филума [248]. Итеративная эволюция — особый случай широко понимаемого явления параллелизма. Повторение очень близких направлений специализации свидетельствует о большой специализации предка итеративных филогенезов, что хорошо согласуется с его персистированием. Сами итеративные филогенезы чаще всего являются гиперморфными линиями, завершающимися вымиранием или реже фетализацией, но не персистированием. Итеративная эволюция показывает, что порой проще создать новое, сходное с прежним, направление специализации, чем избавиться от накопленного груза инадаптивности.

Примеры итеративной эволюции известны в филогенезе двусторчатых моллюсков [24], аммонитов [887, 864], акул [248] и других групп.

Правило адаптивной радиации. Стабилизация новообразования на каждом уровне рассмотрения по отношению к итогу прежней стабилизации представляет собой в большей или меньшей степени смену направления специализации. Это хорошо согласуется с представлением И. И. Шмальгаузена об аллогенезе [805, 1197], при котором освоение таксоном новой адаптивной зоны начинается с одной или немногих субзон [952]. Напротив, при разделении первоначально широкой адаптивной зоны предка на субзоны [952] причиной адаптивной радиации является специализация каждого из подтаксонов, достигающаяся путем интенсивной эксплуатации части ресурсов адаптивной зоны предка. Эти два способа адаптивной радиации нельзя считать альтернативными: любая специализация до известной степени изменяет

адаптивную зону, а любая смена адаптивных зон немыслима вне специализации.

Однако в пределах заданного направления прогрессивной специализации таксономический уровень, на котором осуществляется адаптивная радиация, будет убывать пропорционально достигнутому уровню специализации (рис. 18). После эманации, если не наступает вымирание, прежде всего происходит стабилизация структурного типа нового таксона, останавливающая дальнейшую эманацию. На базе еще достаточно широкого спектра изменчивости, но уже более совершенного механизма запоминания но-

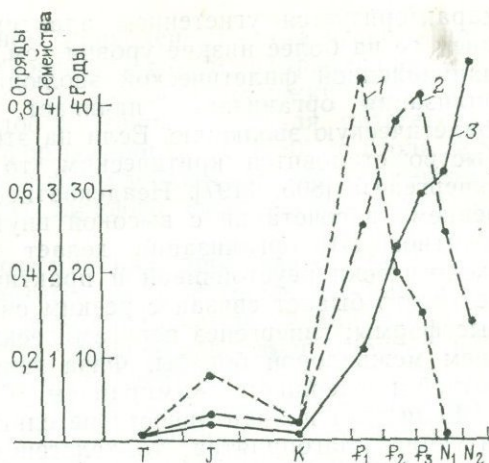


Рис. 18. Падение таксономического уровня, на котором протекала адаптивная радиация млекопитающих, по мере их прогрессивной специализации. По Дж. Г. Симпсону.

Скорость появления (число соответствующих таксонов за 1 млн. лет — отложено по ординате); 1 — отрядов, 2 — семейств, 3 — родов

вообrazований активизируется адаптивная радиация. Поскольку устойчивость нового таксона еще невелика, большинство радирующих ветвей окажутся недолговечными. Более продолжительную историю будет иметь ветви, продолжающие процесс специализации в избранном направлении, а значит, приобретающие все большую ограниченность и устойчивость (адаптацию). Именно этот процесс, первоначально расчленяющий единую адаптивную зону на субзоны, со временем начинает постепенно замедлять дальнейшую адаптивную радиацию на данном таксономическом уровне и все больше стимулировать ее на следующем, более низком (см. рис. 9). Возрастающая устойчивость предыдущего иерархического уровня будет оказывать все более канализирующее воздействие на эволюцию нижележащего, вводя его в русло прогрессивной специализации.

Правила типичной смены фаз филогенетического цикла и адаптиогенеза отражают характерную последовательность событий процесса прогрессивной специализации (см. рис. 10). Ему всегда предшествует эманация (типолиз). Стабилизация основ организации нового таксона соответствует фазе типогенеза [2223, 2224]. Эти обычно плохо документированные краткие фазы часто рассматривают как одну [291, 952, 721, 1670]. Фиксация таксономического уровня рассмотренной специализации позволяет в начале этого процесса выделить фазу кладогенеза [1773] — адаптивной радиации таксона на подтаксоны следующего за ним уровня [2045, 2050]. Сменяющая ее фаза телогенеза [805, 1040, 1197]

характеризуется угнетением адаптивной радиации и перемещением ее на более низкие уровни (см. рис. 18), а также развитием направленной филетической эволюции [952]. Прогрессивная стабилизация организации начинает постепенно останавливать и филетическую эволюцию. Если на этом пути груз инадаптивности быстро становится критическим, то телогенез сменяется фазой гипергенеза [805, 1197]. Неадекватность внешнего умweltа внутреннему в сочетании с высокой внутренней устойчивостью (константностью) организации делает гипергенную специализацию экологически неустойчивой и практически необратимой. Гипергенез часто бывает связан с резким снижением (некоторые островные формы; гипергенез перигамических признаков) или усугублением межвидовой борьбы. Фаза гипергенеза обычно бывает короткой и завершается вымиранием [805, 1197].

Если груз инадаптивности не слишком велик, а экологическая ситуация благоприятна, то телогенез может смениться стасигенезом [1771, 1772], для которого характерен очень устойчивый структурный тип. Эволюционируют очень немногие «поверхностные» признаки, направленность преобразований мала, некоторые признаки обратимы (брадителля [952]), характерно персистирование, иногда весьма продолжительное. Именно среди стасигенных форм обнаруживаются «живые ископаемые» [936].

Полный филогенетический цикл адаптиогенеза завершается эманацией, ведущей к вымиранию или смене направления специализации. Причиной этого являются издержки высокой устойчивости и инадаптивности, не обеспечивающие необходимый прирост или смену приспособленности в рамках прежнего направления прогрессивной специализации (эффект «черной королевы» Л. Ван Валена [2421—2423]).

Из всех онтогенетических стадий перспективы специализации при прочих равных условиях максимальны для дифинитивной стадии [1178—1181]. Поэтому частичный или практически полный отказ от нее путем фетализации или неотении часто в достаточной мере понижает груз инадаптивности, порождая обычно близкое к прежнему, иногда итеративное, направление специализации. Примеры такого рода описаны среди аммонитов [887], акул [248] и других групп. Такое отступление на исторически в значительной мере подготовленные позиции и потому наименее опасное можно назвать гипогенезом [1197]. Особенно широко гипогенез распространен у форм с относительно слабоэмбрионизованным развитием, поскольку отступать легко только на свободно живущую стадию онтогенеза. Поэтому гипогенез характерен, например, для эволюции анамний, но не характерен для амниот. При чередовании активных и покоящихся стадий (членистоногие) даже значительная эмбрионизация — не помеха [560, 1061, 1062, 1063].

Итак, основными стадиями филогенетического цикла адаптиогенеза являются: типоллиз (эманация, дестабилизация) — кладогенез (адаптивная радиация) — телогенез (прогрессивная спе-

специализация в самом типичном проявлении) — стасигенез (или гипергенез). Главная причина ограниченности, направленности и закономерности филогенетического цикла — издержки роста устойчивости — качественно подобна таковой и для онтогенеза. Следовательно, многократно сформулированное [250] и столь же часто отвергавшееся [291] правило подобия онто- и филогенетических циклов имеет больше здравого смысла, чем принято считать.

Правило прогрессивной эволюции или ароморфоза. Эволюция не ограничивается только частным морфофизиологическим прогрессом немногих эктосоматических подсистем организма (специализация). Последовательно сменяющие друг друга направления специализации могут привести к более или менее комплексным преобразованиям организации, охватывающим разнообразные функциональные подсистемы целого, выводящие своего обладателя на новый более высокий уровень организации по сравнению с его предками. Обычно это сопровождается проникновением в ранее недоступную адаптивную зону или образованием новой адаптивной зоны путем принципиальной реорганизации отношений с ранее эксплуатировавшимися факторами среды. Такого рода изменения, связанные с общим прогрессом организации, А. Н. Северцов назвал ароморфозами [926]. Комплексность и взаимная согласованность прогрессивных изменений повышает общее организационное превосходство обладателя ароморфоза над средой, позволяющее, в силу теоремы о необходимом разнообразии [1163, 1223], более разнообразно, активно и, главное, избирательно относиться к факторам среды, дифференцированно оценивая их роль в собственном умелье. Организационное превосходство — наиболее общая предпосылка выработки специфической адаптации к факторам среды, основанная на росте жизнеспособности, а не плодовитости в общем балансе приспособленности [1192, 1197].

Последнее обычно влечет рационализацию отношений организма со средой и рост коэффициента полезного действия эксплуатации ресурсов [689].

Возникновение ароморфозов наблюдается в немногих филогенетических ветвях на каждом данном уровне рассмотрения, но наличие известного количества ароморфных групп в любой момент геологической истории свидетельствует о характерности этого явления для филогенеза в целом. Значительные биологические достоинства ароморфоза, требующие высокого уровня структурной новизны, хорошо согласуются с наличием сильных ограничений на эволюцию в этом направлении. Общий прогресс организации не удается уложить в рамки одного направления специализации, поскольку либо уровень рассмотрения оказывается настолько общим, что данное преобразование выглядит достаточно частной специализацией, либо, при понижении уровня рассмотрения, оно оказывается настолько сложным, что сталкивается с запретом на синхронную оптимизацию многих параметров

целого и на большие порции кратковременно получаемой новизны, необходимые для такой синхронной оптимизации.

Неопределенно длительный и направленный прогресс адаптации невозможен в силу возникающего при этом конфликта устойчивости (приобретенного уровня адаптации) и свободы творчества (перспектив будущей адаптации). Отсюда нами был сделан вывод: ароморфоз как специальная форма эволюции [1040], ведущая непосредственно (без смены модуса) к ароморфозу, оказывается теоретически невозможным. Необходимость смены направлений специализации говорит о риске вымирания на пути к достижению ароморфоза.

Правило ключевого ароморфоза. Н. Н. Иорданский [444, 445, 447] первый подытожил различные соображения о невозможности ароморфной эволюции: 1) путем параллельного синхронного приобретения всего синдрома ароморфных признаков; 2) путем случайного поиска каждого отдельного признака весьма сложного и взаимосогласованного синдрома ароморфных признаков; 3) при отсутствии априорной направленности такого процесса определенными начальными условиями. Главная проблема ароморфной эволюции, по Н. Н. Иорданскому, — вскрытие механизма, направляющего последовательное приобретение сложного комплекса взаимосогласованных признаков в филогенезе. Решать эту проблему он предлагает в концепции ключевого ароморфоза, явившейся развитием представления Э. Майра [594] о ключевых признаках.

Ключевой ароморфоз — это морфофизиологический признак или свойство, приобретение которого имеет не только важное значение для своего обладателя (благодаря чему он только и может стабилизироваться [887, 1178—1181] и выполнить свою ключевую роль), но также существенно изменяет взаимоотношения его функциональных подсистем (внутреннего умвелта). Обычно это происходит путем снятия одного из коренных инадаптивных противоречий организации его филогенетического предка, ведя к переоценке значимости, ценности, функциональных подсистем организма (эволюирующей системы) в целом [859]. Тем самым оно (снятие) открывает на базе прежней организации новое перспективное направление специализации, новые возможности функционирования и эволюции функциональных подсистем целого.

Наиболее проработанным примером ключевого ароморфоза является становление синдрома дефинитивных признаков рептилий на базе их амфибийных предков. В качестве ключевого ароморфоза предлагается рассматривать активизацию легочного дыхания путем оптимизации функции всасывания воздуха в легкие. Это обусловило освобождение кожи от присущей амфибиям функции интенсивного газообмена, что, в свою очередь, позволило сделать кожу сухой, ороговевающей, служащей механической и гидроизолирующей защитой. Освобождение венозной крови от функции переноса кислорода от кожи к сердцу дало возможность разделить венозный и артериальный токи крови, вплоть до фор-

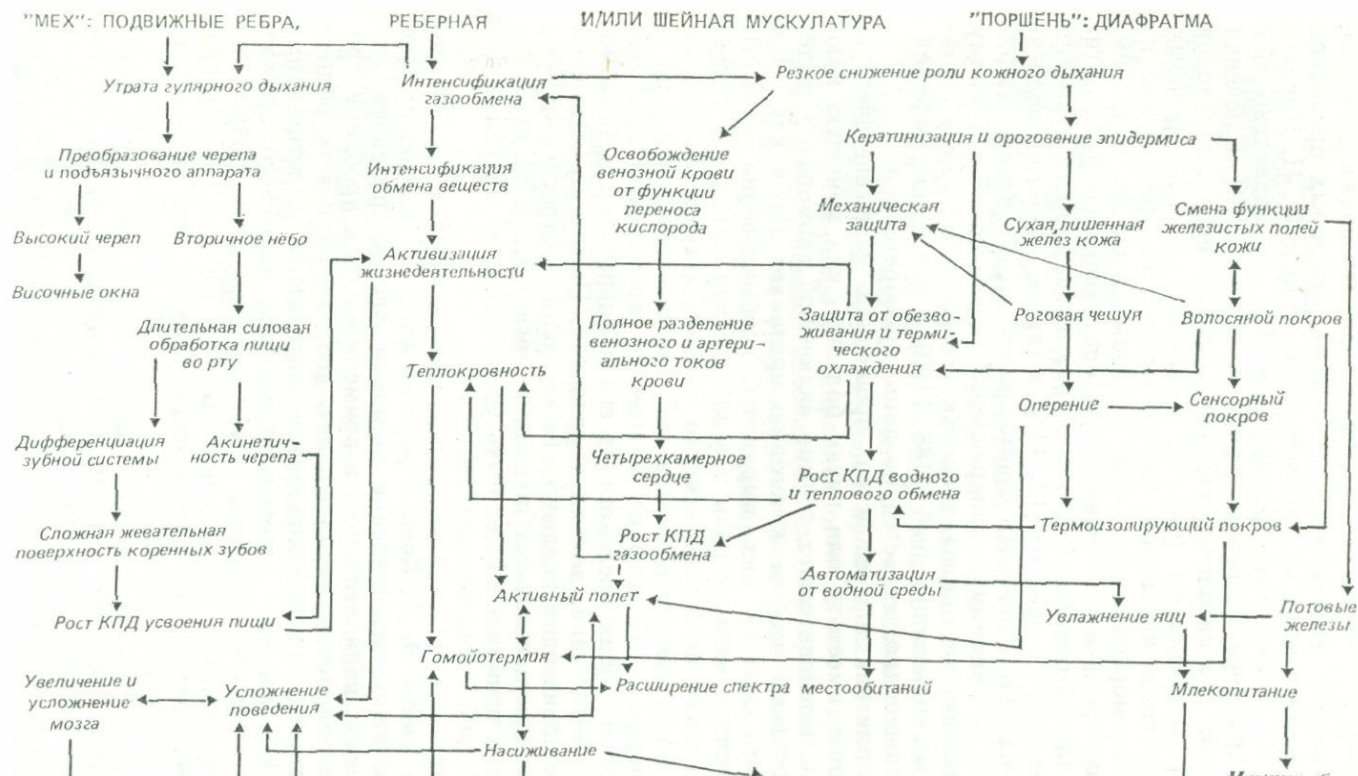
мирования четырехкамерного сердца. На рис. 19 показано, что появление многих рептилийных черт и даже некоторых признаков птиц и млекопитающих обусловлено выявленным Н. Н. Иорданским [444, 445] ключевым ароморфозом. Им же приведено еще несколько примеров из разных групп животных [444]. Ключевая роль оперения в становлении синдрома дефинитивных признаков птиц [865] показана на рис. 20. Большинство рассмотренных в этих примерах признаков выводятся не непосредственно из ключевого ароморфоза, а из свойств, порожденных его наличием.

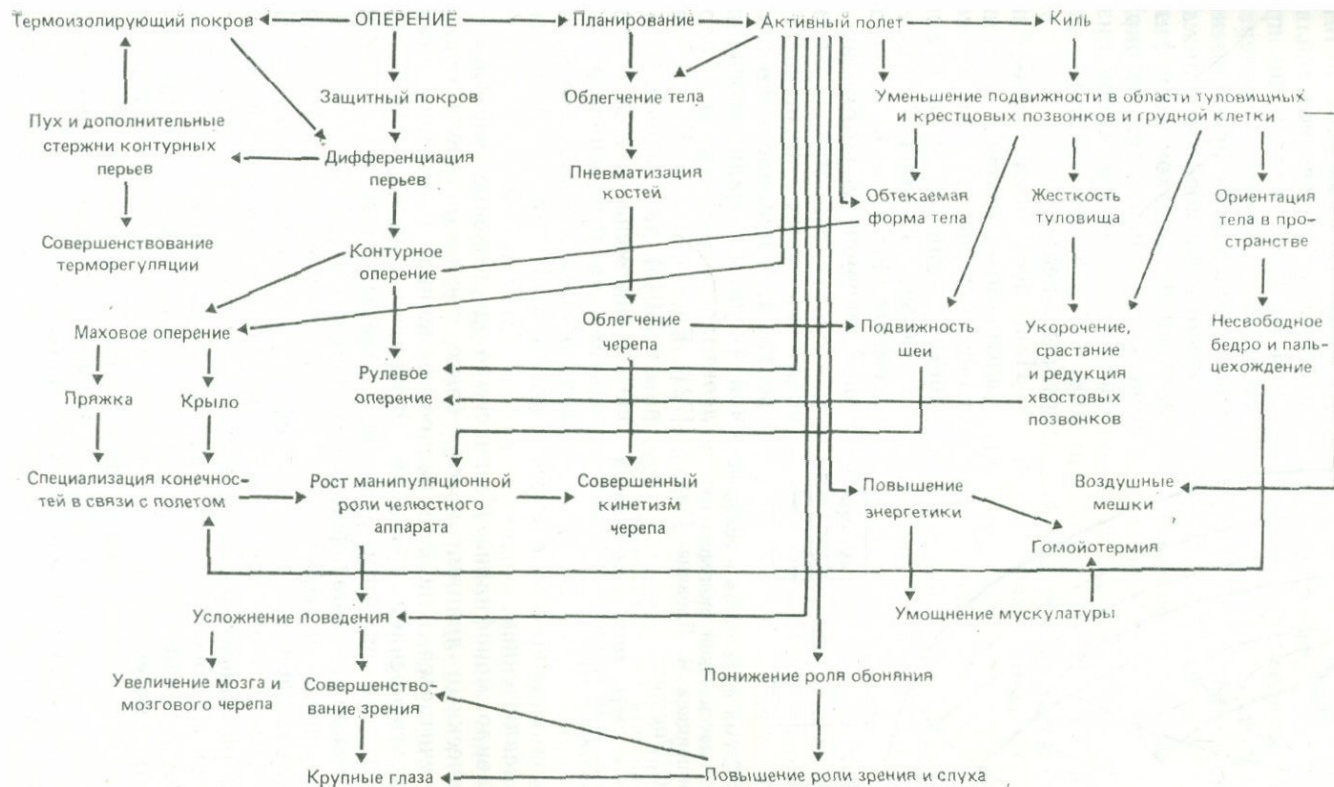
Ключевую роль в становлении млекопитающих сыграли оптимизация силовой обработки пищи во рту и особенности строения нижней челюсти их предков [12, 444], а также, вероятно, волосяной покров [1033]. Ключевым ароморфозом в становлении амфибий было, по-видимому, прикрепление конечностей к осевому скелету независимо от головы, поскольку легкие были уже у кистеперых и двоякодышащих рыб [1188, 1190], а голая лиссамфибийная кожа, очевидно, является поздним приобретением.

Любой признак или свойство, прошедшие филогенетическую стабилизацию, имеет ту или иную, большую или меньшую ключевую роль. Следовательно, термин «ключевой ароморфоз» выделяет не столько особую категорию признаков (хотя ключевая роль некоторых из них выражена необыкновенно сильно), сколько подчеркивает их роль в освобождении латентных потенций организации филогенетического предка, актуализация которых была затруднена или невозможна до возникновения ключевого ароморфоза. Специфика ключевого ароморфоза заключается в далекоидущих последствиях его приобретения и значимости этих последствий для их обладателя. Поскольку ключевой ароморфоз производит реальную (а не только ретроспективную) переоценку функциональных подсистем организма [859], его ключевая роль в принципе может быть установлена до актуализации его последствий в филогенезе [444].

Правила параллельной эволюции, гомологических и гетерологических рядов Э. Д. Копы. Представление о ключевом ароморфозе хорошо согласуется с широким распространением филогенетических параллелизмов, а применительно к проблеме прогресса — с феноменом параллельного достижения нового общего уровня организации несколькими независимыми филетическими линиями. Независимые потомки обладателя ключевого ароморфоза имеют реальную возможность более или менее полной параллельной актуализации его последствий. На рис. 13—14 приведен такой пример из истории зверообразных рептилий и ранних млекопитающих [594, 1032].

Ярчайшее проявление параллельной эволюции — описанные Э. Копом гомологические и гетерологические ряды признаков, отражающие процесс формирования гомопластических сходств в независимых филетических линиях [1457]. На рис. 13—14 показаны примеры таких рядов, а на рис. 15 — схема филогенеза, в котором они необходимо возникают (ср. с классической





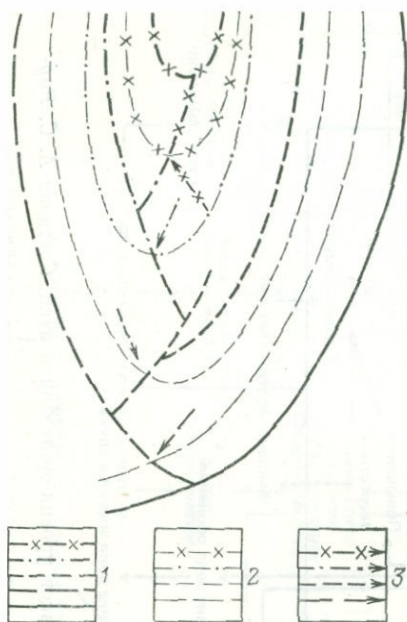


Рис. 21. Схема филогенеза в соответствии с классической монофилетической концепцией Ч. Дарвина. Составил А. С. Раутян.

Усл. обозначения 1 и 2 — см. на рис. 15; 3 — моменты ароморфных преобразований организации, знаменующих переход на новый уровень организации

моделью филогенеза на рис. 21). Система гомологических и гетерологических рядов представляет собой внешнее выражение процесса закономерного разворачивания последствий приобретения ключевого ароморфоза ближайшим общим предком всех филетических линий, демонстрируя общее направление специализации, характерное для всей группы в целом.

Наиболее общей причиной параллелизмов вообще и параллельного перехода на новый уровень организации, в частности, является сильный эффект преемственности, т. е. эволюционной инерции у потомков последствий приобретения разного рода ключевых признаков их предками. О правиле эволюционной инерции писали многие палеонтологи [291] и неонтологи [721]. Еще в 1878 г. К. А. Тимирязев [1048] дал верное объяснение феномена инерции через явления наследственности. Можно сказать, что наличие парал-

лелизмов в эволюции следует считать правилом, а их отсутствие — исключением.

Правило монофилии. Независимое достижение несколькими филетическими линиями нового более высокого уровня организации считается наиболее распространенным и трудно снимаемым противоречием принципу монофилии. Поэтому мы остановимся только на этом аспекте проблемы. Более полный обзор проблемы моно- и полифилии опубликован в работе [110].

Кажущееся противоречие монофилии и параллелизма является следствием неправильно сформулированного вопроса. Параллелизм и гомопластическое сходство, возникающие независимо в различных филетических линиях потомков, можно объяснить через ключевую роль гомогенетических сходств, восходящих к общему предку всех линий развития потомков. Одновременно правило ключевого ароморфоза позволяет лучше понять процедуру становления ароморфоза. Направленность его начальными условиями делает его не только возможным, но и достаточно вероятным. Таким образом, явления параллелизма и независимого достижения нового более высокого уровня организации несколькими филетическими линиями не только не противоречат пред-

ставлению о монофилетическом предке, но остро нуждаются в нем для своего объяснения.

Где же возникла ложная дилемма? Классическая концепция монофилетического филогенеза исходила из преувеличенной роли случайных явлений в эволюции [74, 590, 975, 1137]. Синдром признаков каждой независимой филетической линии считался удачным и потому неповторимым стечением обстоятельств. Параллельный переход на новый уровень организации казался чудом. Как мы знаем, лишь на первый взгляд это хорошо согласуется с правилами мозаичности эволюции и гетеробатмии. Понятия уровня организации и монофилетического таксона казались совпадающими (см. рис. 21): уникальный синдром ароморфных признаков «вырезает» на филогенетическом древе монофилетический таксон. Конкретное течение филогенеза при этом оставалось в стороне. Не случайно термин «ароморфоз» казался слишком морфологически односторонним, а заменяющие его более динамические термины «арогенез» и «анагенез» появились соответственно в 1951 и 1954 гг. [1040].

Однако попробуем выявить совместимые с классической гипотезой черты арогенеза. Становление ароморфоза должно быть продолжительным процессом, иначе трудно понять, как на основе случайного поиска можно быстро собрать сложный и согласованный синдром признаков. Собственно арогенез — переход на новый уровень — краток и связан с приобретением последнего недостающего для выхода на новый уровень признака. Ничего особенного нет ни в самом процессе арогенеза (всего лишь приобретение одного из признаков), ни в последнем признаке, если не считать, что именно его не хватало. Происходит переход количественных изменений в качественные без качественного изменения приводящего к этому процесса арогенеза. Именно поэтому термины для обозначения такого безликого процесса появились позже термина, обозначающего качественное изменение организации. Противники такого взгляда обвиняли «дарвинистов» (очевидно, что рассмотренная концепция не имеет отношения к ядру дарвинизма — теории отбора) в пропаганде «тривиальности прогресса» [590, 1137]. Для филогенеза с охарактеризованными выше свойствами явления гомоплазии, параллелизма, гомологических и гетерологических рядов должны быть нетипичны, что противоречит обширному классу фактов и эмпирических обобщений, в первую очередь палеонтологических.

Классической концепцией не учтено, что система с большой случайной составляющей поведения не может иметь ни совершенного механизма памяти, ни точного механизма запоминания. Следовательно, апелляция к длительности процесса случайного поиска не спасает концепцию: за большое время система успеет забыть приобретенное ранее. При допущении, что монофилетический таксон соответствует определенному уровню организации, любое расхождение уровня и монофилетического основания пучка родственных филетических линий должно рассматриваться как

нарушение принципа монофилии. На самом деле это противоречило не принципу монофилии, а лишь филогенетической теории, построенной с его использованием. Монофилетическое основание таксона всегда древнее возникновения нового уровня и находится, иногда глубоко (см. рис. 13—14), в недрах предыдущего уровня организации. Это естественный ход вещей, поскольку ключевой ароморфоз должен предшествовать актуализации последствий его приобретения. Иными словами, проблема заключается не в предпочтении вертикальной или горизонтальной классификаций, а в обнаружении глубокого филогенетического смысла в некоторых горизонтальных объединениях и причинной связи гомопластических сходств с гомофилетическими. Оба типа классификации отражают дополнительные аспекты филогении, а их суперпозиция вносит в систему элемент комбинативности, о котором писал А. А. Любищев [592]. Возможный вариант их совмещения на филогенетических схемах продемонстрирован на рис. 13—15.

Интересно отметить, что несовпадение и самостоятельную ценность понятий уровня организации и монофилетического таксона принимали за нарушение принципа монофилии не только дарвинисты, сформулировавшие классическую концепцию монофилетической филогении, но и их противники, справедливо обратившие внимание на переоценку дарвинистами роли случайности [74, 307, 590, 975, 1137].

Мысль об односторонности классической концепции вызревает и в рамках синтетической теории эволюции. Определение параллелизма как независимого развития сходных признаков в двух или более линиях, происходящих от общих предков, основанного на характеристиках этих предков или направляемого этими характеристиками [595], в зачатке содержит главную идею ключевого ароморфоза в приложении к явлениям параллелизма, а также мысль о причинной связи гомоплазии с гомофилией. Характерна эволюция взглядов Э. Майра, видевшего прежде в горизонтальной классификации лишь прагматические функции [598], но позже склонившегося к допущению элементов горизонтальной классификации в филогенетической системе [595]. Идеей компромисса вертикальной и горизонтальной классификаций проникнута и концепция широкой монофилии Дж. Г. Симпсона [110].

Правило аристокенеза. Это правило, сформулированное Г. Ф. Осборном [2052—2055], гласит: в системе родственных филетических линий, как правило, наблюдается процесс параллельного, ограниченного и направленного творчества — аристокенеза. Параллелизм Г. Ф. Осборн оценивал как внешнее выражение ограниченности и направленности филогенеза. Глубокое структурное единство параллельно и независимо возникающих гомопластических сходств свидетельствовало о существовании механизма латентной, или потенциальной гомологии, природу которого он видел во внутренних наследственных свойствах организмов. Дальнейшим развитием этого положения явилось правило клю-

чевого ароморфоза. Представление об определяющей роли факторов внешней среды в параллельном происхождении гомоплазий Г. Ф. Осборн справедливо считал надуманным, противоречащим опыту и здравому смыслу. Внешние условия могли вызвать сходные формы реагирования только на базе общей наследственной, исторической основы. Единство латентных потенций естественно было связать с единством начальных условий для всей системы родственных, параллельно развивающихся филетических линий, т. е. с их монофилией. Значительное дальноедействие латентных потенций (правило эволюционной инерции) связано, очевидно, с сильным эффектом преемственности.

Гомопластические сходства, возникающие в системе параллельно развивающихся филетических линий, образуют гомо- и гетерологические ряды Э. Д. Копа (см. рис. 13—15). Приращение гомологического ряда новым членом — ректиградация (по терминологии Г. Осборна) — представляет собой на каждом данном уровне исследования филогенеза возникновение нового качественного признака. Ректиградации — сравнительно редкие эпизодические события, носящие характер очень небольшого направленного скачка, подобного мутации В. Ваарена [737, 2438]. Новый признак обычно появляется в очень слабом, едва заметном выражении и охватывает сразу если не всех, то многих особей популяции («перечеканка» форм, по Л. С. Бергу [74]). Такая картина, очевидно, связана с тем, что начальные фазы появления, стабилизации и включения нового признака в адаптивную норму ускользают от наблюдения на ископаемом материале. В случае массовых ископаемых остатков некоторые из таких эпизодов могут быть восполнены. Так, исследуя ректиградации, появляющиеся на зубах акул (которые в некоторых местонахождениях образуют массовые скопления), Л. С. Гликман [248] наблюдал появление некоторых из них с частотой в популяции порядка 10^{-4} . Этот уровень частоты обычен для уклонений (аббераций), не включенных в адаптивную норму у рецентных организмов [514, 886]. Подобные новообразования, называемые Л. С. Гликманом фенами, могут не только появляться, но и исчезать из популяции, так и не получив широкого распространения. Последнее не отмечается Г. Ф. Осборном, что, по-видимому, можно интерпретировать как результат обнаружения ректиградаций уже на стадии специализации.

Признаки, появляющиеся в результате ректиградации, испытывают в дальнейшем очень постепенную количественную (аллоиметрическую, по Г. Ф. Осборну) эволюцию, выражающуюся обычно в усилении выражения качественного признака и в его внутренней дифференцировке. Возникающие при такой дифференцировке элементы могут представлять собой ректиградации следующего, нижележащего иерархического уровня. По мере аллоиметрической специализации признака возрастает наглядность его адаптивного значения в рамках целого. Это хорошо согласуется с представлением о семофилезе эктосоматических подсистем.

Плавный, постепенный и постоянно идущий аллоиметрический семофилез лишь изредка прерывается ректиградациями. Это эмпирическое обобщение Г. Осборна, сформулированное применительно к семофилезу, хорошо согласуется с правилом возникновения нового наследственного признака В. Е. Руженцева и правилом «перемежающегося равновесия».

Параллелизм ректиградаций, ведущий к появлению гомоплазий, свидетельствует об их закономерности и направленности. Гомологические ряды Э. Д. Копла образованы рядами гомопластических признаков, а моменты возникновения каждого из них представляют собой ректиградацию. Гетерологические ряды отражают последовательное прохождение одних и тех же качественных событий разными филетическими линиями одного монофилетического ансамбля. Каждый гетерологический ряд — своего рода уровень организации, независимо достигнутый несколькими филетическими линиями. Параллельное восхождение на более высокие уровни, связанные с приобретением значительных комплексных отличий (правило ароморфоза), осуществляется последовательно по ступеням гетерологических рядов. Восходящая последовательность таких рядов является филогенетическим выражением правила Ж. Кювье об известной градации форм в рамках большого структурного типа [470].

Правило аристокенеза в отличие от классической филогенетической концепции соединяет правила параллельной эволюции, гомологических и гетерологических рядов с правилом монофилии, отказываясь от представления о тождестве понятий уровня организации и монофилетического таксона. Все эти правила свидетельствуют о глубоком филогенетическом смысле и взаимной дополнительности вертикальной и горизонтальной классификации.

Саму возможность наблюдения аристокенеза в форме гомологических и гетерологических рядов (т. е. параллелизмов) Г. Ф. Осборн связывал с предварительной адаптивной радиацией предковой формы в систему независимых филетических линий [2045, 2050] — фаза кладогенеза. Аристокенез как ограниченный и направленный процесс градации гетерологических рядов особенно ярко проявляется в фазе телогенеза, в истории длительно сохраняющихся филетических линий, идущих по пути прогрессивной специализации. Угнетение адаптивной радиации при переходе к телогенезу Г. Ф. Осборн объяснял заполнением адаптивной зоны, доступной представителям данного таксона. Применительно к эволюции таксона в экосистеме этот тезис был значительно развит В. В. Жерихиным [367, 368]. Однако это объяснение, будучи верным, не является полным. Факт адаптивной радиации связан с относительно небольшой устойчивостью эволюлирующей системы. Поэтому длительное существование и значительное обособление радировавших ветвей в этом состоянии немыслимо. Длительную историю, а следовательно, и перспективу значительной актуализации латентных потенций, заключенных в разного рода ключе-

вых признаках, получают лишь те филетические линии, которые идут по пути роста устойчивости — прогрессивной специализации.

Главным противоречием правилу аристокенеза в мировоззрении Осборна оказалось правило мозаичной эволюции, которое он голковал как свидетельство свободы и независимости элементарных биопризнаков в филогенезе. Биопризнаками, по Г. Осборну, являются те крупные или малые признаки, которые на основе данных онтогенеза (т. е. зоологии, эмбриологии), филогенеза (т. е. палеонтологии) или наследственности (менделизма) оказываются отдельными и независимыми друг от друга как единицы в процессах наследования, эволюции и индивидуального развития [291, 2048]. Казалось, что правило мозаичной эволюции подтверждало данные современной Г. Ф. Осборну экспериментальной биологии, особенно генетики. Преувеличенное представление о мозаичности организма полностью не изжито и из генетики сегодняшнего дня [1180, 1181]. Филогения представлялась Г. Ф. Осборну в большой степени суммой семофилезов; а казавшаяся ему неясной проблема происхождения видов заменялась более определенной проблемой происхождения признаков [291, 2047]. Однако мозаичность признаков, основанная, казалось, на неопровержимых фактах, вошла в противоречие с представлением о направленности, канализованности и ограниченности аристокенеза, вытекавшим из фактов параллелизма. Г. Ф. Осборн изобрел мозаичный направление — аристокен, отдельный для каждого биопризнака, что, несомненно, было ошибкой и оставило аристокенез, по его собственным словам, совершенно необъяснимым и таинственным процессом [291, 2051, 2054]. Интерпретация фактов мозаичной эволюции с позиций целостности организма и эволюирующей системы разрешает это противоречие.

Неудачные рассуждения Г. Ф. Осборна о причинах аристокенеза вызвали сдержанное отношение большинства исследователей [270, 291, 297, 952, 2287]. Справедливые упреки в адрес концепции аристокенеза не умаляют, по нашему мнению, ее эмпирического содержания, обобщающего многие (если не большинство) наиболее характерные черты филогенеза, как они представляются палеонтологу.

Закон необратимости эволюции. Чтобы считать преобразование структуры запомненным, достаточно сохранение его последствий в течение одного элементарного звена развития (трех следующих друг за другом состояний системы). В длительном процессе развития эти элементарные звенья перекрывают друг друга: состояния системы, входящие в состав одного звена, могут образовывать с состояниями соседних с ними звеньев, предыдущим и последующим, четыре разных типа сочетаний, таких, чтобы каждое из них оставалось элементарным звеном развития.

Структура, по определению, обладает целостными свойствами. Значит, всякое запоминаемое новообразование опосредованно всеми прежними свойствами структуры, не забытыми в процессе

операции выбора, а все сохранившиеся свойства структуры оказываются опосредованными новообразованием. Иными словами, новообразование в процессе запоминания становится неотъемлемым аспектом (а не частью) данного выбора — результатом синтеза старого и нового. Сохранение запомненного в течение одного элементарного звена развития влияет на исход, по крайней мере, двух актов выбора, не входящих в данное элементарное звено развития и следующих за ним. Эти соображения инвариантны для любого элементарного звена развития и последовательности перекрывающихся (на одно или два состояния системы) звеньев произвольной длины. Отсюда следует вывод: последствия данного акта запоминания не окажутся равными нулю, а данный, возникший в результате этого акта, аспект памяти не окажется полностью забытым, спустя любое наперед заданное конечное число элементарных звеньев развития (смен состояний). Последовательность таких элементарных шагов развития является собственным внутренним временем развивающегося объекта [167, 664.]

Противоположное равносильно разрыву преемственности между прошлым и будущим. Полное забвение последствий только одного акта запоминания равносильно разрушению соответствующего ему выбора — состояния структуры в прошлом развитии системы. Следовательно, существование развивающейся структуры в любой данный момент времени определяется не только преемственной связью всех предшествовавших ее состояний вместе взятых, но и каждого из них в отдельности, являющегося связующим звеном между предыдущим и последующим состояниями.

Таким образом, мы получили формальный вывод положения Л. Долло о неразрушимости прошлого [1514]. Прочие аспекты необратимости эволюции, вытекающие из рассмотренных ранее правил филогенеза, обладают меньшей силой и лишь дополнительно подтверждают вывод о неразрушимости прошлого. Однако перечислим и их. Дестабилизация, без которой невозможно возникновение нового, сопряжена, по крайней мере, с частичным забвением прошлого [183]. Если забвение коснется уникальной информации, не сохраняющейся после него в системе ни в одной копии, то в силу принципа невозполнимости полностью утраченной информации А. А. Ляпунова [593] такая утрата принципиально необратима. Поскольку количество доступной для приобретения системой новизны пропорционально количеству забытого ею, то чем больше нового получила система, тем более обратимым, при прочих равных условиях окажется приведший к этому процесс развития.

Всякий шаг в направлении прогрессивной специализации безопаснее, а следовательно, и более вероятен, чем любое изменение направления специализации. Изменение направления развития на противоположное не является исключением, хотя возможность широкого использования прошлого опыта облегчает

смену направления специализации. Поэтому явления неотения и фетализации широко распространены в филогенезе. Однако использование прежнего опыта свидетельствует не об обратимости развития, а о его преемственности. Использовать можно только не забытый опыт. Правила ключевого ароморфоза, монофилии, параллелизма, гомологических и гетерологических рядов Э. Д. Копа заставляют задуматься над масштабами преемственной передачи латентных потенций и усомниться в справедливости утверждения о полной невосстановимости вполне атрофированных органов [925, 1024]. Достаточно вспомнить примеры атавизмов, среди которых найдутся и признаки, вполне утраченные в норме. Много ярких примеров такого рода (например, в костном черепе человека) приводит А. П. Быстров [126]. Что касается обратимости эволюции, то ее, несомненно, нет, так как в этих случаях не наблюдается реверсии даже структуры черепа, не говоря уже обо всей организации.

Л. Долло и его последователи полагали, что необратимость эволюции основана на очень низкой вероятности строго поэтапного обратного процесса [211, 957] — инволюции [592, 1106]. Полученный нами формальный вывод свидетельствует о детерминистической природе закона Л. Долло. Действительно, если развитие — процесс стохастический, то осуществленная уже траектория развития — единственная в своем роде незаменимая реальность, воплощением которой является сегодняшняя структура развивающейся системы. Это позволяет придать необратимости развития статус закона, выделив ее среди прочих эмпирических правил филогенеза.

Существуют три наиболее известные формулировки закона Л. Долло. Первая принадлежит Ч. Дарвину: вид, раз исчезнувший, не может появиться снова, если даже снова повторились бы совершенно тождественные условия — органические и неорганические [310]. Две другие формулировки принадлежат Л. Долло: 1) организм не может вернуться (хотя бы частично) к предшествующему состоянию, которое было осуществлено в ряду его предков [291, 1513]; 2) организм никогда не возвращается точно к прежнему состоянию даже в том случае, если он оказывается в условиях существования, тождественных тем, через которые он прошел; но вследствие неразрушимости прошлого он всегда сохраняет след промежуточных этапов, которые были пройдены им [291, 1514, 1516].

Практически все возражения против строгого применения [1024] принципа необратимости касались формулировок Л. Долло, а не Ч. Дарвина. Д. Н. Соболев [975] считал, что необратимости эволюции противоречат факты деспециализации. Очевидно, здесь речь идет об обратимости уровня специализации до известных пределов, а не развития. Не случайно в этой связи Соболев пишет об обратимости онтогенеза. У одноклеточных при этом речь идет о деспециализации, а у многоклеточных — о преемственности. Истинной обратимости онтогенеза нет. Об этом же говорят

законы К. Бэра [129] и эквифинальности онтогенеза [336, 1180, 1181]. Когда Д. Н. Соболев пишет о широком распространении обратного эволюционного развития и возвращении группы к исходному пункту развития, речь всякий раз идет о явлениях итеративной эволюции, неотении или фетализации. Очевидно, сам факт такой «обратимости» морфологически можно установить только в силу ее неполноты. Правда, Д. Н. Соболев, будучи палеонтологом, хотя бы в принципе мог судить об обратимости тождественных прямых и обратимых филогенетических рядов, используя их постепенность и независимо (точнее, достаточно независимо, особенно когда речь идет об аммонитах) данную шкалу геологического времени. Однако он никогда не полагается на чисто стратиграфическую последовательность, и все формы «обратного» ряда получают таксономические названия, а главное — диагнозы, отличные от таковых прямого ряда. В случае достаточно полной обратимости более последовательной была бы позиция В. П. Макридина [603], подвергавшего сомнению принцип необратимости в формулировке Ч. Дарвина. Больше того, полагая, что обратимость может быть скачкообразно тождественных прямых и обратных филогенетических рядов, истинной обратимости и отвести гипотезу длительного персистирования предковой формы наряду с прогрессивно развивающимися потомками. Тем более полную обратимость не могли эмпирически обнаружить неонтологи, ряд которых высказывал аналогичные суждения [503, 929].

Часть соображений, подобных охарактеризованным, высказывал и П. П. Сушкин [1024, 1025]. Неслучайно он полагал, что эволюция обратима постольку, поскольку онтогенез похож на филогенез [1025]. Здесь опять имеется в виду преемственность, наблюдающаяся при гипогенезе, а не истинная обратимость. Будучи хорошим эмбриологом, П. П. Сушкин, несомненно, имел в виду неполную обратимость. Однако главная особенность позиции П. П. Сушкина, как и многих других исследователей, — противопоставление строгой необратимости организации целого организма возможной обратимости отдельных, особенно простых признаков. Даже для сравнительно несложных комбинаций простых признаков П. П. Сушкин считал обратимость менее вероятной. Эта позиция, где может фигурировать обратимость отдельного, произвольно выделенного из целого признака, вероятность обратимости которого как члена ансамбля понижается, очевидно, носит гносеологический характер. Вероятностный характер закон необратимости в этом случае получает не в результате вероятностной природы необратимости самой эволюции как онтологического явления, а вследствие вероятностной природы любых исторических реконструкций [654, 664] и вообще любых эмпирических суждений, основанных на ограниченном материале [835]. Такой подход к проблеме обратимости вполне оправдан, поскольку эволюция, как и любая реальность, не доступна для конкретного исследования во всей полноте и разно-

образии своих проявлений. Мы вполне сознаем, что принципиальное решение проблемы необратимости развития оставляет множество гносеологических проблем (обратимости на определенном уровне).

В последнем случае речь идет не о самой эволюции и ее необратимости, а о возможностях, способах и пределах ее познания эмпирическим путем. Именно онтологическая сторона в дискуссиях вокруг закона Долло всегда была главной.

Неполноту чисто эмпирического обоснования своего закона чувствовал и сам Л. Долло, он даже пытался дать ему теоретическое дедуктивное обоснование [291]. Справедливо полагая его нестрогим, П. П. Сушкин стремился оставаться на почве надежных эмпирических фактов. На этом строилась его критика закона Долло. Но при этом П. П. Сушкин не заметил, что обсуждает уже не эволюцию, а нашу способность судить о ней на основе эмпирических данных. И действительно, эта способность оказалась ограниченной, что хорошо согласуется с мнением Л. Долло о неполноте эмпирического обоснования закона.

Если же обратиться к онтологическому аспекту значения термина «признак», а именно в этом смысле мы его употребляем, когда пытаемся судить о самой эволюции (а не способах ее познания), сразу же обнаруживается противопоставление части целому в подходе П. П. Сушкина. Очевидно, говоря об обратимости, предполагается сравнение двух состояний признака. Отождествление признаков означает установление их гомологии [650, 654, 664]. Для этого используют критерии гомологии [469, 2141]. Нас в данном случае интересует критерий положения признака как части или аспекта целого (мерона [650]) в его отношениях (коннексии) к другим признакам того же целого. Без использования этого критерия невозможно установить место мерона в архетипе, а значит, сравнивать соответствующие признаки как мероны. Фактически об этом писал еще Р. Оуэн [468, 469]. Такое отношение к признаку хорошо согласуется с представлением об организме как целом, в котором каждая часть или аспект опосредованы целым. Следовательно, противопоставление отдельного признака ансамблю признаков или целому (вполне допустимое как методический прием) при онтологическом подходе не только противоречит принципу целостности, но незаконно с чисто морфологической точки зрения: не имея возможности сравнивать признаки как таковые (установить их гомологию), мы не можем судить об их тождестве, а значит, и обратимости. С этой точки зрения оказывается справедливой первая из формулировок закона необратимости Л. Долло, встретившая наибольшее количество возражений.

Таким образом, основные возражения против закона необратимости эволюции сводятся к следующим положениям.

1. Повторение (обычно далеко не полное) признаков, в основе которого сами оппоненты видят преемственность, а не обратимость. Об этом свидетельствует интерпретация этих случаев

как итеративной эволюции, неотении, фетализации или атавизмов.

2. Обратимость уровня специализации, а не филогенеза как такового.

3. Повторение организации или ее части только на данном, произвольно выбранном уровне рассмотрения (например, на данном уровне изученности). В действительности, повторение не является полным, что обычно следует из анализа методики, которой пользовался оппонент. Обычно сам факт обратимости не может быть эмпирически установлен при достаточной ее полноте.

4. Утверждение невозможности или крайней трудности эмпирической демонстрации необратимости каждого отдельного признака (что особенно важно для палеонтолога с его всегда дефектным материалом).

Поэтому предлагается считать, что правило необратимости эволюции имеет вероятностный характер, хотя в действительности речь идет лишь о вероятности наших суждений об эволюции на основе эмпирических данных.

Таким образом, первые три возражения имеют в основе методические просчеты на уровне интерпретации эмпирических данных; последнее основано на смешении онтологического и гносеологического аспектов проблемы. Не умаляя актуальности и сложности последних, мы считаем, что они не имеют непосредственного отношения к эволюции.

7.2. РАННИЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Самая уникальная особенность Земли как планеты Солнечной системы — ее стратисфера, т. е. оболочка водно-осадочного происхождения, мозаичная по составу и структуре, но непрерывная в геологическом времени. Она заключает наиболее полную запись событий, касающихся истории как самой Земли, так и Вселенной на протяжении последних четырех миллиардов лет.

До недавнего времени исторический этап развития Земли определялся началом кембрийского периода (570 млн лет). Дифференцированный органический мир кембрия, в том числе скелетные беспозвоночные всех типов, воспринимался как загадочный «популяционный взрыв». В настоящее время следы активной жизнедеятельности организмов и сами их остатки (от прокариотных безъядерных организмов до неминерализованных слоевищ растений и отпечатков бесскелетных многоклеточных животных) установлены во всем осадочном докембрии. Следы былых биот находят в столь древних отложениях, что невольно возникает вопрос — не древнее ли жизнь самой Земли?

Палеонтология докембрия ставит перед исследователями вопросы подобного рода, хотя вряд ли она способна разрешить их. Источником знаний о происхождении жизни являются скорее химия и молекулярная биология, биогеохимия и, возможно,

астрономия (см. 2.7). В последние десятилетия экспериментально доказано абиогенное возникновение не только простейших органических веществ, обнаруженных теперь и в космосе, но и таких сложных веществ, какими являются аминокислоты, сахара, короткие пептиды и даже нуклеотиды. Однако в практическом и даже в теоретическом аспекте пока трудно представить себе скачок, в результате которого химическая эволюция перешла в эволюцию биологическую. Вероятно, поэтому, особенно в последние годы, возрождается интерес к биокосмическим идеям В. И. Вернадского.

Сведения о жизни в докембрии получают в результате исследований фитопланктона, акритарх и других органостенных микрофоссилий, сохранившихся в аргиллитах и сланцах, а также ископаемых строматолитов (их распределения, морфологии, микроструктуры и палеоэкологии) и минерализованных остатков клеток ископаемых прокарит (например, цианобактерий) из строматолитовых окремненных пород. Кроме того, изучают изотопный состав докембрийских пород и их керогеновых компонентов, особенно изотопов углерода и серы. Однако эти свидетельства жизни на современном уровне изученности распределены неравномерно по стратиграфической шкале докембрия. Мы еще очень мало знаем о жизни в архее, много больше — о биотитах протерозоя, особенно его поздней части.

По данным Дж. У. Шопфа [2240], синтез всех данных палеобиологии, палеобиогеохимии и геохимии позволяет предполагать следующий «сценарий» ранней биологической эволюции. Жизнь появилась на Земле более 3,5 млрд лет назад и, вероятно, ранее этого рубежа в органическом мире уже были развиты такие явления, как анаэробная хемогетеротрофия, анаэробная хемоавтотрофия и анаэробная фотоавтотрофия. Аэробная фотоавтотрофия и амфиаэробный (факультативный) метаболизм, возможно, уже существовали 2,9 млрд лет назад. Микроорганизмы, зависимые от облигатного аэробноза, появились 1,7—1,5 млрд лет назад.

Наиболее многообещающим подходом к проблеме реконструкции биологической и связанной с ней геологической истории Земли является выяснение сути и последовательности биогеохимических циклов, катализаторами которых были живые организмы, в том числе литотрофные бактерии [384]. Биохимические циклы элементов прокариотной экосистемы обусловили одностороннее изменение продуктов дегазации планеты. Многообразие реакций, осуществляемых бактериями, допускает предположение о множестве трофических систем для различных начальных условий (что подразумевает полифилию). По мнению Г. А. Заварзина, взаимодействие живых организмов с продуктами дегазации является ключевым процессом в совместной геологической и биологической эволюции, вплоть до стабилизации системы при развитии биологических циклов. Новые эквариотные организмы вкрапливаются в уже существующую систему трофических связей.

Докембрий составляет около семи восьмых времени существования нашей планеты и приблизительно пять шестых времени, представленного палеонтологической летописью. Наиболее древними свидетельствами жизни, возможно, следует считать формации углеродистых отложений глубокого докембрия, хотя основная масса углерода в докембрийских породах находится в рассеянном состоянии. Изотопный состав углерода из архейских и протерозойских углеродистых отложений может свидетельствовать, скорее, о его органическом происхождении [948].

В пользу этого предположения говорят данные по содержанию редких элементов — спутников органического углерода — в древнейших углеродистых породах [978]. Однако возможность миграции углерода, связь содержания этого элемента в породах с цикличностью вулканических процессов и ряд других явлений показывают, что проблему органического углерода в древнейших толщах нельзя считать решенной окончательно.

Широко распространенные в докембрии железистые формации, в частности тонкослоистые железистые кварциты (джеспилиты), также нередко рассматриваются как биолиты — продукты жизнедеятельности железобактерий. Однако достаточно строгих свидетельств в пользу этой гипотезы пока нет. Слоистость джеспилитов — не обязательно результат биологической или биохимической деятельности. Разнообразные физические и химические процессы, периодически происходящие в окружающей среде, могут быть причиной подобной ритмичности в слоистости осадка; например, суточные изменения освещенности или сезонные флуктуации температуры могут влиять на скорость осадконакопления, химический, минералогический и гранулометрический состав осадка.

Едва ли не самое видное место среди памятников биологической активности организмов докембрия занимают строматолиты. Одна из существенных особенностей образования строматолитов состоит в том, что фоссилизации в большинстве случаев подвергались не сами трихомы нитчатых и сферондальные формы цианобактерий-строматолитообразователей, а обволакивающая их скопления слизь, фиксирующая на поверхности наслоения или в толще слизистых пленок хемогенный, а возможно, и терригенный осадок преимущественно карбонатного состава. Нити цианобактерий редко инкрустируются карбонатом кальция. Иногда у современных строматолитов в результате жизнедеятельности синезеленых водорослей выпадают лишь разрозненные зерна кальцита в слизи. Эти и другие данные, полученные при изучении современных строматолитов у побережий Багамских островов [1965], Австралии [1889] и Бермудских островов [1628], во многом позволили понять природу древних строматолитов.

Недавно была сделана попытка измерить скорость роста современных строматолитов [1426]. Использование изотопа ^{14}C в качестве индикатора возраста проб, отобранных вдоль вертикальной оси одиночных строматолитовых построек приливно-от-

ливной зоны, показало, что скорость их вертикального роста составляет от 250 до 400 мм за 700—800 лет. Датирование по изотопу ^{210}Pb свидетельствует, что в последние годы строматолиты растут со скоростью около 100 мм за 50—100 лет. Если учесть, что мощные толщи протерозоя нередко сложены в основном строматолитами или содержащими строматолиты породами, то по аналогии с современными можно определять скорость осадконакопления.

Изучение строматолитов и микрофитолитов в разрезах верхнего докембрия СССР привело к выделению последовательностей характерных таксонов, вполне сравнимых даже для отдаленных районов. Были выделены естественные этапы развития фитоли-тов и их комплексы, включающие по 10—15 формальных видов. Все это позволило решать задачи расчленения и корреляции верхнедокембрийских (рифейских) отложений в возрастных объемах до 300 млн. лет — для докембрийской стратиграфии это крупное достижение. В результате широких исследований фитоли-тов было предложено трехчленное [755, 760], а затем и четырехчлен-ное [482] деление верхнего протерозоя СССР. Аналоги стромато-литовых комплексов рифея и его подразделений — фитем — уста-навливаются сейчас и в других районах мира (Шпицберген, КНДР, МНР, КНР, Индия, Африка, Австралия).

Интересно, что выводы, полученные в результате исследова-ний современных строматолитов, исключают возможность при-менения докембрийских строматолитов для широких стратигра-фических построений, если первые и последние являются полными аналогами [943]. Действительно, в формировании современ-ных строматолитов участвует не один вид водорослей, а ассоциа-ция микроорганизмов, состав которой обычно определяется эко-логическими факторами, хотя в каждой ассоциации выделяются один-два доминирующих вида. Основные черты морфологии стро-матолитов обусловлены абиотическими факторами; скоростью и направлением движения воды, интенсивностью осадконакопления, а для литоральных форм, кроме того, высотой прилива и т. д. В то же время текстурно-структурные особенности построек оп-ределяются систематическим составом водорослей-строматолито-образователей и непосредственно не зависят от экологических факторов.

Эти другие данные, полученные при изучении современных строматолитов, даже в том случае, если они не применимы в пол-ной мере к их докембрийским аналогам, позволяют наметить не-которые пути исследований последних. Теперь, чтобы продвинуть знание о строматолитах как об индикаторе геологического вре-мени в докембрии (который крайне необходим), нужно поставить задачу не в традиционном плане — строматолиты и стратиграфия, а в плане получения разнообразной информации об их экологии, морфологических и структурных реакциях построек на абиотиче-ские факторы, которые можно диагностировать известными фи-зическими и геохимическими методами, и т. п. Не менее важна и

интересна попытка выяснить соотношения водорослевых сообществ в самих строматолитах и во вмещающих породах, возможную корреляцию сохранившихся строматолитообразователей с характером микроструктуры строматолитов и пр. Наиболее продуктивны эти исследования при систематическом использовании актуалистического подхода. Трудно ожидать, что сильно зависящие от изменений условий среды строматолитовые постройки, созданные медленно эволюционирующими прокариотами, могли хронологически обновляться в темпах, сравнимых с темпами эволюции фанерозойских организмов. Однако не менее трудно допустить, что разрешающая способность строматолитов и фитолитов в стратиграфическом плане исчерпывается четырьмя фазисами рифея.

Большое значение для понимания природы строматолитов и роли бактерий в постройках последних имеет изучение сообществ организмов в современных газогидротермах. Эти сообщества рассматриваются как персистентные [384, 385], хотя и с существенными ограничениями. Заслуживает внимания сравнительное исследование древнейших ископаемых микрофоссилий и микроорганизмов из водорослево-бактериальных пленок термальных источников, в том числе таких явлений, как посмертные изменения цианобактерий и окремнение современных организмов [238, 542].

Едва ли не самой перспективной группой для изучения древнего органического мира и для биостратиграфии протерозоя в целом являются акритархи. Это собирательное название применяется для разных групп микрофоссилий недостаточно ясной природы. Им охватываются в первую очередь целостные одноклеточные и агрегатные микроорганизмы, обладающие необычайно стойкой неминерализованной наружной оболочкой, и дисперсные остатки спор и грибов, имеющие покровные образования того же типа. Несомненно, в состав акритарх входят и цианобактерии — вероятно, одна из наиболее древних групп.

Одним из труднейших палеоальгологических вопросов в изучении древнейших микрофоссилий является вопрос об их систематической принадлежности. В палеонтологии пока не удается использовать такой признак высшего таксономического значения, как состав пигментов, поэтому приходится опираться на косвенные суждения, вытекающие из некоторых морфологических признаков, которые далеко не всегда надежны. Обычно более определенны заключения о синезеленых водорослях в целом, хотя общезвестна их поразительная морфологическая изменчивость на протяжении жизненного цикла и в зависимости от условий среды и характера симбиоза. Что же касается пиррофитовых, красных, зеленых и некоторых других отделов водорослей, то хотя их существование в докембрии не вызывает сомнений, конкретные определения, особенно фитопланктона, практически всегда затруднены. Поэтому чаще всего приходится говорить о морфо-

логических группах — различных сфероморфных, филаментарных и пр.

Сложность биологической интерпретации докембрийских микрофоссилий состоит и в том, что палеоальгологи, если они вообще ищут аналогов среди представителей современного фитопланктона, обращаются прежде всего к атласам или к изучению микроорганизмов, в то время как микрофоссилии следовало бы сравнивать не с живыми, а с погибшими организмами. Изменения, которые претерпевают многие микроорганизмы после гибели, в большинстве случаев существенно влияют на их облик, причем настолько, что идентифицировать их часто бывает невозможно. Отсюда вытекают крайне необходимые для палеоальгологов работы актуопалеонтологического характера, в частности изучение (в том числе экспериментальное) постмортальных изменений представителей разных групп микромира в различных условиях.

Наиболее древней группой акритарх являются сфероморфиды. Они встречаются в осадочных толщах с возрастом 3,3 млн лет, а возможно, и более древних [1049, 1050, 1051, 1052, 1053]. Диаметр их обычно не превышает 30 мкм, хотя для современных прокариот верхний предел не превышает 20—23 мкм. На протяжении нижнего протерозоя наблюдается постепенное увеличение численности и морфологического разнообразия сфероморфид. Расцвет этой группы приходится на средний и поздний рифей. В рифее отмечается массовое развитие одноклеточных колониальных водорослей, скопления которых извлекаются из пород в больших количествах. С верхнего рифея появляются многие морфологические группы акритарх. Однако наибольшего обилия и разнообразия они достигают в нижнем кембрии. Так, к настоящему времени на территории Восточно-Европейской платформы установлено более 100 видов кембрийских акритарх, которые служат надежной основой детального расчленения и корреляции вмещающих отложений [860].

Акритархи извлекаются из осадочных пород путем растворения последних в сильных кислотах и последующей сепарации на центрифугах, а изучаются, как правило, в препаратах. Попытки исследований акритарх под сканирующим электронным микроскопом пока немногочисленны, однако этот метод открывает новые возможности исследования структуры их стенок.

По-видимому, столь же разнородной, но в целом близкой к акритархам группой докембрийских окаменелостей являются микрофоссилии, которые прекрасно сохранились в сингенетичных или раннедиагенетических кремнях. Стенки их сложены органическим веществом, которое в большинстве случаев полностью замещено кремнеземом. Эти микрофоссилии изучаются в тонких петрографических шлифах. Фиксированное состояние делает их в некотором отношении более надежной группой, чем акритархи, так как исключает возможность контаминации, столь обычной в проницаемых для вод осадочных горных породах. С другой

стороны, именно кремнезем способствует лучшей сохранности рассматриваемых микрофоссилий, защищая их от различных агентов выветривания. Может быть, поэтому микрофоссилии, сохранившиеся в кремнях, пока являются наиболее древними из прямых доказательств существования жизни на организменном уровне в глубоком докембри.

Классическим местом изучения данных микрофоссилий стала Барбетонская горная страна в Южной Африке. Здесь из черных кремней ряда формаций группы Онфервахт (возраст 3,3—3,5 млрд. лет) описаны микроскопические структуры в виде темных шариков (отдельных, иногда вытянутых в цепочки) и темных нитей. Несмотря на то что их сохранность намного хуже, чем у микрофоссилий из более молодых протерозойских отложений, в их морфологии можно усмотреть черты сходства с остатками синезеленых водорослей [1264, 1978, 1998]. Условия осадконакопления, в которых формировалась группа Онфервахт, интерпретируются как мелководные с незначительным поступлением обломочного материала с суши [1897]. Из формаций Кромберг и Цварткопи описано несколько ассоциаций микрофоссилий, в том числе сферические, нитевидные и в виде «колоний» или скоплений.

Палеобиохимические исследования аморфного органического вещества керогена, широко распространенного в породах группы Онфервахт, показали, что в его состав входят различные биополимеры, в том числе спорополленин, характерный для экзины спор современных многоклеточных растительных организмов [1383]. Изотопные исследования углерода из вмещающих пород свидетельствуют скорее о биогенной природе микрофоссилий, среди которых путем статистического анализа размеров можно выделить несколько популяций мелких сфероидов, нитчатые не-сегментированные образования и нити, образованные сцепленными сфероидами, напоминающими как водоросли, так и бактерии.

Близкая по возрасту микробиота описана из баритоносных отложений Норт Поул в Западной Австралии [1246]. Здесь обнаружены пять разновидностей микрофоссилий, весьма напоминающих обнаруженные в группе Онфервахт. Возможно, наиболее древними окаменелостями на Земле сейчас являются микрофоссилии из кварцитов серии Исуа юго-западной Гренландии [2084]. Морфологически они напоминают остатки клеток, в том числе одиночные клетки, нити, агрегаты или «колонии» клеток. Структурный и химический анализ этих образований, осуществленный с помощью лазерного микроанализатора, позволил предположить, что они могли относиться к дрожжам и другим эвкарриотам. Однако позднее этот вывод был подвергнут сомнению.

Морфология большинства архейских микрофоссилий проста. Преобладают, как видно из приведенных примеров, сферические формы, которые различают статистически на основе доминирующих диапазонов размерности. Нередко многие из сфероидов сидят на матрице измененного аморфного органического вещества,

что делает их похожими на современных коккоидных цианобактерий, выделяющих большое количество клейкой слизи. Многие современные цианобактерии имеют нитевидный габитус в виде цепочки клеток, заключенных в слизистый чехол. В ассоциации микрофоссилий из группы Онфервахт найдены цепочки клеток двух размерностей, но они, по-видимому, не имели чехла, хотя один фрагмент чехла там был обнаружен [1977]. Если микрофоссилии из серии Онфервахт Южной Африки и из серии Исуа юго-западной Гренландии действительно являются остатками синезеленых водорослей, то мы вправе считать, что по крайней мере 3,5 млрд. лет назад на Земле начался или уже шел процесс образования фотосинтетического кислорода. Не исключено, что в архее могли существовать организмы, не имеющие сейчас потомков, бактерии или даже такие цианобактерии, которые подобно некоторым современным их представителям могут жить в анаэробных условиях. Достаточно уверенно мы можем говорить лишь о том, что эти архейские организмы, еще не имевшие обособленного клеточного ядра, обладали развитой системой обмена веществ и способностью к размножению. Энергетика этих организмов, вероятно, опиралась на процессы брожения, так как кислород должен был связываться прежде всего неорганическими реакциями.

Биологическая интерпретация микрофоссилий остается одной из наиболее острых проблем в палеонтологии докембрия. Возможно, определенную роль в решении этого вопроса сыграют геохимические исследования, связанные с реконструкцией кислородной эволюции атмосферы Земли. Пока на этот счет существуют взаимоисключающие гипотезы. Согласно одной из них [78, 1330], содержание кислорода в атмосфере медленно возрастало, достигнув современного уровня лишь в течение фанерозоя. По мнению авторов этой гипотезы, прокариотная система не могла обеспечить более 1 % современного содержания свободного кислорода в атмосфере.

Вместе с тем, как полагают Л. Беркнер и Л. Маршалл (там же), нижний уровень содержания кислорода в атмосфере, составляющий 0,01 % современного, мог существовать изначально в результате фотолиза воды. Связывая эволюцию органического мира Земли с изменением состава ее атмосферы, эти исследователи намечают два уровня содержания свободного кислорода в атмосфере (1 и 10 % современного его содержания), которые считаются критическими для биологических процессов. Первый из этих уровней в эволюции атмосферы («точка Пастера») пройден в конце докембрия, что послужило причиной появления в короткий срок разнообразных групп многоклеточных животных. Имеются, однако, сведения о существовании кислородной обстановки в глубоком докембрии. Данные об изотопных соотношениях серы в протерозойских метасадочных породах свидетельствуют, что по крайней мере 3 млрд лет назад уже существовала атмосфера, близкая по составу к современной [174,

757]. Имеется и ряд геологических аргументов в пользу этой гипотезы [1006, 1505].

Балансовые расчеты М. Шидловски показывают, что 80 % современного объема кислорода появилось очень рано в истории Земли. Биологическим свидетельством окислительной обстановки в раннем докембрии, возможно, являются микроскопические звездчатые образования *Eoastrion*, описанные наряду с другими микрофоссилиями из широко известной микробиоты серии Ганфлинт в Северной Америке [1305, 1882]. Возраст вмещающих их отложений около 2 млрд лет. Сходные формы отмечались и в отложениях близкого и более древнего возраста Австралии [1976, 2451] и Африки [1366]. Морфологически *Eoastrion* идентичен ныне живущим марганецосаждающим бактериям *Metallogenium*, которые впервые были описаны из пресноводных озер Карелии [881]. Если мы допустим, что не только морфологически, но и биохимически *Eoastrion* идентичны *Metallogenium*, иначе говоря, это организмы, прошедшие без существенных изменений через большую часть истории биосферы нашей планеты [383, 1434, 1442], то в существовании богатой кислородом обстановки в далеком докембрии можно не сомневаться, так как в природе представители *Metallogenium* встречаются при разной концентрации кислорода, но всегда в аэробных условиях [263]. Без кислорода окисление железа и марганца невозможно, а сохранение самих «паучков» этих микоплазмоподобных организмов возможно только в окислительной обстановке. Хотелось бы заметить, что реконструкции подобного рода не учитывают одного важного обстоятельства: локально могут накапливаться весьма высокие концентрации многих элементов, в том числе и кислорода, в результате деятельности бактерий и других организмов, например фотосинтезирующей микрофлоры.

Конечно, довольно трудно допустить существование неизменной в течение более чем 2 млрд лет какой-либо группы организмов, в то время как на Земле коренным образом менялись как биос, так и абиотическая среда. К тому же бактерии вообще имеют крайне ограниченное пространство логических возможностей по морфологическим признакам (мы имеем в виду форму клетки, а не строение клеточной стенки, мембран и т. д.), поэтому вполне возможно неоднократное повторение одной и той же формы клетки в разных группах этого царства на протяжении геологической истории.

Интересно, что в отношении природы самого металлогениума высказывались определенные сомнения, является ли он живым существом или продуктом жизнедеятельности организма. Что же тогда говорить о критериях биогенности древнейших окаменелостей? Живые системы в общем случае определяют на основании того, что они способны двигаться, развиваться, размножаться, мутировать и осуществлять всевозможные акты жизнедеятельности, т. е. на основании таких процессов, которые трудно или невозможно идентифицировать на ископаемом материале,

особенно среди столь примитивных окаменелостей, которые известны в глубоком докембрии. Что касается формы, то, как правило, чем сложнее морфология, тем больше вероятность, что мы имеем дело с биологическим объектом. В случае несомненных окаменелостей — чем больше морфологических характеристик, тем больше уверенности в интерпретации. Тем не менее множество разнообразных абиогенных объектов имитируют биологические конфигурации [2379].

Следует отметить, что проблема отличия живого от неживого отнюдь не тривиальна в отношении многих современных объектов, изучаемых биологами. В палеонтологическом аспекте этот вопрос стоит гораздо более остро и, вероятно, требует наряду с теоретическими разработками обобщения накопленного опыта в области сравнительного изучения остатков организмов, псевдоокаменелостей и артефактов. Большую пользу могут принести актуопалеонтологические наблюдения и эксперименты, которым пока почти не уделяется внимания. Несмотря на то что концепция биогенности в палеонтологии почти не разработана, мы считаем полезным привести хотя бы некоторые из критериев органической природы ископаемых остатков [1748].

1. Свидетельства выполнения жизненных функций: а) фоссилизация остатков организмов в стадии выполнения каких-либо актов жизнедеятельности, например, деления клетки, рождения, питания, пищеварения и т. д.; б) морфологические или материальные (вещественные) свидетельства выполнения каких-либо биологических функций, например, разнообразные следы передвижения, питания, жилища, а также копролиты и т. д.

2. Клеточная дифференциация (и отсюда — морфологическая сложность) вместе с морфологическим постоянством большого количества индивидов, включая набор онтогенетических стадий.

3. Сходство с живыми или известными вымершими формами и соответствие определенной эволюционной последовательности.

4. Морфологическое разнообразие в ассоциациях, представляющих сообщества нескольких или многих морфологически четко различимых групп (видов), каждая из которых имеет предположительно собственные экологические требования.

5. Изобилие, географическая протяженность ареала и ограниченный стратиграфический интервал распространения.

6. Характер сохранности.

7. Химические свидетельства, такие, например, как производные биогенных макромолекул (изопреноиды, порфирины и др.), изотопное фракционирование ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ или $^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$ соотношения).

8. Геологическая вероятность.

Эти критерии, к которым следовало бы добавить еще один — экосистемное положение, — вполне применимы для таксонов относительно продвинутых организмов и для более поздних эпох геологической летописи, если использовать их в комплексе. Однако эффективность их использования резко снижается, когда мы имеем дело с остатками из докембрийских толщ. Здесь ока-

менелости не только редки и мало изучены, но и морфологически более примитивны. Так, до сих пор мы не имеем четких критериев для определения природы мельчайших сфероидов, которые часто встречаются в шлифах и в препаратах: они могут быть как остатками организмов, так и физико-химическими структурами. С большей уверенностью удается судить о биологическом происхождении подобных объектов, напоминающих клетки, если можно идентифицировать вероятные внутренние структуры и выявлять митотические последовательности. Если же подобные наблюдения не могут быть сделаны, то сфероидальные микроструктуры лучше называть «возможно биогенными». Пожалуй, наиболее плодотворной будет разработка критериев биогенности для относительно узких групп морфологически сходных ископаемых объектов.

Трудности в изучении простых микрофоссилий с органической стенкой связаны еще с тем, что различные группы исследователей применяют разные подходы и методики работы от начальных стадий исследования до стадии интерпретации и классификации результатов. При сопоставлении результатов нередко возникают затруднения, так как диапазон исследований очень велик — от чисто биологических до биостратиграфических.

Биостратиграфическая школа в изучении микрофоссилий (прежде всего акритарх) сформировалась в нашей стране более 30 лет назад. Наиболее яркие ее представители, в частности, С. Н. Наумова, Б. В. Тимофеев, Н. А. Волкова и другие, используя палинологические приемы при выделении микрофоссилий из терригенных пород (преимущественно темноцветных сланцев), добились важных результатов в исследовании биостратиграфии верхнедокембрийских и нижнепалеозойских отложений. Опираясь на чисто морфологический подход, сторонники биостратиграфической школы пытались классифицировать материал и сравнивать его с теми или иными группами органического мира. Однако биологическая интерпретация микрофоссилий достаточно редко обсуждалась в деталях, так же как и влияние фациального контроля на распределение и сохранность микрофоссилий. Определенные сложности были вызваны изъянами стратиграфической основы, особенно в докембрийских толщах. Наиболее сложные проблемы, остро стоящие и сейчас, касаются классификации и диагностики древнейших микрофоссилий.

Существенно иное, палеоботаническое направление исследований микрофоссилий зародилось в США, начиная с работ Ч. Уолкотта [2446], его расцвет связан описанием известной микробиоты из кремнистых толщ Ганфлинга [1305]. Рассматриваемое направление характеризуется особым вниманием к биологической интерпретации и эволюционному значению докембрийских микрофоссилий. Наибольшее число исследований было сосредоточено на раннедиагенетических кремнях, которые образуются в строматолитовых карбонатах. Доминирующими организмами в современных строматолитах являются синезеленые водоросли, поэтому по

аналогии с ними предполагается, что микрофоссилии в древних строматолитах были цианобитами [2236]. На этой основе большинство строматолитовых микробиот было включено в различные таксономические категории цианобит, а остальные были отнесены к различным таксонам внутри нескольких классов прокариот [2232, 2242]. Однако анализ критериев диагностики докембрийских микрофоссилий показывает, что абсолютно надежных доказательств систематического положения строматолитовых микрофоссилий пока нет [1837, 2243].

Наиболее полное представление о составе ассоциаций микрофоссилий из докембрийских толщ могла бы дать комбинация методики мацерации и петрографический метод (изучение микрофоссилий в тонких шлифах) с отбором проб из возможного широкого спектра фаций. Изучение влияния фаций на распределение и сохранность докембрийских микробиот в терригенных толщах [1507, 2110] показало, что микрофоссилии, которые считались типично строматолитовыми, регулярно встречаются в составе микробиот, характерных для сланцев. Кстати, в этой ситуации возникли сложности с классифицированием микрофоссилий. Например, один и тот же экземпляр следовало бы относить и к роду в системе цианобит или хлоробит (следуя школе палеоботаников), и одновременно к роду в системе акритарх (по биостратиграфической систематике). Это разногласие свидетельствует о глубокой противоречивости и слабой разработке систематики древнейших микрофоссилий.

В целом докембрийская часть палеонтологической летописи характеризуется прогрессивным увеличением размеров и разнообразия микрофоссилий [2237], хотя классифицирование таксонов на основе статистических тестов размерности сфероидов или нитей является достаточно произвольным. Сейчас ни у кого не вызывает сомнений, что самые ранние формы являются прокариотами, а поздние докембрийские микрофоссилии во многих случаях представлены эвкариотами. Наибольшие же дискуссии вызывает вопрос, когда возникли эвкариоты и как их распознавать. У некоторых сфероидов наблюдается темное пятно, которое часто интерпретируют как ядро клетки, однако ряд авторов высказывает предположение, что оно может отвечать сжавшейся мембране или коллапсировавшей цитоплазме, или пигментированным вакуолям. В общем же в литературе преобладает мнение, что эвкариоты появились на Земле $(1,5 \pm 0,3) \cdot 10^9$ лет назад.

Одним из наиболее заметных рубежей в развитии микромира Земли было начало протерозоя, или афебия, которое датируется примерно в $2,6 \pm 0,1$ млрд лет. С этого времени огромного масштаба достигает деятельность железобактерий, следы которой известны сейчас в Кривом Роге на Украине, в Канаде, Австралии, Южной Африке и других регионах. К возрастному интервалу 2,1—1,7 млрд лет относятся многочисленные углеродсодержащие формации в пределах всех известных докембрийских щитов и массивов, известных на нашей планете [943]. Время массового

Т а б л и ц а

Характеристика прокариот и эукариот [2240]

Признаки	Прокариоты—бактерии и цианобактерии	Эукариоты—простейшие, грибы, зеленые растения, животные
Размеры клетки	Мелкие (обычно 1—10 мкм)	Крупные (обычно 10—100 мкм)
Метаболизм и фотосинтез ; Подвижность	Анаэробные или аэробные Неподвижные или со жгутиками, состоящими из белка флагеллина	Аэробные Обычно подвижные; реснички или жгутики состоят из микротрубочек
Состав клеточных стенок Органеллы	Определенные сахара и пептиды Органеллы, ограниченные мембранами, отсутствуют	Целлюлоза или хитин; у животных отсутствуют Митохондрии и хлоропласты
Генетическая организация	Петля ДНК, лежащая в цитоплазме	ДНК организована в хромосомы и окружена ядерной мембраной
Размножение Клеточное строение	Расщепление надвое Главным образом одноклеточные	Метоз или мейоз Главным образом многоклеточные с дифференциацией клеток

развития строматолитов охватывает период от 2,6 до 0,5 млрд лет, хотя максимум приходится на интервал 0,9—0,6 млрд лет.

С рубежом 1,9—1 млрд лет (границей раннего и позднего афебия) в серии Ганфлинт (южная часть шт. Онтарио, США) связаны один из наиболее примечательных находок [1302—1306, 1434—1447, 1747, 4421 и др.]. Помимо строматолитов здесь известны десятки родов, по-видимому, фитопланктонных организмов шарообразной, звездчатой и нитчатой форм, причем последние со следами перегородок (клеток?). В составе этой биоты идентифицируются цианofиты, бактерии и, видимо, грибы. В СССР примерно такое же стратиграфическое положение занимает ятулий Карелии. Возраст ятулийской седиментации около 2 млрд лет или несколько меньше [867]. Здесь встречаются богатейшие проявления жизнедеятельности водорослей — строматолиты [123]. В углистых сланцах Шуньги обнаружен обильный фитопланктон [1050]. О микрофлоре позднего афебия или среднего протерозоя (1,9—0,1—1,6—0,1 млрд лет) поступают разнообразные данные и из других районов мира (Канады, Гренландии и т. д.).

Исключительный интерес как биологический мегахрон представляет рифей. Ни одно из стратиграфических подразделений докембрия не характеризуется столь обширным распространением различных пороодообразующих строматолитов и микрофитолитов. Карбонатные фации этого возраста на всех континентах почти повсеместно содержат строматолитовые постройки. Наиболее

значительные результаты стратиграфического и структурного изучения строматолитов были достигнуты в СССР, однако лишь недавно началось исследование самих организмов-строматолитообразователей [385].

Ряд исследователей подтвердили, что строматолитообразователи — это прокариоты, представленные чрезвычайно однообразными филаментами цианобитных, одноклеточными сфероидальными формами того же типа и значительно реже — бактериями. Морфологический консерватизм названных прокариот находится в совершенно очевидном противоречии с макроструктурным разнообразием строматолитовых построек и заставляет думать, что последние в большей мере имеют экологический, чем таксономический смысл. Все это должно резко ограничивать стратиграфическое значение строматолитов определенными фациями и крупными периодами (100—300 млн. лет) экологического выравнивания условий развития древних бассейнов.

В биологическом отношении рифей очень важен тем, что с ним, несомненно, связано развитие эвкариот. Датировать точно этот фундаментальный скачок в эволюционном процессе пока нельзя, по-видимому, он произошел не ранее начала рифея и не позднее рубежа между ранним и средним его этапами. Во всяком случае, в доломитах Бэк Спринг (шт. Калифорния, США) уже были обнаружены зеленые одноклеточные эвкариотные водоросли, возраст которых достигает 1,3 млрд лет [2109]. Одна из богатейших флор конца среднего рифея существовала в Сибири [1050]. В мироедихинской свите Туруханского района и в нижней части лахандинской серии Учуро-Майского района обнаружены разнообразные одноклеточные водоросли прекрасной сохранности, в том числе формы с резко обособленным внутренним телом, сходным с ядром, и с признаками различных стадий амитоза и клеточного деления, многочисленные целочечные агрегаты «ядерных» клеток и массовые скопления водорослевых филаментов. Здесь же открыты формы, морфологически идентичные или близкие современным *Phycomycetes*, также содержащие темное внутреннее тело. Подлинной сенсацией стало в свое время открытие позднерифейской микрофлоры в формации Биттер Спринг Центральной Австралии (возраст около 900 млн лет). Эта микрофлора стала важнейшим объектом интерпретации древнейших эвкариот, среди которых были идентифицированы разнообразные зеленые водоросли (такие, как близкие к *Nucellosphaeridium* — *Caryosphaeroides*, *Clenobotrydion* и другие), возможно, красные и пиррофитовые водоросли (*Zosterosphaera*), а также очень обильные осцилляторные прокариотные цианобиты [2232, 2233, 2234].

На Сибирской платформе в среднем и верхнем рифее в последние годы встречены окремненные строматолитовые породы, в которых в изобилии находят разнообразные микрофоссилии [690].

По-прежнему остро дискуссионной проблемой остается происхождение многоклеточных растений и многоклеточных живот-

ных. Но независимо от того, какую гипотезу происхождения многоклеточных организмов мы примем [их критический обзор см.: 411] и будем ли считать, что обе группы произошли независимо и одновременно или разделению этих царств предшествовал период симбиогенетического развития, три заключения подкреплены сейчас хорошо обоснованными фактами: 1) появление макроскопических органических форм не ранее позднего рифея (900—1000 млн лет); 2) более или менее близкое по времени (в пределах позднего рифея и особенно венда) появление бентосных *Metaphyta* с неизвестным слоевищем и следов жизнедеятельности беспозвоночных, а позднее — самих отпечатков и остатков *Metazoa*; 3) достаточно высокий уровень содержания свободного кислорода в атмосфере того времени, так как только переход к кислородному дыханию мог стать важнейшим энергетическим импульсом в развитии всех жизнеобеспечивающих систем многоклеточных организмов. Этот скачок, который характеризовался переходом от брожения к окислению, известный под названием «эффекта Пастера», произошел не в начале кембрийского периода, как полагали еще совсем недавно [1330], а по меньшей мере на 400 млн лет раньше, т. е. на границе среднего и позднего рифея. Именно в позднем рифее, а возможно, и несколько ранее, произошли события, пока в значительной степени скрытые от нас, результатом которых явилась первая яркая вспышка и дальнейший подлинный расцвет вендской флоры и фауны.

В стратиграфической шкале венд может рассматриваться только в ранге особой геологической системы [921, 994, 2303], а не какого-либо подразделения рифейской или палеозойской группы, или кембрия, как предлагали А. и Ж. Термье [1046], выделив эдиакарский ярус (эдиакарий). Самостоятельность венда определяют: 1) планетарная устойчивость в последовательности основных геологических и палеонтологических особенностей, характеризующих предкембрийский период; 2) геохронологическая продолжительность вендского периода (около 100 млн лет в интервале 680 ± 20 — 570 ± 20 млн лет; 3) очевидная независимость всей вендо-эдиакарской биоты бесскелетных многоклеточных животных и растительных организмов от биот позднего рифея и кембрия, по отношению к которым первую нельзя считать даже переходной. В палеобиологическом и биостратиграфическом отношениях это принципиально важно для характеристики венда.

Палеонтологическая характеристика венда по своему разнообразию и уровню развития животных и растительных организмов отличается от характеристики рифея, синия и их аналогов, хотя на уровне так называемых «микробиот» и структурных биолитов (строматолитов и микрофитолитов), несомненно, существует преемственность. Самая ранняя кембрийская (томмотская) биота скелетных организмов несет в себе все типичные признаки фанерозойских биот, но по происхождению не имеет прямой связи с наиболее характерной для венда биотой бесскелетных многоклеточных животных.

Вендская биота сейчас представляется столь важной для понимания ранних этапов формирования основных филумов многоклеточных животных, что мы попытаемся более подробно охарактеризовать органический мир этого периода.

Рубеж рифея и венда был эпохой крупных площадных оледенений. Нам чрезвычайно мало известно об этой эпохе, но именно с ней приходится связывать последовавшую вскоре важнейшую эволюционную и экосистемную перестройку жизни в позднем докембрии. Вполне вероятно, что в эпоху лапландского оледенения резко понизился уровень Мирового океана и одновременно увеличилась соленость его вод в связи с тем, что значительная часть объема воды перешла в лед. С одной стороны, это могло вызвать резкую редукцию зоны шельфа, вплоть до полного исчезновения этой наиболее продуктивной зоны моря. Та же участь, вероятно, постигла и обширные материковые моря, столь характерные для позднего докембрия. Часть шельфа, еще затопленного водой, также могла оказаться непригодной для жизни организмов, будучи перекрытой ледником. Если в зоне шельфа до оледенения существовала обильная жизнь, то с сокращением его площади должна была резко повыситься конкуренция за место обитания и ресурсы питания. Вполне допустимо, что для многих групп фауны и флоры, заселявших мелководные зоны материковых морей и шельфа, лапландское оледенение могло стать катастрофическим. В этой ситуации мы скорее всего должны были бы наблюдать угнетение, стирание шельфовых сообществ и расцвет пелагических организмов, прежде всего фито- и зоопланктона. Однако, как известно, повышение солености обычно снижает продуктивность планктона, и мы вправе ожидать этого в течение лапландской гляциальной эпохи. Такой теоретически представляется предвендская эпоха.

Широчайшая эпиконтинентальная ранневендская трансгрессия, следовавшая за таянием ледников (следы деятельности этих ледников в виде тиллитов и тиллоидов залегают в основании венда на всех материках), привела к появлению на выровненных ледниками платформах гигантских мелководных морей. Вследствие беспрепятственного размыва берегов и увеличения привноса терригенного материала с континентов в условиях усилившейся денудации последние огромные площади оказались занятыми зоной литорали. Возникновение новых местообитаний и экологических ниш привело к появлению резко обновленного органического мира, типом которого и является вендо-эдиакарская биота бескелетных многоклеточных. В этих совершенно новых ландшафтных и трофических условиях произошел, вероятно, самый важный для дальнейшего развития жизни на Земле таксономический и популяционный «взрыв». Роль инкубатора этой жизни, по-видимому, сыграла пелагиаль предвендского Мирового океана, а не «континентальные лужи», как иногда считают. Иначе трудно объяснить принципиальную однотипность вендской биоты на всех современных континентах.

Произошедший примерно через 100 млн лет следующий кембрийский «популяционный взрыв» скелетных беспозвоночных не был, таким образом, первой внезапной вспышкой метазоа, основные филетические стволы которых уже давно разошлись. Трудно установить прямую эволюционную связь известных групп фауны вендско-эдиакарской биоты бесскелетных метазоа со скелетными организмами кембрия, но высокий уровень дифференциации беспозвоночных венда, несомненно, сближает их с фанерозойским миром животных, несмотря на значительную специфичность и как бы завершенность биоты венда.

Если говорить о биоте вендского периода в целом, то в ней сохраняют свое место все названные ранее довендские группы микроорганизмов (а это таксоны царств, типов и классов). Совершенно исключительное значение приобретают разнообразные бесскелетные метазоа, следы жизнедеятельности бентосных беспозвоночных, водоросли, с неминерализованным слоевищем, ясной клеточной структурой и органами спороношения, существенно усложненные группы различного фитопланктона синезеленых, зеленых, красных и других водорослей (вплоть до гигантских сфер *Chuarioromorphida*), нераспознаваемый пока микрозоопланктон, возможные актиномицеты, грибы, первые споровые растения амфибийного или континентального происхождения. В конце венда появились водоросли с обызвествленным слоевищем и первые метазоа с самыми ранними проявлениями склеротизации тканей на основе органических матриц и путем минерализации.

У нас пока нет явных свидетельств экологического характера, объясняющих отсутствие тканевой минерализации в докембрии. Многочисленные гипотезы, высказанные по этому поводу, не выдерживают критики [541, 1162]. К тому же мы не можем указать существенных различий в обстановках венда и кембрия: скорее, они были сходными. Биохимические механизмы формирования минерализованных скелетов, по-видимому, не эволюционировали или не проявлялись во время радиации мегаскопических метазоа в раннем и среднем венде. К тому же (а это надо иметь в виду) многие группы организмов, характерных для венда, не обладали скелетом в силу своей организации, так же как и сейчас не имеют скелета большое количество морских беспозвоночных — сифонофоры, актинии, аплакофоры, плоские черви, сипункулиды, аннелиды, оболочники и др.

Мы располагаем, однако, несколькими фактами, позволяющими утверждать, что в венде на уровне массового распространения вендо-эдиакарской фауны в некоторых группах животного царства биохимические механизмы склеротизации тканей уже проявлялись.

Об этом свидетельствуют прежде всего находки сабеллитид и сколекодонтоморфных редкиний на редкинском уровне валдайской серии венда на Русской платформе [987, 988].

О наличии спикул (хотя мы и не знаем их вещественного состава) у некоторых вендских колониальных полипов можно су-

дить по тонким узким отпечаткам, расположенным ориентированно на главном стебле, как, например, у известных эдиакарских арборей [1639]. О находках спикул в докембрийских толщах сообщалось много раз. Позже большинство этих находок было подвергнуто ревизии, но не считаться с этим материалом нельзя. Так, в группе Тиндир на Аляске обнаружены мелкие окаменелости, описанные как плоские черви класса турбеллярий [1266]. Повторное изучение этих образований склонило исследователей к мнению, что описанные фосилии являются спикулами, напоминающими спикулы губок гексактиннелид [1443], а возраст вмещающих пород — кембрийский. Резко рельефные отпечатки некоторых вендских форм, в частности птеридинид, заставляют предполагать наличие у них достаточно жестких, вероятнее всего, органических скелетных элементов.

Вендская фауна СССР (особенно Русской платформы после открытия крупнейших местонахождений в Беломорском и Подольском регионах) сейчас является самой богатой в мире: она включает многие десятки родов и тысячи экземпляров. Эта фауна связана с наиболее полной стратиграфической последовательностью между рифеем и кембрием и сопровождается богатой и разнообразной ассоциацией других групп органического мира. На основании данного материала можно делать наиболее обоснованные общебиологические выводы, касающиеся специфики вендского этапа эволюции.

Для многочисленных животных венда характерны следующие первостепенно важные черты. Фауна венда представлена бесскелетными организмами, т. е. формами, не имеющими минерального скелета в самом широком смысле этих слов. Первые тубулярные формы с минеральным скелетом появились лишь в конце венда. Превосходная сохранность отпечатков бесскелетных может свидетельствовать о том, что в венде происходило прогрессивное уплотнение тканей, связанное с их совершенствованием и дифференциацией. Как продолжение этого процесса можно рассматривать активную склеротизацию тканей и массовое появление в кембрии скелетной фауны. Но не только уплотнение тканей, в том числе и покровных, способствовало фоссилизации отпечатков вендских метазоа. Судя по тому, что до сих пор нигде в мире не известно ни одного поврежденного остатка докембрийского бесскелетного животного, в этот период, по-видимому, не существовало активных хищников, а также организмов, питавшихся крупными пищевыми частицами (в том числе трупоедов). Значение биологических деструкторов было, вероятно, незначительным [299].

Кроме того, есть основания предполагать существование в венде сравнительно коротких пищевых цепей. И наконец, немаловажное обстоятельство — относительно небольшой удельный вес инфауны в бентических сообществах вендских морей, а отсюда и незначительная степень биологической переработки осадка. Все перечисленные обстоятельства способствовали тому, что остатки вендских

бесскелетных могли захороняться в больших количествах, а их отпечатки оставались ненарушенными.

Одна из характернейших черт вендской фауны — проявления гигантизма в разных крупных таксонах. В вендских отложениях нередко отпечатки медузоидных диаметром 30—40 см, а длина некоторых перистовидных колоний полипов подчас достигает более 1 м. Такие размеры свойственны наиболее примитивным группам, в частности кишечнополостным и некоторым плоским червям. Гигантизм вендских представителей этих групп выступает особенно ярко и неожиданно на фоне шельфовой биоты скелетных форм начала кембрия (томмотский век), представленной разнообразными, но преимущественно очень мелкими формами, которые не обнаруживают прямого родства с крупными бесскелетными венда. Только позднее, в кембрии же, появляются свои, редко встречающиеся гиганты, но они относятся уже к иным типам и классам. Поэтому нередко можно слышать суждения, что вендо-эдиакарская фауна не имеет потомков. Это представление вряд ли верно, хотя основано на видимой, фактической стороне палеонтологической летописи. Если судить о преемственности животного мира рассматриваемых периодов на уровне типов, то сомнений в ее существовании быть не может: и в венде, и в кембрии известны кишечнополостные, аннелиды, членистоногие, возможные погонофоры, а также моллюски (на их присутствие в венде указывают разнообразные следы ползания и выедания осадков).

Не исключено, что обширная группа археат найдет своих предков среди некоторых «медузоидных» венда, которые имеют плоскоконическую форму, монаксонную гетерополярную симметрию неопределенно большого порядка и демонстрируют все признаки седентарности. Сравнение вендских и кембрийских форм в некоторых случаях может быть осложнено тем, что в вендском материале присутствуют отпечатки мягких тканей, а в кембрийском — только остатки скелетов. В венде, вероятно, одновременно с гигантскими формами (гигантизм некоторых из них, возможно, отражает наиболее поздние фазы эволюции этих групп метазоа) существовали мелкие бесскелетные организмы, давшие в томмотском веке вспышку скелетных беспозвоночных фанерозоя. Микропалеонтологи, исследующие вендские биоты, уже обнаружили в своих преператах некоторые элементы зоопланктона, но в целом эта область пока остается нетронутой, хотя она и чрезвычайно интересна.

Вендская фауна в целом характеризуется высокой морфологической дифференциацией, отражающей уже сложившиеся таксоны очень высокого ранга, до типов включительно. Видовое разнообразие на этом уровне дифференциации незначительно. Надежные данные о дивергенции таксонов высокого ранга в венде пока отсутствуют. Все типы и классы вендской фауны появляются как бы внезапно. Для наиболее вероятного объяснения этого явления приходится допустить, что причина его состоит не в замаскиро-

ванной длительности путей расхождения филумов, а в необычайно быстром формировании всех главнейших типов беспозвоночных в геологически очень короткое время. На ранних стадиях радиации метазоа при относительно низком уровне их организации каждый новый признак может иметь очень высокий таксономический вес и в то же время не иметь адекватного функционального или физиологического значения для самих организмов. Теоретически более вероятен процесс быстрой реализации всевозможных вариантов архитектуры беспозвоночных в общих чертах после или в процессе возникновения многоклеточности. Это предположение косвенно подтверждается следующим наблюдением: 60 из 90 классов морских многоклеточных животных появились в вендокембрийском интервале, а от перми до наших дней — только пять [2239, 2274—2277].

Таким образом, предположение, что метазоа имеют очень длительную историю в докембрии, сейчас кажется менее вероятным. Природа этого «макротаксономического» скачка гипотетична, но скорее всего экологически экзогенная. Для докембрийской эволюции сегодня наиболее популярно представление о биоэнергетических критических рубежах, связанных с общим ходом оксигенизации атмосферы и гидросферы, хотя и этот фактор не автономен в системе абиотических и биологических параметров среды жизни. Само собой разумеется, что необходимо продолжение настойчивых поисков возможных остатков метазоа и в довендском протерозое.

Вендские бесскелетные метазоа характеризуются всеми главными чертами архитектуры позднейших беспозвоночных, что, вероятно, связано с быстро устоявшимися приспособлениями к условиям среды обитания, с формами движения (дно, пелагиаль), с типом питания, роста и размножения. В вендских морях были обильно представлены сидячий и подвижный бентос, нектонные, планктонные и даже плейстонные организмы. В то же время во всех известных местонахождениях на Земле рассматриваемая фауна экологически принципиально однотипна. Она включает сравнительно однообразный набор жизненных форм, представленных десятками (вероятно, до сотни) родов. В этом можно видеть свидетельство однообразия экологических условий вендского шельфа и отсутствия сколько-нибудь существенных экологических барьеров, стертых огромной трансгрессией. Устойчивость в стратиграфической последовательности и однотипность вендской биоты бесскелетных метазоа исключают возможность асинхронности в ее возрастном положении в целом, но порождают другую острейшую проблему, связанную с выявлением характера и скорости эволюции в венде различных групп многоклеточных животных. Пока данные на этот счет чрезвычайно скудны. Более того, иногда можно слышать суждения, что вендская фауна нестратиграфична, так как заметно не эволюционировала на протяжении почти сотни миллионов лет. Быстрое развитие знаний о ней, достигнутое в последние годы прежде всего в нашей стране, позволяет надеяться,

что в ближайшее время будут сделаны первые шаги в разработке данной проблемы.

Анализ архитектоники вендских метазоа [1097—1099] показывает, что наиболее ранняя радиация многоклеточных шла по пути реализации симметричного разнообразия. В процессе ее появились разнообразные планы строения. Некоторые из них были унаследованы в ходе дальнейшей эволюции метазоа, став характерными признаками таксонов высокого ранга в фанерозое. Уже давно замечена определенная количественная асимметрия в распределении представителей подчиненных таксонов в объединяющих их более крупных систематических единицах. В царстве животных венда несомненная доминанта принадлежала кишечнополостным — медузоидам пелагиали и разнообразным одиночным и колониальным полипам. Венд можно было бы охарактеризовать как время бурного расцвета кишечнополостных. Не исключено, однако, что мы несколько приувеличиваем роль этого типа в вендской биоте: кишечнополостные являются в общем наиболее крупными организмами этого периода, среди них имеется большое количество разнообразных полипов, которые в целом имели больше шансов сохраниться в ископаемом состоянии. Все это приводит к тому, что вендские кишечнополостные чаще сохраняются и чаще попадают на глаза палеонтологу (отсюда и большая численность и большое видовое разнообразие): представители этого типа составляют 67 % от 1500 образцов бесскелетных метазоа, собранных в районе Флиндерс Рейндж близ Эдиакары в Южной Австралии [247]. В беломорской же биоте венда кишечнополостные составляют около 70 % общего числа описанных видов [1094].

Резкое преобладание *Radialia* в ископаемых ассоциациях вендских метазоа может рассматриваться как признак наибольшей древности этой группы. Широкое симметричное разнообразие вендских кишечнополостных отражает более ранний этап начальной радиации данного типа. Самой архаичной является монаксонная гетерополярная симметрия бесконечно большого порядка, обычно сопряженная с концентрическим планом строения, что в целом характерно для многочисленных примитивных форм вендских кишечнополостных (класс *Cyclozoa*). Более высокой организацией отличаются *Radialia* с симметрией неопределенного порядка (класс *Inordozoa*), которая представляется необходимым этапом в эволюции многих линий кишечнополостных на пути к симметрии определенного порядка, типичной для книдарий фанерозоя. Кишечнополостные венда со стабильной симметрией представлены в основном трехлучевыми (класс *Trilobozoa*) и четырехлучевыми (класс *Scyphozoa*) формами, которые отвечают высшему уровню организации. Анализ архитектоники вендских кишечнополостных допускает предположение об эволюции *Radialia* от форм с симметрией бесконечно большого порядка через формы с неопределенно многолучевой симметрией к формам с определенным порядком симметрии и от форм с концентриче-

ской организацией к формам с преимущественно радиально-лучистым планом строения [1098, 1099, 1577].

Для Bilateria, составляющих меньшинство среди ископаемых вендских метазоа, характерно преобладание сегментированных форм на фоне большого разнообразия планов строения, которое отражает широкий диапазон типов организации и уровней продвинутой отдельности ветвей этой группы. Резкое преобладание сегментированных форм среди вендских билатерий допускает предположение, что во многих ветвях метазоа процессы становления билатеральной симметрии и метамерии были сопряженными, однако они не всегда вели к целоматам. Симметрия скользящего отражения, характерная для наиболее примитивных билатерий венда (тип *Proarticulata*) и нетипичная для позднейших билатерально симметричных метазоа, может указывать на вероятность очень раннего происхождения метамерных форм от радиально-симметричных метазоа с осью вращения неопределенного порядка [1097, 1098]. Неупорядоченная метамерия с плоскостью симметрии скользящего отражения могла быть важным этапом в эволюции некоторых групп метазоа на пути к настоящим *Articulata*.

В конце венда произошло массовое вымирание многих групп метазоа, прежде всего таксонов, составляющих наиболее характерные элементы вендо-эдиакарской фауны: специфические высокоранговые группы, которые нередко именуют как «опыты Природы» [1665].

Завершая характеристику вендского животного мира, следует отметить исключительное значение жизнедеятельности беспозвоночных, изучение которых дает специфическую информацию, которую подчас нельзя получить при изучении иных окаменелостей. В истории прогрессивной колонизации морского дна вендский период был, несомненно, одним из важнейших этапов, хотя в это время бентосные организмы осваивали в основном мелководные зоны бассейнов. В типичных случаях вендские ихноценозы отличаются относительно невысокой степенью биологической переработки осадка (по сравнению с ихноценозами кембрия) и неглубоким зарыванием организмов, субгоризонтальностью следов передвижения и питания, незначительным количеством норк-жилищ, следов покоя и следов перемещения с участием придатков [1096]. Ископаемые следы жизнедеятельности из вендских отложений свидетельствуют о высокой организации вагиального бентоса. В приповерхностной зоне осадка эти организмы передвигались с помощью перистальтических изменений формы всего тела, как, например, современные аннелиды, сипункулиды и другие червеобразные. Среди них были и сортирующие, и несортирующие детритофаги, пропускавшие через пищеварительный тракт осадок, богатый детритом и микроорганизмами. В пользу этого могут свидетельствовать следы *Planolites* и *Neonereites*. Другие организмы, судя по таким следам, как *Nenoxites*, *Bilinchnus*, *Aulichnites*, перемещались по поверхности осадка при по-

мощи волн перистальтики, проходящих по вентральной части тела или по подошве ноги (современные турбеллярии, хитоны и гастроподы). Перистальтический способ перемещения многоклеточных, по-видимому, является одним из наиболее примитивных и древних.

В венде получают распространение следы с повторяющимися элементами симметрии, образованные представителями вагильного бентоса в результате повторения однотипных движений в процессе питания [1091, 1095]. Эти следы указывают на появление определенных наследуемых поведенческих программ, направленных, по-видимому, на рациональное использование ресурсов питания при оптимальных затратах энергии. В дальнейшей истории животного мира с помощью ископаемых следов можно наблюдать поразительную картину эволюции поведения разнообразных групп морского бентоса на фоне прогрессирующей колонизации все более глубоководных зон дна и толщи осадка. Эволюционная сторона этологии, которая совсем недавно начала развиваться на основе изучения ископаемых следов жизнедеятельности, по-видимому, еще долго будет оставаться привилегией палеонтологии.

К концу венды становится заметным усиление активности вагильного бентоса, но наиболее резкое ускорение процесса колонизации морского дна, особенно в зонах мелководья, наблюдается в самом начале кембрия, или даже чуть раньше. На Русской платформе в ровенском горизонте балтийской серии появляется богатая и разнообразная ассоциация ископаемых следов — *Treptichnus*, *Teichnus*, *Phycodes*, *Cyzolithes* и др. [800, 1095, 1096], многие из которых продолжают существовать и в более поздние геологические эпохи. В целом ихноценозы этого уровня характеризуются высокой степенью биологической переработки осадка, значительным разнообразием и морфологической сложностью, а нередко и крупными размерами. Появляются новые формы с повторяющимися элементами симметрии, причем не только горизонтальные, но и вертикально ориентированные. Биота ровенского времени характеризуется обильными сабеллидитами, значительным количеством одиночных полипов (*Bergaueria*), которые богаты фитопланктоном, близким к вендскому, а также многоклеточными водорослями (*Tyrasotaenia*). Вероятно, к этому времени относится появление первых тубулярных метазоа с минерализованной трубкой (немакит-далдыкский горизонт Сибири). Наиболее значительные обновления органического мира происходят начиная с лонтоваского-люкатиского горизонтов на Русской платформе и с сунагинского горизонта и его аналогов в Сибири. Массовое появление скелетной фауны, обусловленное всплывкой минерализации скелетных элементов в самых разных стволах органического мира Земли, послужило началом, точкой отсчета фанерозойского зона и фанерозойской эволюции биосферы (рис. 22), которая до недавних пор была единственным объектом исследований классической палеонтологии.

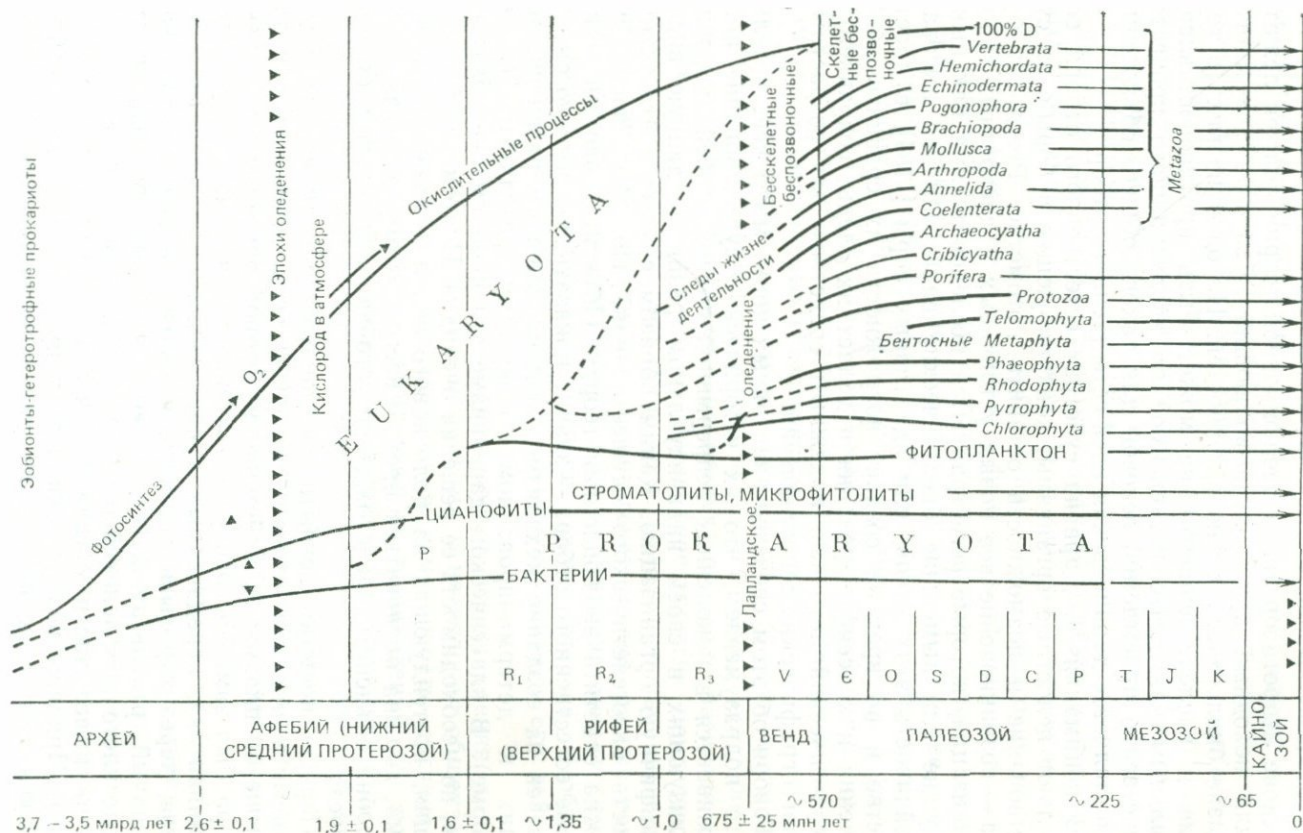


Рис. 22. Схема развития органического мира. По Б. С. Соколову, с незначительными изменениями

7.3. ЭВОЛЮЦИЯ КАК ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПРОЦЕСС

В основе непротиворечивой эволюционной теории должен лежать общий исходный принцип, позволяющий объяснить все многообразие биологических закономерностей. Ни одна из них (в том числе и наследственность) не может быть противопоставлена остальным как нечто независимое от эволюционного процесса. Единственно приемлемой основой для такого общего объяснения представляется дарвиновская идея естественного отбора.

В понимании Ч. Дарвина субстрат естественного отбора составляют целостные организмы, конкурирующие в борьбе за существование и возможность оставить потомство. Результат отбора — возникновение все новых устойчивых и дискретных типов организации, которые регистрируются исследователями как ныне живущие или вымершие биологические виды. Именно высокая устойчивость этих типов, или адаптивных норм [1184], в пространстве и во времени создает возможность их сравнительного изучения и классифицирования и делает их следы, сохраняемые в геологической летописи, надежным средством для возрастных и биогеографических сопоставлений.

Говоря об этом свойстве адаптивных норм, мы в действительности подразумеваем, что их историческое существование поддерживается в поколениях непрерывной сменой особей, надежно реализующих в своем индивидуальном развитии данную видоспецифичную организацию. Каким образом создается эта устойчивость онтогенетического осуществления? На этот вопрос и должна ответить эволюционная теория. Объяснить эволюцию на основе естественного отбора — значит показать, что именно он ответствен за создание механизмов индивидуального развития, ведущих к детерминированному конечному результату (т. е. к норме). В классическом дарвинизме эта проблема не разработана, но необходимость ее решения очевидна. Поэтому любая концепция, претендующая на роль нового этапа в развитии дарвинизма, должна оцениваться прежде всего по тому, насколько она способна объяснить происхождение устойчивости нормального онтогенеза.

Первую попытку вскрыть соотношения между естественным отбором и индивидуальным развитием представляет теория зародышевой плазмы А. Вейсмана, в которой организм как объект отбора был заменен совокупностью наследственных зачатков (детерминантов), передаваемых в поколениях независимо от онтогенеза, через зародышевый путь. Развитие рассматривалось как пассивный результат действия этих зачатков, разделяющихся в ходе клеточных делений и однозначно детерминирующих по отдельности все части организма (что и объясняет его устойчивость). Причины возникновения этих предопределяющих свойств зачатков теория не объясняла. Эта попытка отделить развитие как область «соматогенных» (ненаследственных) изменений от процесса передачи половых клеток как сферы действия отбора

оказалась в решительном противоречии с фактами. Во-первых, зародышевый путь во многих случаях не обособляется от соматического развития или же является его итогом (вегетативное размножение, чередование половых и бесполов поколений). Во-вторых, очевидно, что между структурой зародышевой клетки и исходом нормального развития нет однозначного соответствия. Удаление частей развивающегося зародыша вместе с их предполагаемыми детерминантами может не мешать регуляции развития к норме и, наоборот, одна и та же клетка способна дать начало разным устойчивым типам организации в случаях адаптивного полиморфизма. Необходимость обойти эти противоречия, сохраняя принцип мозаичной детерминации, заставила ввести в теорию дополнительные допущения: 1) об избыточности зародышевой плазмы по отношению к фактическому исходу развития; 2) о переносе части ее (резервной идиоплазмы) вместе с соматическими клетками в ходе развития; 3) об изменении ее состава с помощью отбора (борьбы) детерминантов под действием внешних факторов [159, 2471]. Таким образом, вопреки исходному пункту своей концепции А. Вейсману фактически пришлось признать, что именно индивидуальное развитие является источником изменений, вызываемых естественным отбором.

Эти трудности в понимании эволюционной роли онтогенеза, по существу, разрушившие теорию А. Вейсмана, перестали, однако, казаться актуальными на следующем этапе развития идеи дискретной наследственности. После переоткрытия менделевских законов, казалось бы, все стало ясно. Если все признаки независимо определяются генами, то онтогенез можно рассматривать как несущественную промежуточную инстанцию между теми и другими, не представляющую специального интереса. Чтобы понять историческую роль отбора, достаточно оценить его действие непосредственно на гены.

Оценка этой роли, характеризующая представления раннего менделизма, может быть суммирована в нескольких общеизвестных положениях: 1) наследственная изменчивость подчиняется исключительно правилам менделевских расщеплений; 2) новые варианты могут вноситься в нее лишь за счет мутаций (эта возможность, впрочем, также оспаривалась); 3) естественный отбор способен лишь отсеивать наследственные факторы, уменьшая разнообразие форм и, таким образом, не может выполнять той созидательной функции, которая приписывается ему дарвинизмом.

Принято считать, что эти упрощенные воззрения были преодолены в ходе развития моргановской хромосомной генетики и что ее объединение с дарвинизмом привело к созданию новой синтетической теории, реабилитировавшей идею отбора. Для оценки сущности этой теории необходимо прежде всего установить, какие принципы лежат в ее основе и как она объясняет главную эволюционную проблему — устойчивость нормального индивидуального развития.

Очевидно, что ее исходным пунктом, как и у А. Вейсмана, служит принцип отбора наследственных факторов (в данном случае — менделевских аллелей). Хотя уже с 40-х годов в изложениях теории одновременно подчеркивается, что объектами отбора являются фенотипы, тем не менее «ее идеалы остались прежними» [750]. Движущий отбор и сегодня определяется в ней как процесс замещения аллелей, а скорость эволюции — как скорость этого замещения [269]. В результате отбора ожидается увеличение однородности генетического состава популяций [999, 1164], а наличие в них высокой гетерогенности, несмотря на все попытки альтернативных объяснений (частотозависимый отбор и т. п.), приравнивается прежде всего к вмешательству факторов, действующих «несмотря на силы отбора» [7, с. 51]. Все это равносильно признанию, что подлинными единицами отбора предполагаются именно гены.

С этим принципом неразрывно связано принятие теорией и другого вейсмановского представления — об однозначных соотношениях гена и признака (хотя формально оно отрицается моргановской генетикой). Гены здесь обычно наделяются постоянными маркерами в виде коэффициентов приспособленности, сохраняемых ими во всех рекомбинациях. Кроме того, поскольку давление отбора оценивается только по изменению частоты форм в поколениях [1164], то ясно, что судить таким путем об изменениях генного состава можно лишь при наличии прямой связи между признаками и генами.

Следующий важный момент в оценке синтетической теории касается ее представлений о взаимоотношениях мутационного процесса и отбора, а также о причинах фенотипической устойчивости. Позиция теории по всем этим вопросам однозначно вытекает из отождествления ею менделевских факторов с хромосомными локусами¹⁾, в силу которого мутация рассматривается как акт создания элементарного менделевского различия. А поскольку такое различие должно контролировать пару альтернативных (аллельных) наследственных признаков, то мутация приравнивается к появлению нового устойчивого фенотипа. Хотя сторонники теории часто не замечают ее сальтационистской природы [594, 898], в действительности она очевидна и имеет ограничения лишь технического характера. Там, где две устойчивых морфы или расы различаются только по одному менделевскому фактору, это считается прямым указанием на происхождение одной формы из другой путем единичной мутации [1509, 269]; если же предполагается множество таких различий (например, у преемственных

¹⁾ Хотя это отождествление и принято в моргановской генетике, оно не раз вызывало возражения [462, 848]. Т. Морган также признал его не без колебаний, допуская вначале, что менделевские факторы суть лишь абстрактные свойства, каким-то образом связанные с локусами [708]. С развитием биохимических методов генетического анализа, где локус выступает как единица матричного синтеза, несоответствие указанных понятий вновь становится для генетиков все очевиднее [269, с. 290; 256].

видов), то путь их приобретения представляется как цепь мутаций [1509, с. 52].

Это означает, что для синтетической теории вопрос об устойчивости нормального фенотипа и реализующего его онтогенеза вообще не является предметом рассмотрения; эффект всякого генетического изменения по определению считается ею наследственным, т. е. устойчивым. Хотя и признается влияние на него внешней и внутренней среды, сам факт его существования в виде особого маркера полагается очевидным и не зависящим от отбора (последний лишь оперирует такими наследственными признаками). Подлинной причиной появления нового признака считается мутация, а не отбор.

Следовательно, в основе синтетической теории лежит не столько реальный мир фактов хромосомной генетики, сколько редукционистские упрощения, унаследованные от А. Вейсмана и ранних менделистов (отбор генов, линейные связи генов и признаков, появление устойчивых новшеств путем мутаций). Такие важные эмпирические обобщения генетики, как устойчивость нормы («дикого типа»), по сравнению с мутационными аномалиями и тенденция к их поглощению в скрещиваниях; нарушения менделевского наследования, выражаемые в понятиях экспрессивности и пенетрантности; гетерогенность однотипных природных аномалий; зависимость признаков от генома в целом; лабильность доминирования — не находят самостоятельного выражения на языке синтетической теории и низводятся ею на уровень несущественных помех, затемняющих правильную картину менделевских расщеплений.

Эти выводы вполне согласуются с сегодняшней тенденцией к переоценке синтетической теории в глазах генетиков. Ее все чаще характеризуют лишь как удобную абстракцию [465] или временное упрощение [999], а само определение эволюции как изменения генетического состава популяции признается редукционистским [597]. Иногда прямо указывают, что видеть здесь синтез генетики и дарвинизма — значит «выдавать желаемое за действительность» [39, с. 413]. К числу «вынужденных упрощений» теории относят сегодня наиболее существенные ее принципы: отбор аллелей, оценку их по вкладу в приспособленность, однозначное соответствие генотипа и фенотипа, возможность суждения о геномном составе без учета закономерностей онтогенеза; используемые теорией модели действия отбора на частоты локуса с двумя аллелями характеризуются как «совершенно нереалистичные» [999].

Формальное признание фенотипа объектом отбора неизбежно заставляет признавать и эволюционную роль модификационной изменчивости [596], что на самом деле равносильно «пересмотру основных положений генетической концепции эволюции популяций» [353, с. 373] и означает введение в синтетическую теорию чужеродной пристройки *ad hoc* [487]. Характерно также нынешнее стремление теории отказаться от идеи генетического груза [269, 596, 669, 214], вызванное трудностями объяснения генетического

полиморфизма, который обнаруживается внутри нормальных популяций. Но вместе с концепцией груза исчезает и неотъемлемое для синтетической теории объяснение движущего отбора как уменьшения генетической дисперсии популяции по приспособленности. Понятие отбора аллелей становится бессодержательным. Одним из косвенных и независимых признаний этого факта является предложение о замене генов хромосомными континуумами в качестве будущей основы популяционной генетики и эволюционных построений [1879].

Все эти попытки модернизировать синтетическую теорию объективно отражают невозможность совместить дарвиновское представление об отборе целых организмов (и их онтогенезов) с редукционистскими принципами ортодоксального менделизма и указывают на стремление ограничить роль последних. Но иногда возникшее противоречие пытаются решить и противоположным путем — за счет дарвинизма. Так, М. Д. Голубовский [255], почти повторяя слова В. Иогансена¹, считает, что развитие учения о наследственности привело к последовательному ограничению постулатов селектогенеза. Место дарвиновской неопределенной изменчивости заняла строгая упорядоченность расщеплений, ограниченная менделевскими правилами и не зависящая от отбора. Поэтому созидательной роли отбора не существует — но сохраняет лишь то, что создается мутациями. А значит, нет и постепенности эволюции — ее суть составляют мутационные скачки, оцениваемые отбором. Этот призыв вернуться к представлениям Г. де Фриза и В. Иогансена неслучаен: он отражает ясное понимание несовместимости принципов, положенных в основу существующего «синтеза».

Все это вновь заставляет нас обратиться к поискам теоретического обобщения, которое позволяло бы решить главную проблему дарвиновского учения об отборе — проблему возникновения устойчивости индивидуального развития. Одновременно оно давало бы возможность уяснить смысл эмпирических закономерностей, вскрываемых генетикой. Ибо явления наследственности, составляющие ее предмет, означают передачу признаков [310], т. е. не что иное, как их реализацию в онтогенезе потомков. Правильное наследование есть осуществление типичного (стабильного) развития [354, 670, 1194, 1196, 1684], тогда как нарушения наследования суть нарушения онтогенетической устойчивости. Поэтому наследственность и способность к устойчивому развитию составляют одну и ту же проблему [280, 922], и у нее может быть только одно решение, которое должно выражаться в понятиях, пригодных для описания онтогенеза.

Теория, удовлетворяющая в своей основе указанным требованиям, существует. Это — учение о стабилизирующем (канализирующем) отборе И. И. Шмальгаузена — К. Х. Уоддингтона, ко-

¹ «Генетика вполне устранила основу дарвиновской теории подбора» (Johannsen [1915], цит. по [1104, с. 191]).

торое исходит из представления, что отбор по фенотипам ведет к созданию помехоустойчивого развития, реализующего эти фенотипы. Устойчивость признаков рассматривается здесь «не как свойство генов, а как выражение взаимозависимости частей в корреляционных системах развивающегося организма» [1196, с. 174]. Поскольку источником эволюционных изменений здесь признаются отклонения самого процесса развития, эта теория заслуживает названия эпигенетической. «Не изменения генотипа определяют эволюцию и ее направление. Наоборот, эволюция организма определяет изменение его генотипа» [1185, с. 57]. Несмотря на неизжитость в языке теории ряда чуждых или избыточных понятий, она в принципе позволяет раскрыть онтогенетический смысл фактов генетики.

Если стабильность итога развития представляет собой продукт эволюции, то то же самое касается и наследственности. Это — одно из центральных положений эпигенетической теории. Создание наследственного признака описывается ею как накопление генетических изменений в пределах, допускающих осуществление отбираемого фенотипа [1186, 1196], или как генетическая ассимиляция последнего [2440, 2441]. В соответствии с этим сырой материал эволюции должны составлять неустойчиво nasledуемые изменения, т. е. такие, которые могут быть охарактеризованы как дарвиновская неопределенная изменчивость. Согласно И. И. Шмальгаузену [1192], это лабильные неадаптивные морфозы (модификации) нормы, реализуемые на гетерогенной основе. Следовательно, созидательная роль отбора заключается в стабилизации первично неустойчивых типов онтогенетических реакций. Чтобы понять механизм этого процесса, необходимо сначала охарактеризовать главные свойства стабильного и нестабильного типов развития, найдя им адекватное выражение на языке генетики.

Прежде чем сделать это, суммируем сущность различий в понимании природы наследственности (устойчивости), разделяющих синтетическую и эпигенетическую теории. Для первой наследственность есть свойство особых элементарных носителей, не требующее причинного объяснения в рамках самой теории. Законы наследственности здесь действуют независимо от естественного отбора [255], т. е. эти два фактора рассматриваются как самостоятельные партнеры в осуществлении эволюционного процесса. Напротив, для эпигенетической теории наследственность есть выражение стабильности целостного индивидуального развития, создаваемой только отбором. Полагать, что эволюционно значимые наследственные свойства возникают помимо отбора — значит, принимать продукты эволюции за ее сырой материал.

Устойчивое (типичное) развитие. Теория устойчивого развития (или детерминации нормального фенотипа) составляет традиционную задачу экспериментальной эмбриологии. Свои попытки в этой области она начинала с уже упомянутой ранее преформи-

стской (мозаичной) модели, предполагающей, что свойства взрослого организма могут быть сведены к сумме независимых линейных следствий из такой же суммы начальных причин (одними авторами они локализовались в ядре зиготы, другими — в цитоплазме). Эта механистическая модель, более всего связанная в эмбриологии с именем В. Ру, не выдержала экспериментальной проверки; явления регуляции при нарушениях эмбриогенеза показали, что итог развития до известной степени не зависит от вариаций составляющих его процессов [2184]. Что касается явлений цитоплазматической прелокализации зачатков, характеризующих «мозаичный» тип дробления, то они оказываются результатом предшествующих эпигенетических взаимодействий в эмбриогенезе и могут вновь сменяться в дальнейшем развитии регуляционными процессами [357, 922, 1199].

Все это привело к представлению о существовании целостной причины развития — сначала в виде энтелехии Г. Дриша [1524], а затем в форме концепции биологического поля [280]. Признание такого механизма детерминации означает, что признаки организма не имеют специфических коррелятов в зародышевой клетке и определяются взаимодействием всех ее частей; каждому частному акту дифференцировки предшествует детерминация целого. Отсюда следует, что предопределение целостных свойств зачатка должно происходить при неопределенном состоянии его элементов, как это и было впервые показано А. Г. Гурвичем [1683]. Это же логически вытекает из чисто сравнительного обобщения, сделанного столетием раньше и известного как одна из формулировок закона К. М. Бэра: «Общее в развитии предшествует специальному». Этот принцип определяющей роли целого — основа современного учения об эмбриональной детерминации [920, 922].

Если для эмбриологии приемлемо только такое решение, то оно не может быть иным и для генетики. Это выразилось в сходной эволюции ее представлений, приведших к возникновению гипотезы генного баланса [709, 1377], согласно которой каждый признак определяется всем геномом. Идея детерминации признака отдельным геном характеризуется поэтому как «ошибка Вейсмана» [353, с. 238], или как «генетика горохового мешка», отражающая воззрения раннего менделизма [594, с. 216], или же просто как некомпетентное мнение, ошибочно приписываемое генетике [1057].

Обусловленность нормального развития целостным начальным фактором, не сводимым к простой сумме его элементов, означает, что итог всего процесса является устойчивым, или эквифинальным по отношению к вариациям этих элементов. Последние детерминированы лишь статистически как совокупность, или, по А. Г. Гурвичу [280], «нормированы». Многочисленные проявления онтогенетической эквифинальности хорошо знакомы эмбриологам как в нормальном развитии (включая случаи разных путей размножения, дробления, гастрюляции и т. п. при одинаковой взрослой организации у одних и тех же видов), так и при эксперименталь-

ных нарушениях, вплоть до регенерации целых особей из фрагментов специализированных тканей или самосборки зародышей из разделенных клеток (например, воссоединение клеток гастрюлы морских ежей, ведущее к формированию нормальных личинок — плутеусов). Но обычно упускается из виду, что эта закономерность неизбежно должна иметь и генетическое выражение. Если устойчивое развитие определяется в конечном счете целостными свойствами зародышевой клетки, основанными на неопределенности (вариабельности) состояния ее частей, включая и строение ее хромосомного аппарата, то следует ожидать, что нормальный фенотип будет осуществляться в пределах широкого спектра геномных вариаций.

Остановимся на фактах, подтверждающих этот вывод. Общеизвестна генетическая гетерогенность («насыщенность мутациями») природных амфимиктических популяций, скрытая под покровом адаптивного фенотипа и выявляемая инбридингом [1141]; непрерывная рекомбинация индивидуальных геномов в ходе смены поколений не меняет этих соотношений. Это означает, что отбор стремится преобразовать индивидуальные циклы развития в популяции таким образом, чтобы независимо от различий в их стартовых точках (зиготах) привести их к одному финалу — адаптивной норме [1178, см. рис. 23]. Но такие же соотношения должны существовать и там, где они не могут быть выявлены менделевским анализом, т. е. внутри автогамных и клональных популяций, которые на уровне разрешающей способности этого метода представляются генетически однородными. Это действительно доказывается многочисленными опытами по выращиванию жестко отселектированных сортов самоопылителей (злаков, бобовых) и партеногенетически размножающихся насекомых (например, тлей) в экстремальных условиях. Здесь неизменно обнаруживается разнообразие индивидуальных физиологических реакций, среди которых наиболее жизнеспособные варианты поддаются закреплению отбором [5, 909, 1149]. Хотя эти опыты истолковываются по-разному, вполне очевидно, что речь идет о генетической неоднородности, в норме скрытой канализирующими механизмами развития и получающей фенотипическое выражение в экстремальных условиях, где эти механизмы теряют эффективность. Результаты этих опытов принципиально ничем не отличаются от результатов, полученных при селективной стабилизации структурных или физиологических модификаций у ксеногамных организмов, например у дрозофилы [464, 2441], где они заведомо основаны на гетерогенности исходных линий. Все это позволяет сделать следующие выводы.

1. Создавая адаптивную норму, т. е. стабильный итог развития, естественный отбор неизбежно создает в ее основе генетическую вариабельность. Последняя является выражением помехоустойчивости нормального развития и не требует для своего объяснения дополнительных допущений — о силах, противодействующих отбору или о каких-то особых формах отбора (разнонаправ-

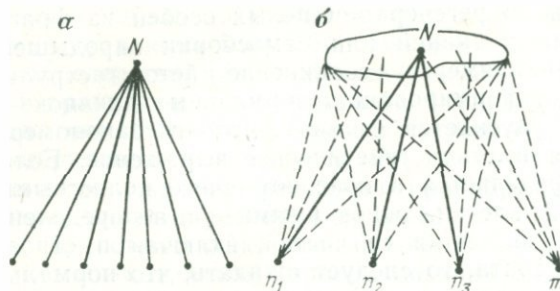


Рис. 23. Соотношения между зиготами и типами развития. По М. А. Шишкину.

а — эквивалентность типичного развития нормальных гетерогенных зигот; *б* — ограниченность видоспецифичного пространства возможностей развития при любых вариациях зародышевого генома; сплошные линии — стабильный, прерывистые — лабильные пути развития; π_1 — π_3 — нормальные зиготы; π — аномальная зигота; *N* — адаптивная норма

ленной, частотозависимой и т. п.), к которым вынуждена прибегать синтетическая теория, исходящая из селекции генов [7, 999, 1839]. Итог отбора при формировании адаптивной нормы — не сохранение фиксированной совокупности состояний геномных локусов, а создание новой организации генотипа, в рамках которой эти состояния непрерывно варьируют от особи к особи, не нарушая исхода развития.

2. Понятие нормального видоспецифичного генотипа не может быть описано в терминах генов, подобно тому, как свойства целого не сводимы к характеристикам его элементов [443]. Сущность генотипа как функциональной системы выражается лишь через характер контролируемого им индивидуального развития [461]. Такое определение по смыслу соответствует первичному югансеновскому пониманию генотипа как «нормы реакции», или совокупности возможностей развития особи [443, с. 124].

Неустойчивое (аберрантное) развитие и эпигенетическая система. Вся область изменчивости, лежащая за пределами нормы и составляющая потенциальный материал отбора, представляет собой совокупность аббераций нормального развития. Теоретически для отдельного онтогенеза возможны два их источника — изменение условий развития и нарушение структуры самой зародышевой клетки, в первую очередь ее генома. В обоих случаях возникающее пространство аббераций не беспредельно; в частности, любой мутант остается особью своего вида [594]. Другой общей чертой подобных нарушений является снижение их устойчивости (наследуемости) по сравнению с нормой. Для мутаций это подтверждается всем опытом экспериментальной генетики [463], для уклонений же, индуцированных средой, отсутствие устойчивости самоочевидно. Эти факты и особенно явления параллелизма между мутационными и модификационными изменениями (фенокопиями) позволяют предположить, что в обоих случаях пространство аббераций имеет одни и те же ограничения, т. е. что возможности реализации любого мутантного генома не выходят за пределы, доступные его «нормальным» вариантам. Другими словами, все зиготы одного вида должны иметь одно и то же потенциальное пространство возможностей развития и различаются лишь по относительной вероятности их осуществления (см. рис. 23).

Правомерность этого вывода доказали фенотипические исследования Р. Гольдшмидта [1649, 1650, 1651], основанные на анализе фенотипов у дрозофилы. Выявленная им возможность фенотипирования практически любых мутационных эффектов вместе с их плейотропными проявлениями позволила заключить, что развитие есть система с ограниченным набором возможных результатов и что все реализуемые в этих рамках аномалии, независимо от их начальных причин, имеют одну и ту же основу — неспецифические нарушения нормальной координации процессов онтогенеза (рассогласование скоростей реакций, изменение количеств, концентраций и времени взаимодействия реагирующих веществ).

Любой из таких количественных сдвигов, вызывающий при определенных пороговых значениях изменение фенотипа, может вызываться как мутациями, так и внешними факторами, т. е. действие мутаций на развитие выражает не их непосредственную специфику, а свойства самой реагирующей системы, которые могут быть выявлены и иными путями. Например, грациями температурных воздействий на личинку дрозофилы можно получить фенотипы всего ряда аллелей для мутаций *Bar* или *vestigial*, причем усиление аномалии в этом ряду связано с отодвиганием момента начального отклонения развития на все более ранние стадии. Ясно, что характер нарушения определяется здесь изменением онтогенеза, а не состоянием хромосомного локуса. Во многих случаях природа количественного изменения, вызывающего подобную специфическую аномалию, выявляется более непосредственно. Например, действие мутации *aristopedia* у дрозофилы, превращающей перистый придаток антенны в структуру, подобную *tarsus*, основано на повышении темпов роста и сегментации имагинального диска антенны до уровня, свойственного диску конечности. При задержке роста с помощью колхицина развитие мутанта остается в рамках нормы [1649, 1651]. У мышей действие мутации *Dh*, вызывающей полидактилию задних конечностей, основано на замедлении гибели клеток апикального эктодермального гребня, вследствие чего пролонгируется его индуктивное действие на почку конечности. Напротив, мутация *Os*, ускоряющая отмирание гребня и сокращающая срок индукции, ведет к олигодактилии или даже редукции самой почки [505].

Если все нарушения фенотипа суть лишь реакции системы развития, непосредственно не отражающие специфики первичных возмущающих факторов, то одни и те же аномалии должны возникать при самых различных воздействиях на развитие. Это действительно имеет место. Многие типы шоков, задевающие один и тот же чувствительный период онтогенеза, дают одинаковый результат и, наоборот, один и тот же шок может вызывать качественно разные аномалии в зависимости от момента его действия и степени интенсивности [1651]. Кроме того, практически не известно мутаций, уникальных по своему эффекту, и в соответствии с этим исследователями выделяются «гетерогенные группы генов» по

принципу общности выражения их мутаций, например группа *miniute* у дрозофилы, охватывающая около 60 локусов в трех хромосомах [1057]. По существу, это лишь иная формулировка вывода Р. Гольдшмидта о неспецифическом воздействии гена на систему развития. Точно так же и при анализе природных фенотипических отклонений одни и те же их типы оказываются связанными с изменениями в разных хромосомах или просто с внешними воздействиями [449, 777]. Эта асимметрия причин и следствий ясно показывает, что при исследовании индивидуального развития мы имеем дело с системным объектом, обладающим устойчивым поведением, т. е. ограниченным набором возможных конечных состояний. Мы убеждаемся в том, что не только нормальный, но и любой абберрантный исход развития не может быть сведен к определенной совокупности элементарных начальных причин, а является выражением целостных свойств данной эпигенетической системы.

Значение выводов Р. Гольдшмидта для эволюционной теории самоочевидно. Они разрушили непреодолимую грань между мутационными и экзогенными изменениями, существовавшую в классической генетике, и свели их к реакциям единой системы развития, определяющей весь спектр осуществимых отклонений. Это открыло путь для совершенно нового понимания формообразовательной роли внешних факторов в эволюционном процессе, воплотившегося в теории И. И. Шмальгаузена. Был создан фундамент для идеи стабилизирующего отбора, рассматривающей наследственные изменения фенотипа не как эффекты определенных мутаций, а как продукты постепенного закрепления отбором целостных онтогенетических реакций, реализуемых гетерогенными носителями. Наследственность из статического и изначально данного свойства генов превратилась в исторически обусловленную характеристику системы развития. Неудивительно, что принцип неспецифического воздействия локусных мутаций на онтогенез занял важнейшее место в обосновании эпигенетической концепции И. И. Шмальгаузена [1196].

Чтобы понять, каким образом естественный отбор создает nasledуемые эволюционные новшества, необходимо уяснить, как соотносятся лабильные (абберрантные) и устойчивые (нормальные) онтогенетические пути в пределах одной системы развития. Ответ на этот вопрос облегчает предложенная К. Х. Уоддингтоном [2441, 2442] концепция эпигенетического ландшафта, позволяющая описать главные свойства системы развития. Ограниченность и значительная дискретность пространства аббераций, вскрываемая феногенетикой, столь же очевидна и на эмбриологическом уровне, где она особенно наглядно демонстрируется поведением эксплантатов зародышевых тканей, способных дать в каждом случае лишь определенный набор дифференцировок [920]. Эта видоспецифичная совокупность возможностей развития зачатка (и в конечном итоге — всего организма), включающая нормальный для него путь и потенциальные отклонения, может быть на-

глядно выражена с помощью трехмерной модели эпигенетического ландшафта — в виде системы наклонных ветвящихся долин, дивергирующих во времени из начальной точки и символизирующих основные области притяжения, к которым стремится траектория развития (рис. 24—26).

Помехоустойчивость типичного онтогенетического пути, ведущего к адаптивной норме, выражается в резком заглублении его долины (креода). Все случайные возмущения, не выходящие за пределы последней, оказываются зарегулированными, т. е. отклонившаяся траектория вновь «скатывается» на следующих стадиях в сторону русла. При наличии нескольких адаптивных норм в ландшафте имеется соответствующее число таких креодов, выбор среди которых каждый раз контролируется либо действием среды (при модификационном полиморфизме), либо закономерным рекомбинированием хромосомного аппарата (например, при определении пола). Всякое необратимое отклонение процесса развития в сторону одной из более сглаженных абберативных долин связано с преодолением более или менее высокого защитного порога, отделяющего ее от русла креода (см. рис. 24, а). Области ответвления этих долин соответствуют понижениям стенок кре-

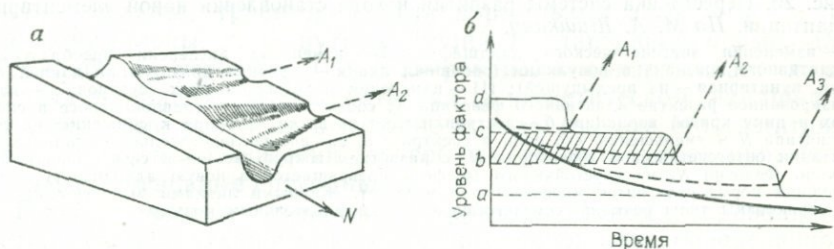


Рис. 24. Дискретность аббераций как выражение ступенчатого снижения помехоустойчивости нормального развития. По М. А. Шишкину.

а — участок эпигенетического ландшафта, показывающий перепады высоты стенок креода в местах ответвления абберативных долин; б — зависимость характера абберации от соотношения между уровнем повреждающего морфогенетического фактора и устойчивостью креода;

в промежутке между двумя пороговыми уровнями устойчивости (заштрихован) колебания меры фактора не изменяют типа развития; а, б, с, д — пороговые уровни устойчивости последовательных отрезков креода; A_1 — A_3 — абберативные пути развития; N — нормальный ход изменений уровня фактора и типичный путь развития

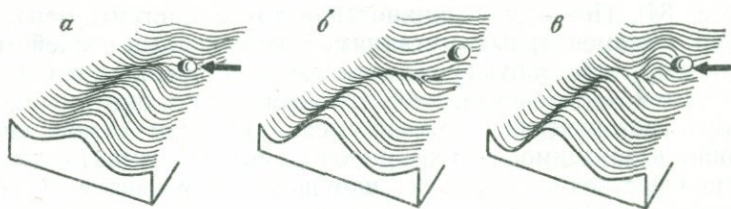


Рис 25. Соотношения между эпигенетическим ландшафтом и характером повреждающего воздействия. По К. Х. Уоддингтону, интерпретация изменена.

а — отклонение развития на боковую долину за счет сильного внешнего воздействия (стрелка); б — такое же отклонение под действием сильной мутации (разрушение стенки креода); в — промежуточное состояние

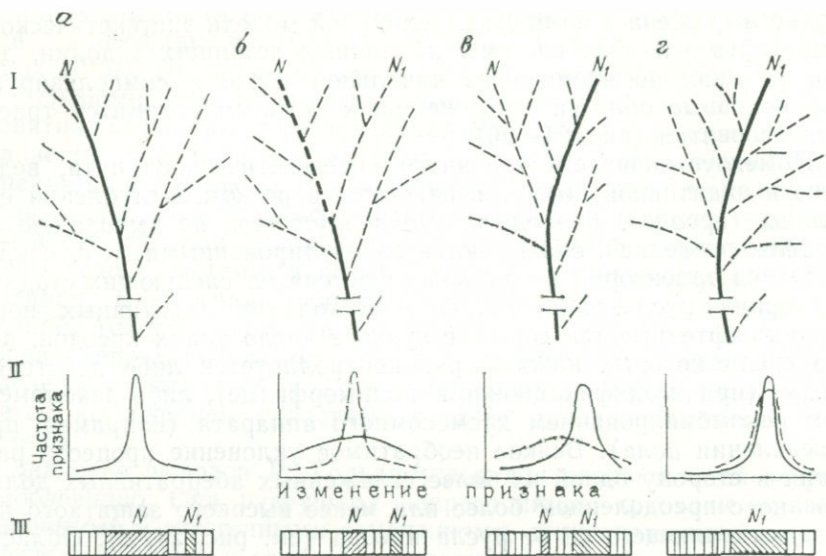


Рис. 26. Перестройка системы развития в ходе становления новой элементарной адаптации. По М. А. Шишкину.

I — изменения эпигенетического ландшафта; II — изменение дисперсии преобразуемого адаптивного признака в популяции (сплошная линия — вариация признака на данной стадии, пунктирная — на предыдущей); III — изменения модификационных спектров; а — канализированное развитие адаптивного фенотипа N , соответствующего главной полосе в спектрах и пик кривой вариации; б — дестабилизация развития, ведущая к снижению частоты фенотипа N и уменьшению его роли в спектрах; в, г — две последовательные стадии канализации онтогенетической траектории N_1 с развитием вокруг нее новой сети аберративных долин. Фенотип N_1 из неустойчивого морфоза превращается в новую адаптивную норму, прежняя норма становится морфозом или исчезает. Жирными линиями выделены креоды; заштрихованы типы реакций, соответствующие последовательным нормам

ода и, таким образом, отражают фазы относительной неустойчивости, т. е. те чувствительные периоды, с воздействием на которые связано получение экспериментальных аберраций.

Как уже отмечалось, ни один из возможных путей в системе развития не контролируется каким-то особым зародышевым фактором. Весь эпигенетический ландшафт как целое, или фазовый портрет системы [66], представляет собой «свойство высшего порядка», основанное на взаимодействии всех элементов генотипа [2441, с. 34]. Поэтому возникновение такой системы невозможно приписать элементарным мутациям. Элементарные воздействия на эту систему либо забуфериваются ею, либо меняют в ней выбор реализуемой онтогенетической траектории, но они не способны изменить исторически сложившуюся структуру самой системы. Все они, независимо от их природы, могут вызывать лишь два типа количественных сдвигов, нарушающих развитие: 1) снижение помехоустойчивости того или иного участка (временного отрезка) креода ниже критического порога, допускающего регуляцию к норме; 2) повышение интенсивности повреждающего фактора выше порога, допустимого для данного участка. Поскольку возможности регуляции в целом снижаются в ходе онтогенеза,

то чем сильнее будут эти нарушения, тем более ранний из чувствительных отрезков креода (т. е. мест ответвления аберративных долин) окажется задетым и тем более глубоко дивергентным и дискретным по отношению к норме окажется реализованный путь развития (см. рис. 24, а, б). Отсюда следует, что дискретность фенотипических изменений, вызываемых мутациями одного и того же хромосомного локуса, выражает не свойства его аллельных состояний как таковых, а специфику реагирования всей системы развития, способной отвечать качественно различным образом на разные степени повреждающего воздействия. К этому выводу фактически привели еще ранние исследования Р. Гольдшмидта по механизму определения пола и С. Райта [2505] по феногенезу мутаций альбинизма, показавшие, что в основе аллельных изменений лежат непрерывные градации одного и того же морфогенетического фактора (например, количества вещества или скорости реакции), действующие с пороговым эффектом.

Исходя из сказанного, можно описать возможные результаты воздействия отдельного повреждающего фактора на индивидуальные циклы развития в нормальной гетерогенной популяции. Все зиготы одного вида принадлежат к одной и той же системе развития, различаясь лишь по относительной вероятности осуществления отдельных траекторий. Для нормальных зигот эти различия минимальны, т. е. путь, ведущий к адаптивной норме, для них наиболее устойчив (канализирован) и обнаруживает лишь частные вариации, выражаемые на эпигенетическом ландшафте как локальные различия в глубине креода (высоте его защитных порогов). Для воздействий, способных вызвать уклонения, возможны три основные ситуации.

Первая — резкое изменение структуры генома, приводящее к столь сильному снижению защитного порога (на определенном участке креода), что независимо от его вариаций развитие неизменно уклоняется на один и тот же боковой путь (см. рис. 25, б). Это — идеальная мутация, наиболее удобная для генетического анализа, т. е. такое локусное изменение, которое при введении в любой вариант генома вызывает с максимальной вероятностью определенную аномалию развития. Однако результат все же должен оказаться не вполне устойчивым, поскольку сглаженность аберративных долин ландшафта сама по себе исключает эффективную регуляцию ими онтогенетических траекторий. И действительно, на практике выражение даже сильных «сырых» мутаций остается изменчивым, т. е. неидеально наследуемых [1079]¹.

Вторая (противоположная) ситуация — предельно сильное внешнее воздействие на ход развития, преодолевающее любой порог его устойчивости и приводящее в данном цикле развития к тому же результату, что и сильная мутация (см. рис. 25, а). Это — классическая фенокопия.

¹ Таковы, в частности, генетические аномалии человека. Обычно они показывают изменчивость выражения и могут иногда не проявляться у гомозигот даже в случае доминирования, например полидактилия [245].

Наконец, третий вариант охватывает всю область промежуточных состояний между двумя ранее описанными крайними случаями, когда характер и сама возможность отклонения зависят от конкретного соотношения между особенностями эпигенетического ландшафта и условиями развития (см. рис. 25, в). Действие одной и той же мутации будет либо лежать ниже порога нарушения, либо преодолевать этот порог в различных точках креода, ведя к разным фенотипическим отклонениям — в зависимости от индивидуальных особенностей ландшафта (определяемых исходной конституцией генома) и колебаний факторов среды. И, наоборот, одни и те же отклонения должны возникать при различных комбинациях внешних и внутренних условий развития. В этих случаях говорят о мутациях с неустойчивым выражением и проявлением, т. е. не показывающих при анализе правильного менделевского наследования.

Справедливость этой модели подтверждается реальной картиной неопределенной изменчивости, наблюдаемой в природных популяциях. Общеизвестен факт отсутствия или редкости в них той категории aberrаций, которая может быть охарактеризована как доминантные мутации, с хорошим проявлением [242]. При этом даже крупные однотипные aberrации при анализе оказываются связанными с разными хромосомами или индуцированными извне, как например, Abnormal abdomen у дрозофилы [см. 449]. При наличии достаточно больших выборок таких фенотипов выявляются самые различные их градации по устойчивости наследования — от соотношений, близких к менделевским, до полной потери проявления (например, фенотип «пятнистые глаза» у дрозофилы [2]). Поэтому внутри таких групп изореагентов авторы часто вообще не решаются провести границу между наследственными (мутационными) и ненаследственными (модификационными) изменениями [43], или же ищут ее между линиями с минимальным наследованием aberrации и линиями с полным его отсутствием.

Вполне очевидно, что речь здесь идет о границе, которой нет в природе. Все фенотипы одного класса представляют собой варианты реализации одной и той же онтогенетической траектории, различающиеся по степени устойчивости и обусловленные самыми различными сочетаниями индивидуальной генетической конституции и факторов среды. Понятия «мутации» и «модификации» относятся, по существу, к разным объектам: первое — к сравнению особей, второе — к сравнению возможностей развития одной особи. Все одинаковые фенотипы (как и любые другие) всегда генетически неидентичны¹ и потому могут рассматриваться как

¹ Это касается выборок из любых популяций, в том числе и клонов, поскольку ошибки репликации генома неизбежны при любом способе клеточных делений. Представление о полной генетической однородности внутри клонов основаны на том, что их скрытая гетерогенность не улавливается обычными методами в нормальных условиях развития. Однако она обнаруживается при выращивании клонов в экстремальных средах, нарушающих эквивалентное (канализированное) развитие.

скрытые мутанты по отношению друг к другу независимо от результатов гибридного анализа. И наоборот, любой фенотип, оцениваемый на основе такого анализа как мутантный, представляет собой лишь одну из возможностей развития в пределах эпигенетической системы данной зиготы, т. е. одну из альтернатив (модификаций) по отношению к нормальной для вида траектории. Последнее особенно очевидно для тех случаев, когда возвращение на эту траекторию легко осуществимо путем изменения условий развития (например, у дрозофилы — мутации *pennant*, *vestigial*, *Abnormal abdomen* и др. [1192]).

Эпигенетическая система как объект воздействия отбора. Все сказанное позволяет оценить роль элементарной мутации в эволюционном процессе. Мутация не может дать стабильного эффекта, ибо всякое индивидуальное отклонение от нормального пути развития есть нарушение устойчивости. Тем более она не может создать и ничего нового, поскольку ни один путь развития, реализуемый при ее участии, не выходит за пределы пространства возможностей, свойственного данной эпигенетической системе. Поэтому утверждение, что эволюция идет за счет случайных мутаций, по выражению К. Х. Уоддингтона, «представляется пустым» [2441 с. 188]. Как бы ни был широк диапазон случайных изменений на нуклеотидном уровне, возможности их воздействия на онтогенез всегда ограничены исторически сложившимися свойствами системы развития.

Подлинное эволюционное изменение — это изменение структуры (ландшафта) самой системы, т. е. в конечном счете реорганизация контролирующего ее генотипа. Результатом такой перестройки является превращение одной из прежних аберративных областей эпигенетического пространства в область наиболее вероятных событий. Иначе говоря, в ней должен сформироваться новый креод вместе со специфическим для него рисунком главных потенциальных отклонений (см. рис. 26). Фенотипически это должно выражаться в преобразовании адаптивной нормы и спектра ее аберративной изменчивости. Ближайший путь для достижения такого результата — канализация одной из уже существующих в данной системе аберративных траекторий. И если сама система есть продукт отбора, то и любое дальнейшее ее преобразование должно осуществляться тем же путем. Другими словами, эволюционная стабилизация аберрантного фенотипа достигается отбором среди его носителей.

Прямым подтверждением этого являются опыты К. Х. Уоддингтона по генетической ассимиляции (стабилизации) структурных морфозов у дрозофилы [2441], а также многие другие аналогичные эксперименты, связанные с закреплением физиологических аберраций и приводящие к созданию линий, устойчивых к непривычным условиям развития, например [464, 1147, 1148]. Все они, по существу, сводятся к перестройке эпигенетического ландшафта путем отбора на устойчивость отдельных его траекторий.

Так, в опытах К. Х. Уоддингтона исходным материалом послужили крыловые морфозы у дрозофилы (например, фенотипы *dumpy* и *bithorax*), полученные с помощью теплового воздействия на нормальных личинок. Сначала отбирались носители одного из морфозов, затем полученные от них личинки вновь подвергались тепловому шоку, а взрослое потомство — отбору в прежнем направлении. После ряда поколений отбора резко повышалась устойчивость такого фенотипа как к внутренним, так и к внешним факторам развития. Первое выражалось в возрастании частоты его наследования (т. е. в снижении чувствительности его развития к эффекту рекомбинации родительских геномов), второе — в уменьшении его зависимости от температурного фактора (абберация начинает передаваться и при отсутствии шока). В итоге первично индуцированное изменение превращается в наследственное и при контрольном скрещивании с исходной линией выщепляется с той или иной частотой.

Таким образом, возникла новая организация генотипа, обусловившая канализированное развития прежней абберации. Этапы перестройки эпигенетического ландшафта здесь достаточно очевидны. В исходной линии все его варианты характеризуются одним и тем же креодом, ведущим к норме, или дикому фенотипу N (см. рис. 26, а). В условиях шока устойчивость креода резко падает, т. е. ландшафт размывается, и наряду с нормой реализуются различные индивидуальные абберации, например N_1 (см. рис. 26, б). Отбор в пользу последней еще более стирает различия в вероятности осуществления прежней нормы и ее отклонений — уже безотносительно к температурному фону развития. В то же время постепенная стабилизация отбираемого фенотипа (N_1) преобразует шаг за шагом его траекторию в наиболее устойчивый путь развития (см. рис. 26, в, г).

Этот обобщенный механизм элементарного эволюционного изменения может быть описан несколько иначе — по изменению разнообразия индивидуальных систем развития на отдельных этапах становления новой нормы. Поскольку возможности осуществления одних и тех же путей развития для разных зигот неодинаковы, то в любом конкретном диапазоне условий, выходящем за рамки обычных, каждая из них обнаруживает свой собственный спектр реализуемых фенотипических отклонений (морфозов). С этой точки зрения популяция нормальных зигот может быть представлена как серия разнородных модификационных спектров, в которых основную часть всегда составляет адаптивный фенотип (рис. 27).

В обычных условиях все зиготы развиваются эквифинально, реализуя норму (см. рис. 27, I). По мере изменения среды в сторону критического порога канализированное развитие сменяется разнонаправленным, т. е. возникает все большее число морфозов в соответствии со спецификой индивидуальных спектров (см. рис. 27, II). Это — стадия вскрытия «мобилизационного резерва» индивидуальной изменчивости [1186, 1192]. При сохранении та-

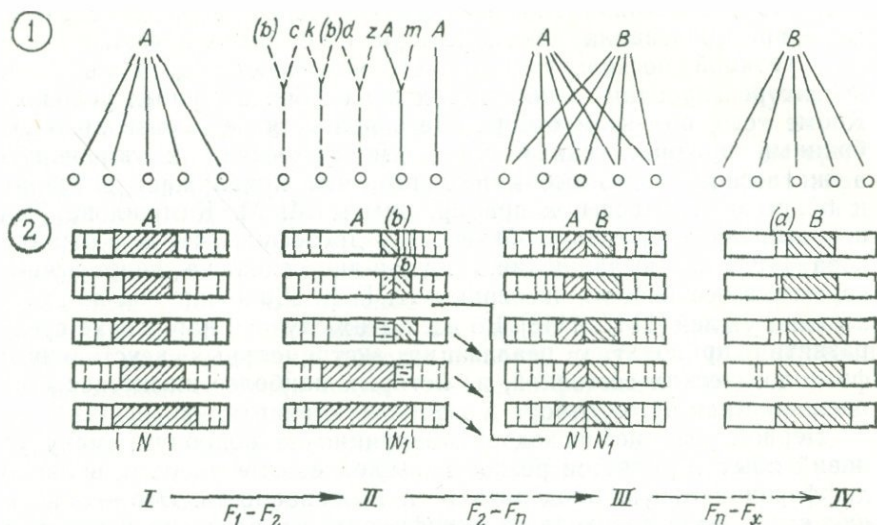


Рис. 27. Преобразование индивидуальных модификационных спектров в ходе элементарного сдвига адаптивной нормы. По М. А. Шишкину.

Цифры в кружках: 1 — соотношение между зиготами и реализуемыми фенотипами; 2 — модификационные спектры, характеризующие серию зигот в одном и том же интервале условий; I — стабильное (эквивалентное) осуществление рядом зигот исходной адаптивной нормы A в средних допустимых для нее условиях N; II — дестабилизированное развитие таких же зигот в интервале экстремальных условий N₁ среди реализуемых уклонений (b), c, d, k, z морфоз (b) имеет адаптивное преимущество; III — стабилизация морфоза (b) и превращение его в адаптивную модификацию B в рамках новой полиморфной нормы AB; IV — дальнейшая стабилизация фенотипа B на фоне утраты прежней нормы или сохранения ее в качестве неустойчивого морфоза (a). F_1-F_2 , F_2-F_n , F_n-F_x — смена поколений; заштрихованы осуществленные типы развития; их элиминируемые варианты показаны нисходящими стрелками. F_1-F_2 — вскрытие изменчивости; F_2-F_n , F_n-F_x — этапы стабилизирующего отбора

ких условий в ряду поколений начинается отбор в пользу наиболее жизнеспособного морфоза, ведущий к постепенному росту его устойчивости и дестабилизации прежней нормы (см. рис. 27, II, III). Элиминация остальных типов аберрантных реакций вначале малоэффективна, поскольку они вновь возникают в потомстве отбираемого варианта ввиду его слабой онтогенетической устойчивости. Но по мере стабилизации этого фенотипа его наследование становится более однозначным и он (в случае ксеногамного размножения) все в большей степени поглощает в скрещиваниях остальные аберрации, остающиеся неустойчивыми.

Это закрепление адаптивно ценной реакции, превращающее ее в новую норму, приводит к тому, что в модификационных спектрах последовательных поколений зигот она занимает все большее место за счет старой нормы. Таким образом, обе нормы существуют на определенном этапе в индивидуальных спектрах как две адаптивные модификации, реализуемые в зависимости от колебаний условий (см. рис. 27, III), пока новая, наконец, полностью не возобладаст. Возможность реализации прежнего нормального фенотипа если не исчезает совсем, то низводится до уровня аберрантной атавистической реакции (см. рис. 27, IV).

Наиболее наглядное экспериментальное подтверждение такого хода преобразований дают примеры стабилизации физиологических реакций, поскольку они обычно позволяют судить о возможностях реагирования одних и тех же особей в разных условиях. Кроме того, объектом отбора здесь является не произвольно выбранный признак (как в случае морфологических уклонений), а жизнеспособность особи в целом, что приближает ситуацию к природной. Таковы, например, опыты М. М. Камшилова [464] по воспитанию холодоустойчивости у дрозофилы, И. В. Кожанчикова [498] по выращиванию жуков-листоедов на непривычном корме и в особенности эксперименты Г. Х. Шапошникова по смене хозяина у тлей [1147, 1148]. Во всех этих случаях нарушение среды развития приводит к реализации экстремальных неустойчивых физиологических состояний, из которых наиболее жизнеспособное превращается путем отбора в стабильную адаптацию.

Первой реакцией исходной популяции на подобную смену условий обычно является резкое повышение изменчивости, включая дифференциальную плодовитость и выживаемость. Это — описанная выше фаза перехода от эквифинального развития к разнонаправленному, т. е. вскрытие мобилизационного резерва (см. рис. 23, 27, I, II). Далее вновь наблюдается повышение однородности физиологического реагирования, очевидно, за счет стабилизации наиболее жизнеспособного варианта. При этом, как показывают опыты с тлей *Dysaphis anthrisci majkopica* [1148], ряд поколений не отдает предпочтения старому или новому типу условий. Это — переходный этап сосуществования старой и новой норм в виде двух адаптивных модификаций (рис. 27, III). В дальнейшем стойкая способность к прежней реакции обычно утрачивается, а новая норма стабилизируется как единственная (рис. 27, IV). Обособление ее носителей от исходной линии иногда может достигать уровня репродуктивной изоляции, как это наблюдалось в опытах Г. Х. Шапошникова [1150].

Во всех подобных случаях имеет место создание отбором именно нового приспособления, а не просто сохранение «готовой» адаптивно ценной вариации, как это часто полагают. Например, в опытах с *Dysaphis* вплоть до 8—11 поколений воспитания на новом хозяине не существовало особей, предпочитающих его старому [1148], точно так же, как в опытах с охлаждением личинок дрозофилы исходная популяция заведомо не содержала особей, устойчиво толерантных к снижению температуры или предпочитающих его [464, 465]. Отбор ведет не к сохранению гена, «детерминирующего» новое свойство, или же определенного варианта генома (набора аллельных состояний локусов), а к преобразованию организации всего генотипа данной линии, т. е. к созданию нового пространства вариаций индивидуальных геномов, допускающего эквифинальное (устойчивое) осуществление изменившейся нормы (см. рис. 23, 27).

Для рассмотренных экспериментов известна масса природных аналогий, связанных чаще всего с «привыканием» различных форм

насекомых к пестицидам, где в итоге отбора возникают резистентные расы [353, 1509]. Нет никаких оснований полагать, что процесс их становления отличается от вышеописанного.

Изложенная концепция преобразования нормы созвучна со многими частными обобщениями классической генетики. В них, во всяком случае, признается, что отдельный локус не детерминирует признака [709] и что изменение последнего требует перестройки гено типа [594]. Однако об этих выводах забывают, когда дело касается биохимических мутаций, так как их часто рассматривают именно как доказательство скачкообразного возникновения новых устойчивых приспособлений. В этом, по существу, отражается противоречие между моргановской генетикой, декларирующей множественную обусловленность признака, и принципом молекулярной генетики «один ген — один фермент».

Примеры такого рода достаточно известны. Например, путем пересева штамма кишечной палочки, живущего на галактозе, на среду с лактозой можно выделить жизнеспособную в новых условиях мутацию, причем методом реплик демонстрируется, что она существовала уже в исходной культуре. Налицо как будто бы спонтанное появление новой адаптации. Но нетрудно видеть, что в действительности здесь выделено не стойкое приспособление, а элементарный морфоз, входящий в спектры реагирования ряда клеток наряду с типичной реакцией. Он реализуется у мутантов с той или иной вероятностью только на соответствующем провокационном фоне, тогда как на исходной галактозной среде осуществляется нормальная функция; иначе такие клетки погибли бы до пересева. Выбор между двумя реакциями определяется здесь типом среды. Закрепление же вскрытой формы реагирования может происходить лишь в ходе размножения измененного штамма в новой среде по мере отбора среди множества индивидуальных клеток. При высокой скорости размножения бактерий такой отбор идет крайне быстро, затемняя исходную неустойчивость морфоза.

Этот вывод о путях биохимической эволюции основан не только на рассмотренной эпигенетической концепции отбора. Его подтверждают факты, свидетельствующие о поливариантности и множественной обусловленности всех ступеней матричного синтеза [311, 441]. Вследствие этого одна и та же матрица ДНК соответствует различным модификациям конечного продукта в зависимости от состояния аппарата синтеза. И наоборот, различные нарушения кода (мутации) могут в эпигенезе регулироваться к норме — как на уровне трансляции (в частности изменение свойств тРНК, приобретающей способность «узнавать» чуждые кодоны), так и при посттрансляционных изменениях (например, комплементация гомологичных полипептидных субъединиц, исправляющая либо их первичную структуру, либо конформацию, от которой зависит биохимическая активность белка). Все это наблюдается как при нормальной работе клеток, так и при экспериментальных воздействиях, причем неспецифическими

агентами регуляции («фенотипической супрессии») мутаций могут быть антибиотики, изменения температуры, рН осмотического давления и т. д. [311, 442]. Они воздействуют, несомненно, на самые различные элементы системы синтеза — например, на рибосомные белки, состояние которых влияет на супрессорные свойства тРНК [441].

Все это показывает, что, несмотря на резкое сокращение дистанции между локусом и признаком, отличающее процессы матричного синтеза от целостного онтогенеза, и, конечно, неизмеримо большую роль локуса в определении конечного результата, здесь действуют в принципе те же самые законы, что и в индивидуальном развитии вообще (см. рис. 23). Функциональная устойчивость реализуемого продукта основана не на идеальной стабильности нуклеотидной последовательности матрицы, а на способности целостной системы синтеза к саморегуляции. Синтезируемая макромолекула является итогом взаимодействия всех элементов такой системы и ее адаптивные свойства устойчивы (эквивифинальны) по отношению к вариациям этих элементов. Яркое проявление этих соотношений — способность белковой молекулы к сохранению своей функциональной значимой пространственной структуры при множестве вариаций ее первичной структуры (обусловленных ошибками кода, а также транскрипции и трансляции) [1078]. Таким образом, принцип однозначного соответствия между локусным «геном» (цистроном) и его продуктом, лежащий в основе представлений о чисто мутагенном происхождении биохимических адаптаций, представляет собой грубое упрощение.

В действительности главная проблема биохимической эволюции — это вопрос о том, каким образом среди всех возможных модификаций того или иного конечного продукта закрепляется лишь один определенный «фенотип», наиболее соответствующий адаптивным требованиям [1078, с. 113]. Нетрудно понять, что отбор, благоприятствующий данной конечной модификации (для белков — посттрансляционной, для РНК — посттранскрипционной), будет стремиться сохранять все относящиеся к ней молекулы, независимо от вариаций исходной для них матрицы, и что среди этих вариаций будут получать предпочтение те, на основе которых данный тип продукта реализуется с наибольшей надежностью. В итоге отбор по результатам синтеза будет неизбежно перестраивать лежащую в его основании матрицу. По существу, это тот же механизм, который управляет любым элементарным эволюционным изменением, т. е. закрепление адаптивно ценной реакции, реализуемой гетерогенными носителями.

Можно с большим основанием полагать, что явления эпигенетической доработки, свойственные всем типам РНК и различным белкам (например, инсулину) и выражающиеся в расчленении, укорочении, агрегации и других закономерных изменениях синтезированных молекул-предшественников, исторически представляют собой стабилизированные «рекапитуляции» тех неустойчивых адаптивно ценных изменений, которым подвергались эти моле-

кулы при нарушениях внутриклеточной среды у предков и которые были выделены отбором из множества других разнонаправленных модификаций. При этом доработка иРНК, предшествующая трансляции полипептидной цепи, может с большой вероятностью рассматриваться как результат ускорения и упрощения преобразований, происходивших когда-то с данным типом белка на посттрансляционном этапе,— подобно тому, как в эволюции «макроонтогенеза» происходит эмбрионализация развития дефинитивных структур.

Таким образом, общность законов, управляющих как целостным онтогенезом, так и внутриклеточными событиями, касается не только осуществления нормальных созидательных процессов, но и способа их эволюции. Система матричного синтеза, как и эпигенетическая система в целом, включает в каждом случае специфический спектр возможных траекторий с разными конечными продуктами, выбор среди которых зависит от внешних и внутренних факторов [441, с. 112]. Наибольшая устойчивость нормальной траектории в обоих случаях основана на регулирующих взаимодействиях внутри системы. Любое стойкое эволюционное изменение конечного продукта должно обеспечиваться такой же согласованной регуляцией, и оно невозможно без постепенной перестройки отбором всей системы синтеза применительно к новым требованиям. Поэтому биохимическая эволюция на основе случайных элементарных мутаций так же немыслима, как и эволюция организмов.

Итак, можно считать, что эпигенетические преобразования, лежащие в основе элементарного сдвига адаптивной нормы и рассмотренные нами на примере ряда экспериментальных моделей, заключают в себе закономерности достаточно общего характера. Каждый такой сдвиг, закрепляющий одну из аберративных траекторий исходной системы развития, распадается на два этапа: разнонаправленное модифицирование (дестабилизацию) прежней нормы и стабилизацию одного из возникших отклонений. Таким образом, в эволюции оба процесса «непрерывно кооперируются» [1192, с. 315]. Первому этапу соответствует индивидуализация онтогенетического развития (см. рис. 27, I, II), второму — его унификация, т. е. создание нового креода (см. рис. 27, III, IV; ср. рис. 26, в, г).

Отсюда следует, что между последовательными историческими состояниями устойчивой нормы (см. рис. 27, I, IV) всегда лежит период неустойчивости, преодолеваемый в ряду поколений посредством отбора (см. рис. 27, II, III). Из этого ясно, что так называемый движущий отбор не представляет собой самостоятельного феномена. Он выражает итог длинного ряда чередующихся фаз стабилизации и дестабилизации нормы. Эволюция предстает здесь как процесс непрерывной репарации онтогенетической устойчивости, нарушаемой последовательными изменениями среды. И. И. Шмальгаузен [1192] справедливо подчеркивал, что правильнее говорить о движущем и стабилизирующем эффектах отбора,

чем о двух его типах. Можно уточнить, что речь идет, в сущности, о двух разномасштабных и разнокачественных измерениях одного процесса. Описывая его по совокупному итогу, мы говорим о движущем отборе, но его элементарный механизм всегда составляет стабилизация уклонений. С этих позиций становится понятным истинный смысл дарвиновского определения отбора как «сохранения полезных индивидуальных изменений» [310, с. 139]. Мелкие индивидуальные aberrации сами по себе не могут устойчиво наследоваться; единственный путь их сохранения — отбор на стабильность их онтогенетического осуществления.

О сущности естественного отбора. Все сказанное позволяет уяснить созидательную роль естественного отбора. Она остается непонятной, пока его материалом признаются готовые «наследственные изменения», понимаемые как проявления мутаций генеративных клеток. При таком подходе объяснение наследуемости эволюционных новшеств становится излишним, ибо в ней видят просто имманентное свойство генов, существующее изначально и не зависящее от отбора. На долю последнего остается лишь роль фильтра таких изменений или в лучшем случае средства, позволяющего их комбинировать. Вся процедура «создания» отбором очередного элементарного новшества приравнивается здесь к одноактному выбору его причинного фактора, за которым должно следовать автоматическое воспроизведение нового признака в поколениях потомков. Ничего нового при этом не возникает. Неудивительно, что в представлениях синтетической теории эволюции, отводящей отбору эту весьма неспецифическую роль, он является лишь одним из многих «исполнителей» — наряду с дрейфом генов, изоляцией и т. п.

Напротив, для эпигенетической теории устойчивость воспроизведение (наследуемость) изменений — это и есть то, что требует объяснения на основе принципа отбора. В ее представлениях истинная причина действенности отбора заключается не в изначально высокой наследуемости сохраняемых им вариаций, а в принадлежности их к ограниченному пространству aberrаций, свойственных данной системе развития. В результате спектр этих вариаций повторяется в поколениях, обеспечивая стабильность потенциального субстрата отбора без стабильности индивидуального наследования. Отбор в пользу любой из этих вариаций ведет не к сохранению ее «детерминирующих генов», а лишь к увеличению частоты ее гетерогенных носителей и оставляемых ими гамет. Действенность отбора в каждом его шаге оценивается здесь по двум поколениям, и ее мерой является эффективность воспроизведения отобранного фенотипа у его непосредственного потомства. Это воспроизведение вначале бывает крайне неустойчивым, т. е. отобранные изореагенты практически повторяют в своем потомстве весь тот спектр видоспецифичных aberrаций, из которого они сами были перед этим отобраны. Отбор на этом этапе почти «черпает решетом воду». Каким же образом растет его эффективность?

Каждый элементарный шаг отбора (т. е. итог двух его поколений) — это преимущественное сохранение особей, сумевших повторить фенотип своих ранее отобранных родителей, несмотря на комбинирование их гамет при скрещивании и различные генетические изменения в процессе самого гаметообразования (мейотическая рекомбинация и ошибки репликации). Поэтому история любого фенотипа, сохраненного длительным отбором, — это цепь последовательных испытаний его носителей на способность воспроизводить самих себя в условиях непрерывного изменения пространства вариаций их геномов. Чем большим числом поколений отбора отделены такие носители от исходной группы изореагентов, давшей им начало, тем больший размах генетических изменений оказалась способна выдержать данная линия, не меняя своего фенотипа. Это означает, что генотип вновь созданной линии (представленный множеством индивидуальных вариантов) перестраивается отбором в направлении все более помехоустойчивого осуществления данного фенотипа. Соответственно последний начинает все эффективнее поглощать в скрещиваниях остальные aberrации, свойственные данной системе развития, т. е. реагирует на гибридизацию с их носителями, как на регулируемые онтогенетические помехи. Сохраняемое отклонение становится, таким образом, все более однозначно наследуемым, превращаясь в новую норму.

Это преобразование нормы посредством отбора, по существу, представляет собой выражение общей способности системных объектов релаксировать возмущения, т. е. изменяться целенаправленно. Восстановление равновесия, или «поиск цели» [1224], осуществляется системой путем последовательной коррекции ее состояния, ведущей к затуханию исходного возмущения. Именно такая ситуация, но только связанная с качественным изменением самой системы, возникает в процессе перестройки адаптивной нормы. При переходе популяции организмов в экстремальные условия их система развития дестабилизируется и реализует неупорядоченные индивидуальные флуктуации. Дальнейшее выживание системы в новых условиях зависит от того, удастся ли ей стабилизироваться в каком-либо из этих изменчивых состояний.

Этот поиск нового равновесия осуществляется посредством преимущественного сохранения (отбора) индивидуальных вариантов развития, реализующих наиболее жизнеспособную флуктуацию. Процесс отбора как раз и составляет цепь затухающих циклов коррекции с обратной связью, ведущих к стабилизации новой нормы (точки равновесия). Каждый акт сохранения носителей адаптивно ценной aberrации есть сдвиг состояния системы в сторону будущего равновесия; «шумы» при воспроизведении этого фенотипа в следующем поколении означают новое отклонение от равновесия; очередной акт просеивания вновь сдвигает облик популяции в направлении будущей нормы и т. д. до тех пор, пока каждое новое поколение не станет фенотипически однородным и

подобным родительскому. Прежняя флуктуация становится равновесным состоянием.

Таким образом, созидательная роль отбора, как и каждого творческого процесса, заключается в конечном счете в «запоминании случайного выбора» [478], которое выражается в данном случае в выборе одной из относительно равновероятных флуктуаций системы развития и в превращении ее в новую устойчивую норму. Последняя на всем протяжении своего становления играет роль «цели», определяющей направление коррекции свойств системы в ходе ее преобразования отбором.

Эпигенетическая эволюция и геологическая летопись. Изложенная концепция [1777—1182] рассматривает эволюцию как преобразование системы развития, определяющей специфическое для вида пространство потенциально реализуемых фенотипов. Этот взгляд получает ныне все большее признание [1261, 1262, 1741, 1895, 2115, 2375]. Поскольку любой из осуществимых путей развития является целостной реакцией системы и не сводим к действию каких-либо ее элементов, то тем самым эволюция фенотипов не может быть описана в терминах генов и их частот. Для эпигенетической концепции главными рабочими понятиями являются адаптивная норма и ее абберрации, или, иначе говоря, равновесное состояние системы и пространство ее флуктуаций. Только нормальному фенотипу свойственно устойчивое осуществление и тем самым — устойчивое наследование, включая и правильные (менделевские) числовые соотношения в потомстве при наличии у вида нескольких норм, т. е. в случае адаптивного полиморфизма. Сырой материал эволюции, или неопределенная изменчивость, согласно теории, не имеет в общем случае этих свойств и рассматривается как пространство флуктуаций системы. Утверждается, что любое элементарное новшество стабилизируется на основе одной из таких флуктуаций, т. е. возникает вначале как изменчивая по проявлению и выражению вариация прежней нормы.

Из этого представления о механизме эволюции следует, что изучение динамики изменчивости на палеонтологическом материале в принципе может позволить проследить само становление эволюционных новшеств, а не просто их распространение в ископаемых популяциях (понимаемое обычно как распространение соответствующей «мутации», несущей данное полезное изменение).

Такой подход ставит перед палеонтологией нетрадиционные задачи. Обычно основным объектом ее внимания являются преемственные типы нормальной организации, описываемые в таксономических категориях и представляющие по определению продукты стабилизированного развития. Эта практика обусловлена самим характером геологической летописи, отдающей предпочтение формам, максимально устойчивым во времени и пространстве, т. е. реализуемым в онтогенезе с наибольшей вероятностью. Таким образом, как правило, анализируются лишь «готовые» продукты эволюции, но не процессы их преобразования один в другой. Этим

объясняется скептическое отношение многих биологов к возможностям палеонтологии судить о событиях микроэволюционного порядка и в конечном счете — о движущих силах эволюции вообще [ср. 952, 1745].

Хотя интерес к изучению динамики изменчивости у ископаемых форм неуклонно растет [2419], это пока оказывает мало влияния на господствующие представления о механизмах эволюции живой организации. В любой области знаний способ истолкования фактов определяется исходными теоретическими представлениями, и соответственно в палеонтологии эволюция вариаций обычно трактуется с позиций господствующей синтетической теории. Хорошо известным примером такого истолкования являются исследования Дж. Симпсона [952, 2287]. В них легко обнаруживаются те же противоречия между теоретическими принципами моргановской генетики и фактическим пониманием эволюционных событий, которые свойственны и другим сторонникам синтетической теории [594, 1509]. С одной стороны, признается, что гены — не детерминанты признаков, а лишь элементы в системе развития, что их действие взаимосвязано и т. д. [2287, с. 60, 64], а с другой, утверждается, что появление новых адаптивных черт есть результат отбора соответствующих мутаций [там же, с. 87, 88]. Появление конкретного нового признака (например, гребешка «кроше» или металофа в эволюции зубов лошадеобразных) прямо отождествляется Дж. Симпсоном с мутацией, а его дальнейшее развитие — с последовательными мутациями в том же или других локусах [2287]. Таким образом, фактически признается однозначная связь генов и признаков. И хотя Дж. Симпсон считает почти невероятным появление новой полно развитой адаптивной структуры или новой систематической группы за счет одной мутации (в противовес мнению О. Шиндевольфа [2223]), он, тем не менее, полагает, что историю каждого приспособления можно проследить назад до первой «ключевой» адаптивной мутации, некогда подхваченной отбором. Все это лишний раз показывает, что в основе «синтетического» мышления, по существу, лежит синтез вейсмановского преформизма (ген определяет признак) и мутационистских идей.

В еще более упрощенной форме мутационистские представления выступают во многих частных палеонтологических работах, пытающихся объяснить появление эволюционных изменений с помощью генетических понятий. Так, Б. Паттерсон [2069] приписывает единичной мутации появление когтей у кайнозойских млекопитающих-тениодонтов из подсемейства Conoryctinae, положившее начало развитию подсемейства Stylinodontinae. Таким же образом истолковано появление экзостозов на костях у вымершей птицы-отшельника с о. Родригес [2059], развитие диморфизма раковины в позднеплейстоценовой истории моллюска *Cryptopecten vesiculosus* [1713], унисерияльной рабдосомы — у монограпидных граптолитов [1783], а также многие другие факты внешне скачкообразного появления новых признаков в геологической летописи.

Подобные истолкования применяются и к более постепенным изменениям, например в случае направленной эволюции у фораминиферы *Cycloclypeus*, объясняемой как результат мутационного давления со стороны последовательности множественных аллелей [1910].

Для объяснения различных изменений у ископаемых форм широко используются и такие понятия синтетической теории, как «поток генов» [2419], «генетический груз» [2021], «генетическая революция» [1719] и т. д. С точки зрения эпигенетической концепции все эти истолкования произвольны уже потому, что любая попытка описать изменения признаков в терминах локусных генов подразумевает наличие между теми и другими упорядоченных соответствий. Поскольку же такое соответствие формально отрицается генетикой [709], то не существует и возможности использовать ее язык для универсального описания фенотипических изменений.

Напротив, понятия эпигенетической теории относятся к фенотипам, т. е. к той реальности, которая непосредственно изучается палеонтологом. Ее основное предсказание, что эволюция нового признака должна выражаться в его стабилизации и соответственно снижении его изменчивости, подтверждается многими палеонтологическими фактами [2287, 2419], нашедшими отражение также и в руководствах по эволюционной генетике [353]. Эту закономерность можно проиллюстрировать рядом примеров. Так, в двух стратиграфически последовательных популяциях раннепермского стегоцефала *Diplocaulus magnicornis* отмечается значительная стабилизация морфы «сгоок» (сильно вытянутые и отогнутые назад заднебоковые углы черепа), первоначально редкой и неустойчивой в выражении [2027]. У пермских лабиринтодонтов степень врастания сонных артерий в парасфеноид часто варьирует, тогда как у триасовых форм она стабилизирована уже на ювенильных стадиях [1176]. У миоценового вида пелециподы *Glycimeris* таким же образом фиксируется морфа «rugose» [200]. Среди граптолитов у лландоверийского представителя *Petalograptus* отмечены вариации в сторону укорочения тек, приобретающие у более поздних петалограптит закономерный характер [1985]. В эволюции кайнозойских морских ежей-клипеастроидов постоянным отверстиям и вырезкам панциря у поздних форм предшествуют более переменные состояния у ранних [2362]. У раннекарбоновых брахиопод рода *Eomarginifera* отмечаются резкие вариации в степени упорядоченности игл в основании ушек, в расположении сосочков на висцеральном диске и т. д.; но у более позднего представителя маргиниферид правильное расположение этих структур становится нормой [272].

Эпигенетическая концепция позволяет сделать и ряд других предсказаний, в значительной мере подтверждаемых на ископаемом материале, — например, о возрастании вариабельности перед вымиранием филумов или при росте темпов эволюции [ср. 1410, 2419]. Оба случая сводятся к ситуации, при которой изменение ус-

ловий обитания делает невозможным устойчивое онтогенетическое осуществление прежней организации, и начинается поиск приемлемого для стабилизации варианта среди реализуемых уклонений. В обоих случаях достигается лишь относительная стабилизация, позволяющая персистировать в узком интервале условий, нарушение которых вновь вынуждает систему развития продолжать поиск. Независимо от того, достигает ли она в итоге высоко стабильной организации или прекращает существование, предшествующий отрезок ее эволюции должен характеризоваться большим удельным весом поколений с изменчивым типом развития, а также многообразием попыток стабилизации, запечатленных в виде последовательных или параллельных морфологических вариантов с коротким периодом геологического существования.

В целом изучение фактов с позиций изложенной концепции открывает перед палеонтологией значительные возможности для познания механизмов эволюции формообразовательных систем, которые и составляют истинную основу процесса микроэволюции.

7.4. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Рассматривая морфологическую сторону эволюции онтогенеза, наиболее существенную для палеонтолога, необходимо прежде всего иметь в виду взаимосвязь между изменениями в индивидуальном развитии и эволюцией взрослого организма. Именно эта проблема составляет, например, суть всего учения о филэмбриогенезах А. Н. Северцова [926, 927, 928]. Хотя такое внимание к итогу развития иногда считают чем-то вроде пережитка геккелевского мышления [163, 540] или, в лучшем случае, допустимым методическим приемом [1661], на деле оно неизбежно, если нас интересует реальный эволюционный процесс. Только во взятом изолированно онтогенетическом цикле взрослая стадия может казаться наименее значимой, поскольку она полностью обусловлена предыдущим развитием, но сама уже не определяет ничего. В эволюционном же аспекте дело представляется совсем иначе. Взрослая стадия — единственная, на которой в норме (по крайней мере, у Metazoa) лежит функция размножения, создающего генетическое разнообразие, т. е. материал эволюционного процесса. От успеха взрослых организмов в борьбе за существование зависит, какого сорта гаметы послужат для создания следующего поколения популяции и, следовательно, с каким фенотипическим материалом будет в дальнейшем иметь дело отбор. В процессе отбора вместе с неудачными фенотипами элиминируются и реализующие их онтогенезы.

Это означает, что какие бы удачные приспособления ни создавались на промежуточных стадиях развития, они не дают преимуществ, если в итоге онтогенез не обеспечивает осуществления нужного фенотипа. Взрослая стадия как бы диктует свои условия

всему онтогенезу. Поэтому столь часто критикуемые слова Э. Геккеля о том, что филогения (понимаемая им как совокупность взрослых стадий) есть причина онтогении, в действительности имеют глубокий смысл, хотя и не совсем тот, который подразумевался автором биогенетического закона.

То, что изменяются все стадии онтогенеза, ни у кого не вызывает сомнений. Вопрос в другом — как соотносятся их изменения? Эволюирует ли взрослая стадия самостоятельно или под действием одновременных морфологических изменений в раннем развитии, или же обоими путями сразу? Наконец, возможно ли в филогенезе обратное воздействие поздних изменений на ход предшествующих стадий — т. е. такое, которое немыслимо в пределах одного онтогенеза?

В ответе на первый вопрос обнаруживается поразительное противоречие в существующих взглядах на роль онтогенеза в эволюции, объединяющих, по сути, две несовместимые концепции. С одной стороны, признается, что нормальное развитие есть зарегулированный процесс, устойчиво направленный к достижению конечного результата и стремящийся свести на нет все возникающие на этом пути отклонения [1192, 1196, 2439, 2441]. Отсюда следует, что эти вариации не должны непосредственно влиять на облик взрослого организма. Эволюция последнего должна быть связана с формообразовательными отклонениями, относящимися к концу развития, где возможности регуляции снижаются. И в то же самое время господствует убеждение, что изменения ранних или промежуточных стадий могут служить причиной немедленного отклонения (девиации) всего хода онтогенеза, радикально меняющего облик взрослой формы у потомков. Обычно этого противоречия даже не замечают. Обе концепции существуют давно и одинаково берут начало в классической морфологии, но лишь первая из них, как будет показано, может быть согласована с требованиями эволюционной теории.

Первооснову для нее создали два эмпирических обобщения К. М. Бэра [1291]. Одно из них касается уменьшения эмбриональной изменчивости в последовательных стадиях (говорящее, по мнению К. М. Бэра, о присутствии высшего целополагающего контроля, регулирующего развитие). Второе составляет известный закон Бэра, или закон зародышевого сходства. В рамках эволюционной теории, как указывал уже Ч. Дарвин [309], это явление означает, что отбор стремится изменять организмы главным образом в позднем возрасте. В дальнейшем эти представления получили поддержку со стороны механики развития, экспериментально показавшей способность морфогенетических процессов к саморегуляции, в результате чего взрослый организм оказывается более устойчивым, чем способ его осуществления (в онтогенезе или при регенерации). Это обобщение, известное как «правило Ру» [921, 2184], или принцип эквифинальности [1524], подтвердило высокую консервативность ранних стадий развития, показывающую, что эволюция взрослой организации должна про-

исходить преимущественно путем изменений в позднем онтогенезе [2185].

Однако главным источником таких представлений послужил основной биогенетический закон Э. Геккеля [1687], представляющий собой переложение на эволюционный язык старой идеи о параллелизме индивидуального развития и «лестницы существ». Выполнение этого закона (т. е. краткое повторение филогенеза в онтогенезе) невозможно представить себе иначе, как на основе конечных изменений развития.

Поскольку Э. Геккеля интересовала в онтогенезе не столько его эволюция, сколько получение метода для филогенетических реконструкций, то о причинах такого хода изменений мы не находим у него специальных разъяснений, кроме многочисленных и мало что говорящих «законов» наследственности и приспособления. Тем не менее в биогенетическом законе содержится вполне целостная теория эволюции онтогенеза, подразумевающая два положения: а) взрослая стадия эволюирует посредством прибавления к онтогенезу новых конечных стадий, что обеспечивает рекapитуляцию в онтогенезе облика взрослых предков (палингенез); б) промежуточные стадии имеют собственную адаптивную эволюцию, искажающую онтогенетическую запись преобразований взрослой стадии (ценогенез).

Биогенетический закон обычно связывают с механоламаркистскими взглядами Э. Геккеля [359, 565, 1196], иногда утверждая даже, что он был опровергнут самим открытием менделевских факторов и мутационного процесса [1661, 1892]. Однако в действительности вопрос о природе наследственности не играет решающей роли в оценке закона [1822]. В самом деле, независимо от того, связывается ли появление эволюционных новшеств с поздними соматическими изменениями, передаваемыми каким-то образом через половые клетки (ламаркистская концепция) или же с непосредственным изменением самих этих клеток (концепция наследственных факторов), в любом случае новый цикл развития неизбежно должен начинаться с преобразований зиготы, т. е. отличаться от родительского с самого начала.

Э. Геккель ясно понимал это обстоятельство и отнюдь не видел в нем препятствия для биогенетического закона, указывая, что изменения, возникшие в определенный момент развития и передаваемые через родительские гаметы, обнаруживают себя впервые у потомков на той же самой стадии («закон одновременного наследования» [1687]). В этом он прямо следовал Ч. Дарвину [310], сформулировавшему принцип «наследования в соответствующем возрасте» и подчеркивавшего, что появление наследственного уклонения в гаметах и его видимое проявление в индивидуальном развитии у потомства суть разные вещи. Поэтому неудивительно, что признание детерминантов или генов в качестве носителей наследственности не мешало многим исследователям признавать биогенетический закон [1380, 1692, 2472] или, по крайней мере, связь эволюционных изменений с поздними стадиями [503, 709].

Противоположный взгляд на эволюцию онтогенеза, допускающий изменение взрослых организмов путем уклонения на ранних стадиях развития, ведет свое начало от Э. Жоффруа Сент-Илера [2198] и Ф. Мюллера [719]. У них и у современных авторов он чаще всего имеет одно и то же обоснование — сравнение нормальных онтогенезов (или морфогенезов гомологических органов) и отождествление наблюдаемой конечной онтогенетической разницы (зародышевой дивергенции Бэра) с реальным эволюционным процессом. Если, например, морфогенезы гомологичных органов *A* и *B* у двух разных форм совпадают до стадии *x*, а затем расходятся, то утверждают, что орган *B* возник из *A* путем девиации на стадии *x* [2141]. Методологическая несостоятельность этой аргументации будет нами показана. Представления о возможности или неизбежности такого пути эволюции никогда не составляли в отличие от геккелевских какой-либо целостной теории. Тем не менее уже к началу XX в. они стали преобладающими.

Одной из причин этого было накопление фактов сравнительной эмбриологии, не согласующихся, по мнению исследователей, с биогенетическим законом¹. Признание эволюции путем ранних уклонений развития устраняло тезис о первичной неизбежности рекапитуляций, правда, ценой того, что само их существование превратилось в загадку [565, 1869]. Другой момент в критике геккелевских взглядов был связан с растущим убеждением эмбриологов, что подлинное объяснение хода индивидуального развития следует искать в изучении его непосредственных причинных факторов, а не в конструировании умозрительных исторических принципов, подменяющих опытное знание. Этот подход и привел к появлению экспериментальной (каузальной) эмбриологии, которая выявила чрезвычайное разнообразие и специфичность структуры зародышевых клеток у различных организмов. Последнее с очевидностью показывало, что зигота является таким же продуктом эволюции, как и взрослый организм, и что начальная стадия развития высшего организма не есть повторение его одноклеточного предка. «Яйцо курицы не более соответствует начальному звену филогенетической цепи, чем сама курица» [1733]. Все это привело к убеждению, что эволюция происходит путем изменения всего онтогенетического цикла снизу доверху в каждом очередном поколении, а не за счет прибавления конечных стадий [1448, 1763, 2259]². Онтогенеза, таким образом, творит филогенезу, а не повторяет ее [1623]. При этом одни авторы имели в виду только постепенные преобразования, другие — возможность резких уклонений, скачкообразно меняющих взрослую форму.

¹ При этом упускалось из виду, что неполнота выполнения закона заранее предусмотрена в нем ссылками на ценогенезы и сокращенность повторения филогенеза. Таким образом, к закону предъявлялись требования, не вытекающие из его содержания.

² Столетием раньше эти же доводы использовались сторонниками идеи преформированного развития в их критике теории параллелизма. Указывалось, что развитие организма не может проходить через стадии низших классов, поскольку он отличается от них своим предназначением уже в зародышевой клетке [540].

В рамках этих взглядов исчезала, однако, всякая теоретическая возможность появления параллелей между онто- и филогенезом вопреки, казалось бы, очевидным фактам их существования. Это затруднение пытались обойти с помощью утверждения, что такие параллели имеют чисто морфогенетические, а не исторические причины, т. е. что анцестральная взрослая стадия может удерживаться в онтогенезе потомка лишь постольку, поскольку она составляет необходимую базу для реализации последующих стадий [1623]. Другое объяснение состояло в том, что большинство подобных примеров, используемых биогенетическим законом, в действительности относится не к повторению облика взрослых низших форм в онтогенезе высших, а просто к сохранению общих стадий развития у тех и у других, т. е. к проявлениям зародышевого сходства, на что указывал еще К. М. Бэр [1623, 1767, 1970 и др.]. Этот довод, постоянно повторяемый и позднее, например [1317, 1319], обычно считают решающим опровержением геккелевской модели эволюции. Но, как ни странно, при этом не замечают, что при перестройке онтогенеза каждый раз с начальной стадии сохранение зародышевого сходства становится таким же невероятным, как и появление рекапитуляций!

В целом, однако, позиция позднейших исследователей по отношению к биогенетическому закону выглядит более умеренной и допускает возможности разных путей онтогенеза. Соответственно выдвигаются различные классификации этих путей, или модусов [565, 926, 928, 1317, 1319, 1604, 2141, 2124], в которых геккелевский способ эволюции путем поздних надставок занимает то или иное место — от сравнительно большого, например у А. Н. Северцова, до ничтожно малого у Г. де Бира [1317]. Почему онтогенез меняется в разных случаях по-разному, этими взглядами не объясняется (если не считать обычного утверждения, что ранние изменения — это путь к созданию крупных систематических групп). А. Н. Северцов [927] прямо указывает, что ответ на этот вопрос вообще не входит в его задачу, которая состоит лишь в том, чтобы выяснить, как эволюция может идти. Он признает, что выдвигаемые им представления о филэмбриогенезах не зависят от принятия той или иной эволюционной теории.

Само разнообразие выделяемых модусов нередко приводит их авторов к выводу, что все логически мыслимые пути изменений индивидуального развития действительно реализуются в эволюции [2141]. Это равносильно признанию, что в преобразованиях онтогенеза нет сколько-нибудь общих закономерностей. Такой малоутешительный итог столетнего изучения проблемы после Э. Геккеля, в общем, неудивителен в условиях, когда оно основывалось на сравнении одних лишь нормальных онтогенезов, вне связи с анализом механизмов, реализующих материал эволюции — онтогенетическую изменчивость.

Очередным подтверждением этого служит работа С. Гулда [1661] о соотношении онто- и филогенеза, представляющая собой наиболее обширное исследование на эту тему за последние

десятилетия. Методология здесь все та же — выделяются эволюционные модусы и оценивается, насколько они отражают ход филогенеза. Попытка связать их с двумя типами адаптивных стратегий (r и K -отбором) не меняет традиционного характера подхода к проблеме. Эволюция онтогенеза остается суммой изолированных процессов, каждый из которых идет в своих особых условиях. Вопрос об их общих первопричинах по-прежнему остается в стороне.

ОНТОГЕНЕЗ И СТАБИЛИЗИРУЮЩИЙ ОТБОР

Морфологическая эволюция онтогенеза не может быть понята, исходя из одних лишь ее адаптивных результатов, т. е. из простого сопоставления «готовых» типов нормального развития. В ее основе лежит процесс эволюции формообразовательных механизмов, преобразующий типичную взрослую организацию (адаптивную норму [1184]), а вместе с ней и стандартный путь ее осуществления в онтогенезе. Каждое элементарное изменение взрослой нормы связано с отбором одного из ее уклонений, т. е. с сохранением любых индивидуальных вариантов развития, реализующих данное выгодное уклонение. Этот отбор варьирующих индивидуальных циклов по принципу однозначности их итога неминуемо должен перестраивать типичный ход развития в целом (см. 7.3), и главная задача эволюционной теории состоит в уяснении закономерностей этой морфогенетической перестройки. Морфологическая эволюция онтогенеза является лишь ее внешним выражением.

Основа для решения этой проблемы содержится в теории стабилизирующего отбора, или эпигенетической концепции эволюции (см. 7.3), согласно которой создание элементарного адаптивного изменения выражается в росте устойчивости онтогенетического осуществления исходной для него вариации.

В свете этих взглядов помехоустойчивость типичного развития, вскрываемая экспериментальной эмбриологией, рассматривается как результат отбора на максимальную защиту нормального формообразования. Механизмы этой защиты (саморегуляции) наиболее хорошо изучены для «регуляционных» онтогенезов (позвоночные, иглокожные и т. д.), где развитие на ранних стадиях идет путем индукционного взаимодействия зачатков, определяющего направление их дальнейшей дифференцировки. Устойчивый ход развития поддерживается за счет широкого раздвигания порогов нормального реагирования зачатков по самым различным параметрам: количеству и активности метаболитов, протяженности периодов компетенции (способности к нормальному взаимодействию) и т. д. Поэтому небольшие колебания в этих показателях, вызываемые генетическими или внешними нарушениями, в достаточно широких пределах забуфериваются и не влияют на дальнейший ход развития. Сильные же воздействия, необратимо нарушающие развитие, ведут либо к гибели, либо к дефинитивным аномалиям, снижающим жизнеспособность.

Такая же устойчивость характерна и для онтогенезов «мозаичного» типа (моллюски, членистоногие и др.), где органогенезы протекают в небольших группах клеток, и регуляция, очевидно, имеет место внутри них. Зачатки здесь в принципе так же мультипотентны, как и в «регуляционных» онтогенезах (например, зачаток глаза насекомого способен развиваться в антенну или конечность), но нормальная детерминация осуществляется столь надежно, что на первый взгляд кажется единственно возможной. Между двумя типами развития нет четкой грани и в других отношениях: «мозаичные» фазы имеют место в «регуляционных» онтогенезах и наоборот. В целом, благодаря саморегуляции, нормальный онтогенез представляет собой канализированную последовательность событий (креод, или, буквально, «необходимый путь» [2441]), стремящуюся выправить все помехи на пути к осуществлению стандартной организации.

Рассматриваемая нами проблема соотношения эволюции взрослого организма и его онтогенеза вначале должна быть поставлена несколько иначе — каким образом становление новых взрослых особенностей связано с перестройкой их формообразовательных механизмов?

Согласно эпигенетической концепции [1178, 1180, 1181, 1192, 1196], в главных чертах эта связь сводится к следующему. Элементарное эволюционное изменение создается отбором как модификация прежней фенотипической нормы (см. рис. 26, 27, см. 7.3), осуществляемая лишь в тех условиях, на фоне которых она имеет адаптивное преимущество. Это — примитивное (зависимое) формообразование, в котором среда выступает прямо или косвенно (через посредство функции) как детерминирующий фактор развития. По мере того как новый признак приобретает значение оптимальной адаптации для любого варианта нормальных условий, его развитие становится все более независимым от специфических внешних стимулов, благодаря установлению регуляторных взаимосвязей с другими формообразовательными процессами, составляющими нормальный онтогенез. Реализация адаптивного изменения становится, таким образом, неотъемлемой составной частью осуществления фенотипической нормы как целого. В итоге становление новой элементарной адаптации есть процесс замены внешних факторов ее развития внутренними.

Идея о таком ходе эволюционных изменений принадлежит, как известно, неоламаркизму, но лишь теория стабилизирующего отбора впервые дала ей рациональное обоснование. Адаптивная модификация не возникает одноактно, а создается путем отбора среди элементарных индивидуальных реакций (морфозов), представляющих собой видоспецифичные отклонения нормального развития (см. 7.3). Ее последующее фиксирование — результат селективного преобразования частного варианта нормы в безусловную норму, а не выражение «прямого унаследования». Признаки вообще делятся не на «наследственные» и «приобретенные», а лишь на устойчивые к внешним изменениям и зависимые от них

[1194, 1196, 2501]. Унаследование новой особенности не означает ничего иного, кроме стабилизации ее онтогенетического осуществления [1180, 1181].

Прямым экспериментальным подтверждением описанного хода эволюционных преобразований являются опыты К. Х. Уоддингтона [2441] по генетической ассимиляции морфозов у дрозофилы, в которых индуцированные внешними воздействиями изменения в ходе отбора превращались в стойкие наследственные признаки (подробнее см. 7.3). На такой путь создания адаптаций указывает также и множество наблюдений сравнительного характера. Прежде всего это хорошо известные факты параллелизма между адаптивными модификациями у отдельных видов или рас и устойчивыми признаками у их ближайших родственников, что многократно отмечалось для растений, позвоночных, насекомых и т. д. [405, 1192, 1196]. Естественно предполагать, что мы наблюдаем здесь как бы последовательные стадии стабилизации этих признаков, тем более, что указанные модификации у первых («пластичных») видов обычно возникают при воздействии условий, свойственных в норме для вторых («стабильных»). Другие подобные доказательства дают эмбриология и палеонтология. Например, у позвоночных в позднем развитии очень велика формообразующая роль функции, в связи с чем еще В. Ру выделял в их онтогенезе дофункциональный (автономный) и функциональный периоды. Сравнение показывает, что граница между ними сдвигается в эволюции за счет нарастания автономности развития у более высокоорганизованных форм. Так, у водных хвостатых амфибий образование легочных альвеол обусловлено дыханием; у более наземных жаб оно индуцируется гормонально и лишь в конечных стадиях дифференцировки зависит от функции; наконец, у амниот оно протекает вполне автономно в раннем развитии [632].

Во многих случаях устойчивого формообразования первичная зависимость развития от внешних факторов самоочевидна. Например, образование мозолей у млекопитающих и бегающих птиц есть обычная адаптивная реакция кожи на трение. Однако в участках, подвергающихся трению постоянно (например, подошвы конечностей), утолщение эпидермиса наступает еще в эмбриональный период [1196]. Стертая поверхность зубов у дюгоня явно возникла первично на основе жевательных движений, однако в онтогенезе она развивается вне связи с жеванием, путем эмбриональной резорбции поверхности зубов [1317]. Еще один пример — развитие вдавленности на внутренней стороне оборотов раковины наутилоидей. Первоначально она возникла как пассивный результат плотного смыкания оборотов, так что у девонских форм ее еще не было на ранних стадиях развития раковины, предшествующих смыканию. Но уже у некоторых карбоновых видов, как и у современных, вогнутость появляется независимо от механического воздействия — на стадии несвернутой раковины [1776].

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА

Прогрессивные дефинитивные изменения. Проследим теперь морфологические проявления стабилизационного процесса. Некоторые из них самоочевидны. Если новая элементарная адаптация всегда возникает как ответ на определенный внешний фактор, а позднее (в филогенезе) автономизируется от него в своем развитии, появляясь уже на предфункциональной стадии, то ясно, что речь идет об ускорении (акселерации) развития или, вообще говоря, о гетерохронии.

Другие закономерности удобнее пояснить с помощью схемы (рис. 28). Допустим, что морфогенез органа проходит через стадии A , B к взрослому состоянию C . Отбор на расширение адаптивных возможностей приводит к тому, что в последующих циклах развития взрослая стадия при воздействии фактора среды f реагирует новой приспособительной дифференцировкой $D(D^I)$. Тем самым стадия C рекапитулируется здесь в почти ненарушенном виде (C_1); изменилась лишь ее реактивная способность в определенных условиях (f). По мере совершенствования дифференцировки D в филогенезе (D^{II}) ее развитие стабилизируется и больше не нуждается во внешней индукции. Роль формативной основы стадии D^{II} целиком берет на себя предыдущая стадия, которая снова должна видоизмениться (C_2), чтобы удовлетворить этому новому требованию. Рекапитуляция исходного взрослого состояния C тем самым искажается уже заметнее. Дальнейшая перестройка развития в ходе его интеграции с другими морфогенезами может затронуть уже не только непосредственную базу структуры D (достигшей уровня D^{III} или D^{IV}), но и более глубо-

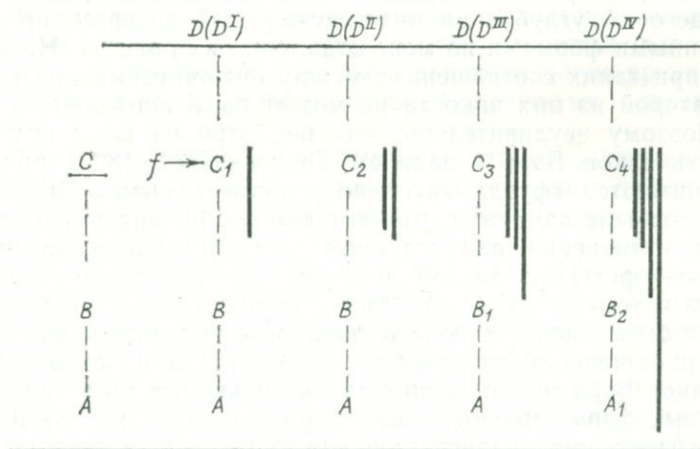


Рис. 28. Перестройка морфогенеза нового признака в процессе его стабилизации. По М. А. Шлишину.

A, A₁; B, B₁; B₂; C, C₁—C₄—стадии онтогенетического развития органа; D(D^I)—D(D^{IV})—этапы эволюционной стабилизации нового признака; f—внешний формативный фактор; сплошные вертикальные линии—накопление стабилизационных изменений

кие основы организации, благодаря чему появляются стадии C_3 и B_1 , а затем и C_4 , B_2 , A_1 . Все эти изменения могут иметь на первых порах чисто физиологический характер, но по мере их углубления они получают и морфологическое выражение.

Из этой картины ясно, что эволюция поздних стадий не является ни их наращиванием (анаболией), ни замещением (субституцией) в чистом виде, а результатом непрерывного превращения первого процесса во второй. Данный пример, по существу, демонстрирует этапы эволюции онтогенеза при создании единственной надставки D . Поскольку новый признак возникает как формообразовательная реакция прежней взрослой стадии, то он вначале является надстройкой над ней. Но параллельно созданию признака стабилизируется и способ его развития, что ведет к нарастающему искажению рекапитуляции прежней взрослой стадии.

Таким образом, эволюция путем изменения поздних стадий в равной степени является причиной как появления палингенетических рекапитуляций, так и их последующего искажения. Или, иначе говоря, нарушение биогенетического закона обусловлено в конечном счете той же самой причиной, что и его выполнение. Процесс стабилизационной перестройки, осуществляющий это нарушение, распространяется с затуханием в последовательных онтогенезах от поздней (взрослой) стадии к ранним (рис. 28). Чем дальше он заходит, тем глубже новый цикл развития отличается от исходного. Так, если онтогенез $A-D^{II}$ уклоняется от предкового $A-C$, начиная со стадии B , то в следующем филетическом звене $A-D^{III}$ момент расхождения с $A-C$ отодвигается к стадии A , а в дальнейшем (A_1-D^{IV}) — к еще более ранним стадиям.

Эти закономерности открывают нам смысл закона К. М. Бэра, говорящего об углублении онтогенетической дивергенции между родственными формами по мере отдаления их родства. На первый взгляд при таких соотношениях между онтогенезами предка и потомка второй из них никогда не может быть продолжением первого. Поэтому неудивительно, что, несмотря на все попытки согласовать закон Бэра с законом Геккеля [930, 1896], они чаще всего считаются «фундаментально несовместимыми» [1661, 1767]. Но при этом не замечают, что эти два обобщения имеют разные области применения, определяемые тем, насколько длительную эволюцию претерпел данный онтогенез по отношению к сравниваемому исходному. Если бы этой эволюции не было, то мы наблюдали бы в развитии любого сколь угодно отдаленного потомка лишь приращение к анцестральному циклу, а не отклонение от него. Закон Бэра мог выполняться бы только для филетически дивергентных форм, причем общий ранний отрезок их развития состоял бы из одних палингенозов (рекапитуляций взрослых общих предков)¹. И лишь стабилизационные процессы, непрерывно со-

¹ Последние могли бы затемняться только эмбриональными адаптациями (ценогенезами).

вершенствующие и упрощающие в поколениях путь реализации ранее приобретенных новшеств, приводят к тому, что онтогенетическая запись каждого такого приобретения постепенно преобразуется из «продлевающей» в «замещающую». Другими словами, чем более далекие звенья филогенетической цепи мы сравниваем, тем меньше их онтогенетическая разница подчиняется биогенетическому закону и тем больше — закону Бэра.

Это дает ответ на одно из главных упоминавшихся возражений против биогенетического закона, указывающее, что его классические примеры в действительности относятся к проявлениям зародышевого сходства, которые имеют отношение к особенностям взрослой стадии предка лишь в той мере, в какой они сохранялись у него до конца онтогенеза [1317, 1623]. Например, присутствие у эмбрионов высших позвоночных жаберных щелей повторяет у них в первую очередь эмбриональное, а не взрослое состояние рыбных предков, и т. д. Неслучайно такие возражения исходят прежде всего от зоологов и эмбриологов, поскольку в качестве моделей предка и потомка им приходится использовать почти исключительно современные формы, представляющие собой продукты дивергентной эволюции с глубоко разошедшимися онтогенезами. Напротив, палеонтологу часто удается наблюдать очень близкие звенья филогенетической цепи и убеждаться, что в этом случае анцестральная взрослая стадия может отражаться в позднем онтогенезе потомка с максимальной полнотой [887]. Причина этого понятна и заключается в том, что морфогенез исторически недавнего приобретения еще мало затронут стабилизационными преобразованиями и в основном сохраняет свой первоначальный вид надстройки над предыдущим взрослым состоянием. Именно этими возможностями, предоставляемыми ископаемым материалом, и объясняется тот странный для многих факт, что, несмотря на многолетнюю уничтожающую критику биогенетического закона, палеонтология по-прежнему остается его оплотом¹.

Рассмотренные нами закономерности стабилизационных изменений по отдельности не составляют чего-то ранее неизвестного. Мысль о преобразовании надставок развития в субституцию высказывалась С. Г. Крыжановским [540], подчеркивавшим, что прибавление новой стадии в морфологическом смысле означает вытеснение ею предыдущей во временном отношении. Обусловленность наиболее характерных проявлений перестройки онтогенеза (акселерации и спрямления пути развития) состоянием взрослой стадии понималась многими исследователями независимо от того, связывали ли они эти изменения с появлением новых надставок, «впрессовывающих» вглубь прежние стадии (Э. Д. Коп, А. Хайетт, А. Вейсман и др.), или же с самим фактом длительного истори-

¹ Иногда даже считают, что теория рекапитуляции имела больше воздействия на палеонтологическую мысль, чем любая другая концепция, за исключением самой идеи органической эволюции [1535].

ческого существования данной взрослой организации (Ф. Мюллер, Ф. Бальфур). В последнем случае интуитивное объяснение, по существу, было очень близко к пониманию процесса стабилизации, так как указывалось, что природа стремится достигнуть желательного конца кратчайшим путем, вызывая укорочение первоначальной онтогенетической записи [1299]. В целом, однако, для гетерохроний (изменения темпов развития) и выпадения стадий выдвигались самые различные объяснительные причины — чисто адаптивные [309, 1775, 2506], механические [2470] или же имеющие особую природу [1457].

Но если указанные явления, с одной стороны, обусловлены эволюцией взрослой стадии, а с другой — сами обуславливают нарушение рекапитуляций, то, очевидно, между двумя последними процессами должна существовать прямая связь. Первым это понял эмбриолог Э. Менерт [1945], установивший, что скорость развития отдельных органов в онтогенезе зависит от степени их филетического прогресса. Поскольку эта зависимость при неравномерной эволюции органов ведет к нарушению прежних целостных онтогенетических стадий, то изменения, связанные с гетерохрониями, согласно Э. Менерту, не могут считаться фальсификациями исторического развития, а составляют его закономерный результат. В палеонтологии подобные взгляды были почти одновременно высказаны Дж. Смитом [2295].

Наиболее далеко в вопросе о влиянии изменений взрослой стадии на ход онтогенеза продвинулся А. Н. Северцов [927, 928] в раннем варианте своей теории филэмбриогенезов. Анализируя факторы нарушения рекапитуляций, не связанные с провизорными приспособлениями, он выделил в них две группы — первичные и вторичные филэмбриогенезы. Под первыми подразумевались ранние эмбриональные отклонения, преобразующие ход дальнейшего онтогенеза, под вторыми — искажения онтогенетической записи, обусловленные эволюцией конечных надставок, т. е. те самые изменения, которые интерпретированы нами как результат стабилизационной перестройки.

Основываясь на правиле Э. Менерта, А. Н. Северцов показал, что следствием поздних изменений органов является искажение рекапитуляций даже в пределах отдельных органогенезов. Сдвигаясь на другие стадии, закладки эволюлирующих органов меняются и сами по различным параметрам (размеры, гистологическая структура, форма, соотношения с другими частями). Распространение этих изменений в направлении ранних стадий (в филогенезе) было продемонстрировано А. Н. Северцовым как для ускорения, так и для замедления развития. Был сделан также вывод о наибольшей полноте рекапитуляций в самых поздних стадиях, еще мало затетых вторичными изменениями. Наконец, было показано, что ускорение (эмбрионализация) развития взрослых черт связано не с позднейшей надстройкой онтогенеза (как гласит обычная интерпретация биогенетического закона), а с длительностью их собственного исторического существования, как по-

лагал еще Ф. Мюллер. Отсюда следовало (хотя и не было четко сформулировано), что эмбрионализация сама по себе есть признак прогрессивной эволюции органов.

Таким образом, А. Н. Северцову уже были ясны основные морфологические закономерности, рассмотренные нами. Отсутствовало лишь представление о факторе эволюции, приводящем их в действие, — стабилизирующем отборе, ведущем к максимально надежному воспроизведению адаптивного фенотипа в онтогенезе. Вместо этого выдвигались традиционные объяснения, предполагающие компенсацию удлинения онтогенеза и узко адаптивное значение сдвигания стадий для взрослой формы. Поскольку изложенные представления целиком опирались на эмпирическое правило Э. Менерта, понимаемое как принцип «сквозного» изменения темпов развития, то, как только обнаружились случаи, где это правило выполняется не столь жестко (время закладки органа у двух форм может оказаться одинаковым, несмотря на различия в степени его филетического развития), поколебалась и вся основа этих взглядов.

В результате А. Н. Северцов [926, 930] отказался от понятия о вторичных филэмбриогенезах. В его схеме, правда, появились «вторичные архаллакисы», означающие частный случай того же явления, но они уже не рассматривались как закономерный результат эволюции поздних стадий. В такой же частный модус превратились и гетерохронии. Вместо перестройки, вызываемой надставками, филэмбриогенезами стали называться сами надставки (модус анаболии). Единый процесс распался на изолированные явления. В итоге из двух логически допускавшихся способов перестройки онтогенеза недоказанный путь (ранние изменения) остался в теории А. Н. Северцова, а бесспорный выпал. Теория превратилась в модификацию биогенетического закона, в которой, как и у Э. Геккеля, нарушение рекапитуляций не обусловлено эволюцией взрослой стадии. Разница лишь в том, что в геккелевском варианте все нарушения закона названы ценогенезами, а в северцовском к ним добавлены архаллакисы и девиации¹. Эта эволюция взглядов А. Н. Северцова лишний раз показывает, насколько судьба правильных эмпирических обобщений может зависеть от их теоретического обоснования.

Регрессивные дефинитивные изменения. Стабилизационные изменения, сопровождающие формирование новых адаптаций, связаны с одновременным распадом старой адаптивной нормы. Оба эти явления составляют две неразрывных стороны эволюционного процесса. В любой морфологической структуре прогрессивное развитие одних черт сопровождается деградацией других (например, превращение плавника кистеперой рыбы в пятипалую конечность — это одновременно утрата кожных плавниковых лучей,

¹ Насколько нам известно, никто, за исключением отчасти В. Е. Руженцева [887], не обратил внимания на это радикальное изменение содержания теории филэмбриогенезов.

развитие копыта лошади — это также редукция боковых пальцев и т. д.). Каждый элементарный шаг в этих изменениях имеет одну и ту же основу — отбор на устойчивость преобразованной нормы, ведущий к перестройке ее генотипа как целого, т. е. к изменению пространства индивидуальных геномных вариаций, допускающих ее надежное осуществление ([1180]; см. 7.3).

По отношению к любому признаку, потерявшему свое значение и не поддерживаемому более отбором, это изменение пространства вариаций выглядит как накопление беспорядочных генетических изменений, все более расшатывающих его развитие. Оно выражается в постепенном сдвигании различных морфогенетических параметров к тем порогам, за которыми уже невозможна регуляция нормального развития [1196, рис. 11], в результате чего последнее становится все более изменчивым и неполным. Вначале такие сдвиги задевают лишь позднее развитие; но по мере их накопления у потомков они начинают нарушать и более эффективно регулируемые ранние стадии.

Таким образом, при разрушении формообразовательного процесса обнаруживаются те же характерные черты стабилизационной перестройки, что и при его созидании. В обоих случаях изменения распространяются с затуханием в сторону все более ранних стадий и постепенно автономизируются от влияния факторов среды. Если сначала прежний ход развития преимущественно лишь теряет устойчивость, осуществляясь во все более узком интервале внешних условий, то в последующих поколениях он нарушается уже независимо от их колебаний. И хотя высокая изменчивость рудиментарных органов всегда сохраняется [310, 2141], она приобретает все более неупорядоченный характер. Среди примеров незавершенной рудиментации можно назвать развитие глаз и пигментации кожи у пещерной амфибии *Proteus*, где утраченная норма все еще в большей мере восстанавливается при выращивании личинок на свету. Напротив, стойкая утрата способности к метаморфозу, характерная в той или иной степени для многих хвостатых амфибий, есть проявление более глубоко стабилизированного недоразвития.

Путь углубления редукционного процесса хорошо виден из сопоставления типов рудиментации конечностей у современных рептилий, изученных А. Н. Северцовым [931]. Сравнение развития геккона (*Ascalobotes*) и змеевидных ящериц (*Seps. Ophisaurus*) позволяет считать, что в филогенезе редукция начинается с конечных стадий нормального морфогенеза, а затем захватывает все более ранние стадии, причем поздние к этому времени могут уже совсем выпадать. Так, при относительно меньшей степени редукции (*Seps*) не возникают фаланги и метаподий 1-го пальца, а также концевые фаланги остальных пальцев (нормально возникающие последними), тогда как проксимальные (рано развивающиеся) элементы закладываются уменьшенными. Дальнейшая рудиментация (*Seps. Ophisaurus*) ведет к исчезновению почти всех элементов кисти и уже сильному уменьшению зачатка *zeugopodium*. При этом у обоих

форм процесс редукции уже настолько сокращен и ускорен, что целиком осуществляется эмбрионально¹.

Наиболее характерные проявления недоразвития — выпадение анцестральных конечных стадий и замедление предшествующих преобразований, ведущие к переходу прежних эмбриональных или ювенильных черт во взрослое состояние — описаны под множеством названий; ретардация (Э. Д. Коп, А. Хайетт), брадигенез (А. Грабау), неотения (Ю. Колльман), эпистаз (О. Иекель), фетализация (Л. Больк), пedomорфоз (У. Гарстанг), аббревиация (В. Франц), отрицательная анаболия (А. Н. Северцов), протерогенез (О. Шиндевольф) и т. д. На первый взгляд это — процесс, противоположный прогрессивному развитию, но, как мы видели, его эволюция подчиняется тем же самым закономерностям. Он точно так же начинается всегда с изменения (в данном случае — распада) дефинитивного состояния и по мере его усиления распространяется у потомков на все более ранние фазы развития. Стирание рекапитуляции полно развитого состояния органа происходит при его регрессе точно таким же путем, что и в случае его дальнейшего усложнения или специализации. Другими словами, нет принципиальной разницы, затемняется ли в онтогенезе потомков стадия пятипалой когтистой лапы благодаря тотальному недоразвитию конечности (угревидные хвостатые амфибии и ящерицы) или же вследствие ее преобразования в крыло птицы.

Непосредственные адаптивные изменения промежуточных стадий. Все сказанное об эволюции взрослой стадии в равной степени приложимо и к любым другим стадиям. Каждая фаза онтогенеза может изменяться путем отбора ее регулируемых вариаций сколь угодно далеко при условии, что это не нарушает нормального течения последующего развития. Эти регулируемые, т. е. сходящие затем на нет провизорные приспособления, начинаются, подобно дефинитивным, с конечных (по времени) изменений той стадии, на которую направлен отбор; затем их механизм стабилизируется, захватывая и предыдущий отрезок развития. Сравнительно-эмбриологические доказательства поздних изменений провизорных стадий приведены, например, для яиц рыб и личинок амфибий [540, 932]. Стабилизационное ускорение таких изменений прослежено в развитии рисунка окраски у гусениц бражников, в котором

¹ А. Н. Северцов [931] называет рудиментацию отрицательным архаллаксом, поскольку весь процесс здесь выглядит эмбриональным, и в онтогенезе зачатки дегенерирующих органов сразу возникают уменьшенными. Однако вторичность обоих явлений ясно вытекает из закономерностей, вскрытых в этом случае самим же Северцовым. Им показано, что зачаток, уменьшенный как будто бы «сразу», на самом деле становится таковым в филогенезе постепенно («делается все меньше и меньше» [931, с. 514]) и что рудиментация в ходе эволюции распространяется с поздних стадий на ранние. Если на основании этих двух положений экстраполировать к начальному этапу рудиментации, то неизбежен вывод, что ранние зачатки вообще ею не затрагивались, и изменения проявлялись лишь на самых поздних (постэмбриональных) стадиях. Таким образом, не орган уменьшился вследствие уменьшения его зачатка, а наоборот, зачаток стал маленьким вследствие филогенетического углубления редукции органа.

более простые предковые типы рекапитулируются и сдвигаются на ранние стадии [2470].

Другой пример — развитие головастика бесхвостых амфибий. Среди них существуют четыре типа строения жаберных камер, причем только в одном из них имеется парное *spiraculum* (рис. 29, А₁—Г₁). Этот тип почти наверняка является исходным для остальных, которые, очевидно, когда-то возникли у вполне «взрослых» головастика путем слияния обоих отверстий или зарастания одного из них. Парные отверстия действительно рекапитулируются во всех типах и далее преобразуются обоими указанными путями. Однако у современных форм это происходит на такой ранней стадии, когда опекулярные складки (стенки камер) только начинают развиваться, а самих внутренних жабр, характерных для «взрослого» головастика, еще нет (рис. 29, А—Г ср. [2319]). Очевидно, что ход первично позднего преобразования здесь давно изменен и ускорен в процессе его стабилизации. В основе последней лежит перестройка морфогенетических механизмов, следы которой иногда вполне явственны. Так, у наиболее специализированных головастика передняя лапка развивается в жаберной камере и выходит наружу, прорывая *oregulum*. Вероятно, вначале этот прорыв осуществлялся за счет механического давления лапки; но у современных форм перфорация *oregulum* — вполне автономный процесс, вызываемый продуктами распада внутренних жабр [2014].

Таким образом, непосредственная адаптивная эволюция любой стадии онтогенеза протекает по одним и тем же законам, т. е. начинается с ее конечной фазы и затем, по мере стабилизации достигнутого изменения, распространяется вглубь в последующих поколениях. Тем самым исторические преобразования любой отдельной стадии сами по себе могут влиять лишь на предыдущий, но не на последующий ход онтогенеза. Эта значительная самостоятельность эволюции стадий приводит к тому, что чем больше нарастают изменения любой из них, тем более глубокой должна быть перестройка при переходе к следующему отрезку развития, имеющему собственную адаптивную эволюцию. Именно в этом состоит причина резких превращений, свойственных развитию с выраженным метаморфозом, отражающему перестройку между существенно различными возрастными адаптивными типами (у ракообразных, насекомых с полным превращением, бесхвостых амфибий и т. д.). Благодаря такому механизму преобразований онтогенеза его течение характеризуется не просто уменьшением изменчивости к концу, как подчеркивал К. М. Бэр, а чередованием стабильных, адаптивно значимых фаз, или «установок» [415], и более вариабельных отрезков, подготавливающих эти фазы. К числу первых относятся, например, различные специфические личиночные типы. В развитии черепа хвостатых амфибий такими адаптивно важными «установками» являются моменты прорыва рта и перехода к активному питанию, когда основные морфологические изменения, в отличие от предшествующих стадий, оказываются строго скоординированными [566]. Общим итогом развития

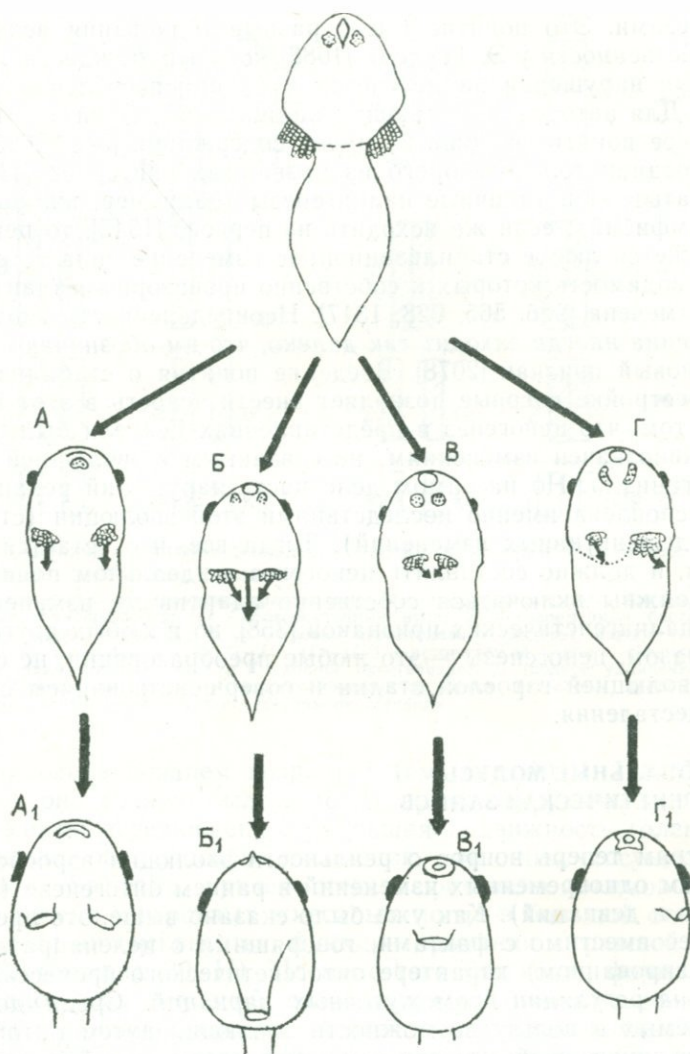


Рис. 29. Типы онтогенетического развития spiraculum у личинок бесхвостых амфибий. По П. Х. Старетт.

А, Б, В, Г — ранние стадии, показывающие рекапитуляцию парного spiraculum; А₁, Б₁, В₁, Г₁ — стадии «взрослых» головастиков (А—А₁ — Pipidae и Rhinophrynidae; Б—Б₁ — Microhylidae; В—В₁ — Ascaphidae и Discoglossidae; Г—Г₁ — остальные бесхвостые)

всегда остается стабильное осуществление взрослой адаптивной нормы. Иными словами, главный принцип эволюции онтогенеза состоит в том, чтобы обеспечить это осуществление вне зависимости от самостоятельных адаптивных изменений его промежуточных стадий.

Провизорные адаптивные изменения вместе с их стабилизирующими последствиями составляют то, что может быть названо

ценогенезами. Это понятие имеет разные толкования вследствие его двойственности у Э. Геккеля [1688], который отождествил в нем: а) любые нарушения палингенезов и б) приспособления ранних стадий. Для авторов, отрицающих палингенезы, ценогенез как сопряженное понятие вообще не имеет содержания [540, 1623]. При использовании только второго из названных критериев [414, 928] оно охватывает и типичные палингенезы (например, жабры у личинок амфибий); если же исходить из первого [1945], то ценогенезом окажется любое стабилизационное изменение типа гетерохроний, несводимость которых к собственно провизорным адаптациям давно отмечена [926, 565, 928, 1317]. Неопределенность употребления термина иногда заходит так далеко, что им обозначают просто любой новый признак [2078]. Введение понятия о стабилизационной перестройке впервые позволяет внести ясность в этот вопрос. Дело в том, что ценогенез в представлениях Геккеля был прежде всего равнозначен изменениям, не связанным с эволюцией взрослого организма. Но на самом деле часть нарушений рекапитуляций обусловлена именно последствиями этой эволюции (стабилизацией дефинитивных изменений). Тогда все, что остается за их вычетом, и должно составлять ценогенез в идеальном понимании. Сюда должны включаться собственно адаптивные изменения не только палингенетических признаков [358], но и любых других. Таким образом, ценогенезы — это любые преобразования, не связанные с эволюцией взрослой стадии и совершенствованием способа ее осуществления.

«ЭМБРИОНАЛЬНЫЕ МОДУСЫ» И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ЗАПИСЬ

Рассмотрим теперь вопрос о реальности эволюции взрослой стадии путем одновременных изменений в раннем онтогенезе (архалаксисов и девиаций). Как уже было сказано выше, это представление несовместимо с фактами, говорящими о целенаправленном (канализированном) характере онтогенетического процесса, основанном на регуляции промежуточных вариаций. Среди доводов, выдвигаемых в пользу возможности эволюции путем онтогенетических скачков, особое место занимают попытки найти ее следы непосредственно в самих онтогенезах. В этой связи нам придется сначала затронуть проблему исторического истолкования стадий развития в свете представлений о стабилизационных изменениях онтогенеза. Для этого проследим закономерности стабилизации на конкретном схематизированном примере — срастании костей голени в эволюции бесхвостых амфибий (рис. 30).

Это срастание, как и многие другие скелетные изменения, было связано у бесхвостых с передвижением прыжками, возникшим, по-видимому, как приспособление к мгновенному укрытию в воде от прибрежных хищников [1620]. У древнейших раннетриасовых *Salientia* (*Triadobatrachus*), как и у их рахитомных предков, соединения костей голени еще не было или же оно в какой-то мере

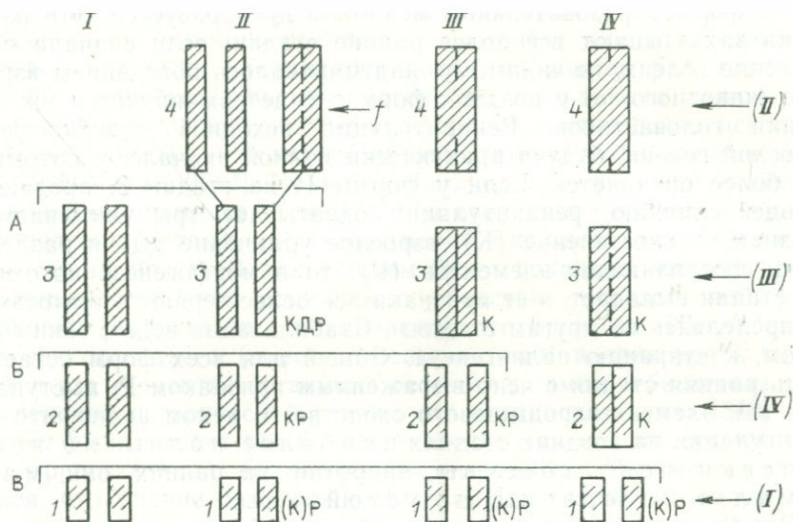


Рис. 30. Эволюция слияния элементов голени в истории бесхвостых амфибий. Составил М. А. Шишкин, оригинал.

I — исходное состояние (пермские рахитомы); II — предки бесхвостых, близкие к раннетриасовому *Triadobatrachus*; III — промежуточный этап; IV — современные бесхвостые; 1—4 — стадии морфогенезов; А, Б, В — уровни зародышевого сходства между исходным типом развития и морфогенезами II—IV; (I)—(IV) — исторический порядок возникновения отдельных стадий морфогенеза IV; К (полное окостенение), Д (полное удлинение), Р (раздельность элементов голени) — рекапитулируемые признаки взрослого предка; f — внешний фактор; штриховкой показана степень окостенения

проявлялось в позднем возрасте¹ (см. рис. 30, I, II). Облегчая прыжки, оно должно было в то же время затруднять нормальное четвероногое передвижение, уменьшая подвижность голени. Первоначально оба способа локомоции, очевидно, сосуществовали у древних *Salientia*, причем степень фиксации взаимоположения костей голени у взрослых животных могла в большой степени определяться интенсивностью функции прыгания, игравшей роль индуктора (см. рис. 30, II). По мере того как новая форма поведения становилась основной, отбор вел к ускоренному соединению, а затем и слиянию берцовых костей, так что оно начиналось уже у самых юных сформированных особей и притом все более автономно (см. рис. 30, III). Следующая эволюционная стадия (см. рис. 30, IV) типична для современных лягушек (*Rana*), у которых начало слияния приурочено к раннему метаморфозу [1562, 1826].

Этот схематизированный эволюционный ряд, представляющий собой пример гетерохронии, позволяет проиллюстрировать рассмотренные ранее закономерности. Мы видим, что новый признак может почти не меняться в филогенезе (см. рис. 30, II-4—IV-4),

¹ Последнее возможно в том случае, если единственный имеющийся образец *Triadobatrachus* в действительности представляет собой личинку в стадии позднего метаморфоза [1674]. У современных бесхвостых кости голени на этой стадии уже частично слиты.

но его формообразовательный механизм преобразуется. Эти изменения захватывают все более ранние стадии: если сначала объединение голени, по-видимому, индуцировалось поведением взрослого животного, то у поздних форм оно детерминируется уже на стадии головастиков. Рекапитуляция исходной «двухкостной» взрослой голени, будучи практически полной вначале, у потомков все более обедняется. Если у формы II на стадии 3, предшествующей слиянию, рекапитуляция охватывает три учитываемых признака — окостенение (К), взрослое удлинение (Д) и раздельность составляющих элементов (Р), то в морфогенезе потомков эта стадия выпадает, а ее признаки все более теряют взаимосвязь, распределяясь по другим стадиям. Стабилизация ведет, таким образом, к стиранию палингенеза. Общей для всех форм остается лишь ранняя стадия с ясно выраженным признаком Р, выступающая как элемент зародышевого сходства. В целом видно, что рекапитуляции на поздних стадиях наиболее полны, но исторически недолговечны; напротив, на ранних они максимально обеднены, но устойчивы.

Этот ряд позволяет еще раз показать обусловленность закона К. М. Бэра стабилизационной перестройкой, распространяющейся у потомков «вглубь» онтогенеза. В нашем примере действительно видно (см. рис. 30, А—В), что при сравнении онтогенеза I со все более преобразованными (акселерированными) типами II—IV уровень дивергенции между ними смещается на все более раннюю стадию. И если у формы II конец онтогенеза еще представляет собой надставку над взрослой стадией (3) предка I, то уже у формы III поздний онтогенез (стадии 3, 4) выглядит как замещение этой предковой стадии. Как уже отмечалось нами, это постепенное преобразование онтогенетической записи из продлевающей в дивергентную и есть причина того, что биогенетический закон по отношению к каждому анцестральному состоянию выполняется достаточно полно лишь у ближайших потомков.

Данный пример демонстрирует еще одно важное следствие стабилизационного процесса: несоответствие между порядком появления онтогенетических стадий в филогенезе и онтогенезе [1176, 1178]. В наиболее измененном типе развития IV порядок стадий 2—4 прямо противоположен историческому. Взрослая стадия 4 в основных чертах унаследована здесь от далекого предка (II), тогда как стадия 3 появилась в филогенезе позднее (III), а наиболее ранняя — стадия 2 — только что возникла (IV). И если онтогенетически стадия 4 является следствием стадии 2, то исторически, наоборот, стадия 2 является следствием стабилизации развития стадии 4. И лишь в раннем развитии (тип IV, стадии 1, 2) обе последовательности в нашем примере совпадают.

Подобное несоответствие, в общем, не было новостью уже для Э. Геккеля, который фактически признал его, введя понятие ценогенеза. Об этом же говорит его апелляция к методу тройного параллелизма как средству проверки филогенетических реконструкций, а также его признание, что эти реконструкции всегда гипо-

тетичны и во многом «опираются на интуицию» [цит. по 2079]. На невозможность прямого прочтения онтогенеза как эволюционной последовательности указывалось потом множество раз, главным образом в контексте критики биогенетического закона, причем нередко признают, что единственный способ достоверного истолкования онтогенеза — это знание предшествующего филогенеза [540, 1661, 2079, 2141, 2284]. Причину этого, однако, видят не в стабилизационном процессе, а в том, что эволюция онтогенеза может идти разными путями, но каким именно в каждом конкретном случае — мы не знаем. В дальнейшем будет показано, что это представление в основном есть просто следствие произвольной расшифровки результатов стабилизационного процесса. Именно воздействие последнего (вместе с ценогенезами) и приводит к тому, что в итоге «развитие организма не несет в самом себе метода для определения исторической значимости стадий развития» [540].

Этот вывод имеет решающее значение для оценки существующих представлений об эволюции онтогенеза. Мы можем убедиться, что мнение о возможности эволюции взрослой стадии посредством единовременных эмбриональных изменений, бытующее уже полтора века, в действительности почти целиком основано на примерах прямого исторического прочтения онтогенезов, т. е. на том же самом принципе, что и биогенетический закон, но доведенном до абсолюта. А именно: если два онтогенеза дивергируют от некоторой общей ранней стадии, то заключают, что одна из сравниваемых форм возникла из другой путем девиации на этой общей стадии [926, 2141]. В нашем примере (см. рис. 30) это означает, что из прямого сопоставления морфогенезов I и IV, дивергирующих на стадии начального окостенения разделенных элементов голени (I), мы должны были бы заключить, что слияние голени в эволюции лягушек произошло скачкообразно путем объединения ее зачатков у головастиков! Возможность того, что взрослый признак может быть древнее, чем его эмбриональная стадия, обычно не принимается во внимание, если нет прямых доказательств этого; уклонение онтогенеза потомка отождествляется с историей возникновения этого потомка.

Возникает парадоксальное противоречие, которого не замечают. С одной стороны, история первого появления нового взрослого признака есть свершившийся факт, который меняться не может; с другой стороны, разница между первичной и преобразованной онтогенетической записью этого события нарастает в эволюции непрерывно, по мере стабилизации (эмбрионализации) признака у все более отдаленных потомков. Например, на рис. 30 истинная история слияния голени у лягушек иллюстрируется филогенетическими этапами I и II, но она будет выглядеть каждый раз по-новому при сравнении состояния I с этапами II, III и IV, если считать, что разница исходного и итогового онтогенеза показывает нам в каждом случае «модус» возникновения признака. Указанное противоречие не возникает лишь в том случае, если морфогенез раз возникшего признака никогда более не менялся бы.

Самое удивительное, однако, то, что реконструирование онтофилогенетических событий указанным способом не мешает исследователям признавать гетерохронии, выпадения стадий и другие вторичные изменения морфогенезов, искажающие подлинную картину возникновения новых взрослых структур. Другими словами, вполне однотипные явления онтогенетической дивергенции между предком и потомком могут истолковываться в одних случаях как доказательство происхождения потомка путем девиации, а в других, если имеются переходные онтогенезы, — как результат эмбрионализации изменений, первично возникших в позднем развитии.

В нашем примере (см. рис. 30) это означает, что один и тот же онтогенез IV может быть расценен двояко: либо как результат ускорения развития взрослой стадии 4, возникшей в онтогенезе II, — если мы знаем всю последовательность I—IV; либо как изменение онтогенеза I путем девиации на стадии 1, если известны только I и IV. При этом выбор интерпретации не имеет никакой иной основы кроме наличия или отсутствия фактического материала по промежуточным историческим этапам. Этот дуализм методологии типичен для исследований, классифицирующих эволюцию онтогенеза по модусам. Например, у А. Н. Северцова в одной и той же работе можно найти аргументы для обоих взаимоисключающих способов интерпретации онтогенеза. С одной стороны, говорится, что древний взрослый признак со временем передвигается на ранние стадии онтогенеза [928, с. 141], с другой же, утверждает, что «если признак появляется сразу в зачатке данного органа... и сохраняется... до взрослого состояния, то мы можем с большой вероятностью сказать, что этот признак филогенетически возник путем эмбрионального изменения» [928, с. 129].

Возникает вопрос — на чем же тогда следует основывать конкретный выбор между этими двумя правилами? Другими словами, как гарантировать, что между сравниваемыми типами развития не существовала в каждом случае цепь онтогенезов, показывающих первично взрослое происхождение нашего «эмбрионально возникшего» признака? Этот вопрос, однако, не ставится, и в большинстве приводимых примеров, в частности в случае смещения вперед брюшных плавников у костистых рыб [930], мы находим один и тот же аргумент: если бы строение потомка возникло путем надставки (анаболии), то мы бы видели у него рекапитуляции предшествующих взрослых состояний; а раз этого нет, то имело место эмбриональное изменение. Этот довод означает на самом деле молчаливое допущение, что никакой перестройки онтогенеза при его длительном конечном наращивании не происходит — ибо только в этом случае можно было бы ожидать полного отражения всего ряда предков в онтогенезе потомков. И, однако, наряду с этим признаются «вторичные архаллаксисы» [926], или изменения, основанные на вторичных искажениях записи надставок, т. е. как раз на том явлении, которое неявно отрицается при доказательстве «истинных» эмбриональных модусов. Эта произвольность

интерпретации еще больше бросается в глаза, когда она оказывается разной для вполне однотипных явлений. Так, утрата в развитии конечности лошади пятипалой стадии расценивается как вторичное искажение анаболии, а аналогичная утрата закладок боковых пальцев у змеевидных ящеров — как истинный архаллак-сис [ср. 928, с. 158; 930, с. 428].

Обоснование «эмбриональных модусов» у других авторов строится на той же самой предпосылке — представлении о неизменности предшествующей онтогенетической записи при эволюции путем надставок. Например, А. Ремане [2141], также предлагающий систему модусов, на первый взгляд признает, что разница между двумя онтогенезами (или морфогенезами гомологичных органов) не может служить прямым указанием на ход филогении. Однако в противоречии с этим он тут же пытается доказать существование девиаций именно из сопоставления двух онтогенезов. Рассуждения А. Ремане в схематической форме повторяют ход рассуждений А. Н. Северцова [926] при доказательстве им девиации в развитии ноздрей у рыб семейства Scombresocidae и сводятся к следующему. Если онтогенезы двух форм дивергируют от стадии А, то в принципе это может быть результатом их дивергентной эволюции по способу анаболии от общего предка, у которого взрослый облик соответствовал стадии А, а онтогенез — предшествующим общим стадиям двух форм. Однако подобное расхождение двух онтогенезов часто происходит на столь недифференцированной стадии, что она заведомо не может быть рекапитуляцией взрослого предка. В этом случае следует признать происхождение одной формы из другой путем эмбриональной девиации на стадии А.

Из этих соображений видно, что в представлении А. Ремане анаболия означает полное сохранение стадии взрослого предка (и его онтогенеза) в онтогенезе сколь угодно отдаленного потомка, и нарушение этой картины для него представляется не иначе, чем результатом девиации. Нетрудно видеть, к каким выводам мы можем отсюда придти. Если, например, в развитии крокодила и птицы нет стадии, представляющей их общего архозаврового предка, то мы должны признать, что либо обе формы произошли путем девиации от эмбрионов каких-то третьих форм, либо что птицы произошли от эмбрионов крокодилов. На этом же основании можно вывести какой угодно организм из какого угодно, поскольку здесь требуется лишь чисто негативный критерий — отсутствие общей стадии онтогенеза, соответствующей общему взрослому предку!

Приведенные соображения ясно показывают неприемлемость сравнительно-онтогенетического обоснования «эмбриональных модусов». Видеть в эмбриональном появлении взрослого признака прямое указание на способ его появления в филогенезе — значит судить об эволюции онтогенеза, исходя из отсутствия такой эволюции. Этот способ реконструкции исторических событий предполагает столь буквальное и ненарушимое их отражение в онто-

генезе, на какое никогда не претендовал даже биогенетический закон.

Все сказанное относится также к «архаллаксистам» и «девиациям», описанным у ископаемых животных. Методология здесь та же самая — прямое отождествление онтогенетического различия с историческим событием. Если новый взрослый признак проявляется в онтогенезе рано, то нередко заключают, что именно так он возник в филогенезе — без скидок на возможность его вторичной акселерации или, наоборот, ретардации прежнего ювенильного состояния. И это несмотря на то, что проявления гетерохроний наиболее обычны именно на палеонтологическом материале, где они встречаются, по словам В. Е. Руженцева [887], на каждом шагу¹. Даже признавая, что предложенные А. Н. Северцовым критерии для распознавания первичных и вторичных эмбриональных модусов по сути ничем не различаются, исследователи все же иногда продолжают выделять «истинные» архаллаксисты и девиации [708, с. 127]. Более того, в тех же самых работах, где описывается «скачкообразное появление» новых взрослых признаков в раннем онтогенезе, нередко можно найти примеры, когда эти же признаки у близких групп формируются постепенно, так что вывод об их вторичном сдвигании на ранние стадии как бы напрашивается сам собой. Например, Д. М. Раузер-Черноусова [861] описывает как девиацию раннее (в онтогенезе) появление субцилиндрических камер взрослого типа у фузулиниды *Wedekindelia* (Foraminifera), но тут же указывает, что типичным для фузулинид является позднее развитие таких камер. Точно так же выглядит описанная этим автором «девиация» (появление крупных камер) у *Nodosaria nechaevi* на фоне онтогенеза у других видов этого рода.

В. Е. Руженцев [887] и Б. И. Богословский [91] считают девиацией дорсальное смещение сифона у климений (Ammonoidea), несмотря на то что среди ранних аммоноидей (гониятитов) подобное же, хотя и менее устойчивое, смещение проявляется постепенно — либо на поздних оборотах раковины. (в подотряде *Trochoceratina*), либо только на средних, т. е. ценогенетически (в подотряде *Goniaticina*) [343]. Логично предположить, что климиевый способ развития возник либо путем акселерации первого варианта, либо фетализации второго. Эти допущения невозможно устранить на том лишь основании, что между гониятитам и климениями, вероятно, нет прямой связи [91]. Речь здесь идет о типичном способе эволюции данного морфогенеза, который мог осуществляться параллельно в разных филетических рядах.

И все же палеонтологи, начиная с А. Хайэтта и Л. Вюртенбергера, в большинстве своем признают, что основным способом эволюции является изменение (надставка или выпадение) поздних стадий развития [291]. Это мнение преобладает и в совре-

¹ Палеонтологам еще со времен А. Хайэтта известно о выпадении ранних стадий при акселерации («вторичные архаллаксисты» Северцова); это явление позднее называли липогенезом, или липопалингенезом [1386, 1863].

менных работах, например [306, 343, 627, 703, 861, 887, 965]. Из них видно, что все преобразования онтогенезов, реально наблюдаемые у ископаемых форм (помимо смены конечных стадий), — это в действительности либо провизорные ценогенетические изменения, либо различные гетерохронии и их последствия. «Девияции» палеонтологов — это конечные результаты гетерохроний, скрытых от нас неполнотой ископаемой документации.

Из сказанного понятно, что, говоря о роли раннеонтогенетических изменений в эволюции взрослого организма, следует различать две стороны проблемы: 1) вероятность их прямого воздействия на взрослую стадию в пределах одного онтогенетического цикла (т. е. вопрос о реальности девиаций развития) и 2) возможность постепенного перехода таких изменений во взрослое состояние в филогенезе по мере замедления развития и выпадения его конечных стадий у потомков (фетализация). Первая из этих возможностей, как мы видели, не согласуется с фактами, говорящими о канализированности (забуференности) развития, и принципиально не доказуема путем сопоставления дивергентных онтогенезов. Напротив, фетализация составляет хорошо известное явление, неразрывно связанное с прогрессивной эволюцией и подчиняющееся тем же самым закономерностям, т. е. распространяющееся в филогенезе от поздних стадий развития к ранним.

Принципиальная разница между «всплыванием» ранних стадий при фетализации и гипотетическими «эмбриональными модулями» часто не осознается исследователями, и первый процесс либо объединяют под общим названием с девиацией (педоморфоз в понимании Г. де Бира) [1317], либо считают разновидностью последней — «девиация с запаздыванием» у фораминифер [261, 667, 629], либо отождествляют с архаллаксом [527, 887, 1984]. Главная причина этого, по-видимому, в том, что при недостатке материала для изменений взрослого состояния служат уже существующие провизорные морфологические особенности и их «всплывание» нередко понимают как скачкообразную замену одного фенотипа другим [1185, 2420]. В действительности это не так. Реализация ювенильного признака в онтогенезе и его дефинитивное проявление в ходе эволюции — это совершенно разные события, из которых первое совершается во всех индивидуальных циклах по заданной программе, а второе — достигается в поколениях шаг за шагом. Всякое адаптивное изменение взрослого фенотипа связано с последовательным отбором и стабилизацией мелких онтогенетических вариаций, направленных в сторону создаваемого изменения. Это касается и замедления развития, что в итоге и обуславливает постепенность утраты прежней взрослой стадии. Реальность такой изменчивости, составляющей потенциальный материал для регрессивных преобразований, показана, например, для келловейского аммонита *Kepplerites*, у которого «субкосмоцерасовая» стадия онтогенеза (соответствующая взрослому состоянию его потомка *Kosmoceras*) обнаруживает

индивидуальные отклонения в сторону увеличения ее длительности за счет взрослой кепплеритной стадии [412].

Что же касается явлений, как будто бы показывающих «скачкообразную остановку» развития (на деле всегда осложненную гетерохрониями в развитии репродуктивной системы и другими перестройками), то они представляют собой в действительности следствие эволюции, а не ее причину. Эти явления существуют лишь в виде факультативной неотении, т. е. разновидности созданного отбором модификационного полиморфизма, когда развитие в зависимости от внешних условий либо останавливается на определенной стадии, либо идет до конца. Общеизвестный пример — мексиканская саламандра *Ambystoma tigrinum* среди хвостатых амфибий. Как и все адаптивные модификации, «скачки» такого рода легко обратимы в поколениях, и соответственно в плейстоценовой истории мексиканской амбистомы, прослеженной на ископаемом материале, отмечается чередование двух ее адаптивных состояний в зависимости от смены похолоданий и потеплений [2383].

Следует упомянуть о том, что, признавая раннеонтогенетические скальтации в качестве модуса эволюции, исследователи не обязательно имеют в виду одновременное распространение их действия на поздние стадии, т. е., по существу, могут подразумевать просто одноактное возникновение ценогенетических изменений. Иногда эти гипотетические явления достаточно четко отделяются от «классических» архаллакисов и девиаций. Например, у О. Шиндевольфа [2223] такой скачок, или «типогенез», предшествует постепенному переходу онтогенетического новшества во взрослое состояние. А. С. Северцов [932] выделяет такие события как особые модусы филэмбриогенеза, действующие как архаллакисы и девиации, но только в отношении промежуточных стадий, а не взрослой. Иногда, однако, эти различия не акцентируются. Так, у колониальных кораллов в качестве архаллакиса [101] был описан переход личинки-основательницы от бокового прикрепления к осевому и превращение протокораллита-капсулы в базальный диск — безотносительно к ходу позднего развития, которое может при этом не затрагиваться изменениями.

Во всех подобных случаях вывод о способе эволюции ранних стадий развития основан на том же самом подходе, что и при обосновании скачкообразных изменений взрослой стадии, а именно, на отождествлении различия двух онтогенезов с историческим событием. В действительности, как уже было показано выше, каждый отрезок онтогенеза, завершающийся более или менее устойчивым морфологическим типом, эволюирует в общем случае, как и взрослая стадия, путем терминальных изменений и их последующего стабилизационного углубления.

Представления об эволюционно значимых изменениях раннего онтогенеза, одновременно меняющих взрослую стадию, основываются отнюдь не только на сравнительно-эмбриологических доводах. По существу, речь должна идти об обоснованиях всей совокупности мутационистских взглядов на эволюцию, ибо предполагаемое ими скачкообразное изменение организмов невозможно представить себе иначе, как результат ранних индивидуальных нарушений нормального хода онтогенеза. Необходимость допущения таких уклонений или даже перестройки всего развития подчеркивается многими авторами, признающими эволюционные сальтации, — например, когда говорится о «системных мутациях» [1650] или «онтомутациях» [1482], или же когда глубокие мутационные аномалии прямо отождествляются с арахаллаксистами А. Н. Северцова [2142]. Однако чаще этот аспект проблемы остается без внимания.

Независимо от способов аргументации в основе мутационизма всегда лежит явное или неосознанное убеждение, что между нормальным и аномальным итогом онтогенетического развития нет принципиальной разницы в отношении эволюционной устойчивости. Неприемлемость этого взгляда (см. 7.3) делает концепцию скачков несостоятельной для объяснения магистрального эволюционного процесса; однако следует помнить, что мир природных явлений бесконечно разнообразен, и нельзя исключить априори возможность осуществления в нем относительно маловероятных событий. К тому же граница между «ранним» и «поздним» онтогенезом, отделяющая область регулируемых или летальных уклонений от области эволюционно значимых вариаций, меняющих взрослый фенотип, всегда достаточно условна, и, строго говоря, мы можем лишь утверждать, что вероятность сохранения отбором онтогенетических изменений снижается тем резче, чем раньше они наступают. Поэтому важно определить, в каких случаях теоретически возникает наибольшая вероятность отклонения от типичных общих закономерностей онтогенетической эволюции, рассмотренных выше. Рассмотрим основные принципиальные аргументы в пользу мутационизма, относящиеся к собственно морфологической эволюции.

На первый взгляд, первостепенная роль здесь принадлежит палеонтологии, так как, начиная со времен Ж. Кювье и А. д'Орбиньи, она многократно порождала сальтационистские концепции (неокатастрофистские идеи О. Иекеля, Д. Н. Соболева, О. Шиндевольфа, Р. Ведекинда, К. Бойрлена, Э. Даккэ и др. [291, 318]) и продолжает выдвигать их и сегодня, например [527, 1878]. Но на деле используемые ею факты не могут играть в нашем вопросе решающей роли в силу самой специфики палеонтологической летописи, не позволяющей с уверенностью отличать истинную смену поколений от случайной преемственности, созданной седиментационными проблемами и локальными миграциями.

Между тем для доказательства эволюционно значимых скачков необходимым (хотя и не достаточным) условием является именно регистрация их у непосредственных потомков. С этой точки зрения более существенны свидетельства, относящиеся к рецентным организмам.

Один из самых традиционных доводов в пользу скачкообразной эволюции, ведущий начало от Э. Жоффруа Сент-Илера, заключается в указаниях на появление в природе резких аномалий и, вообще, дискретных изменений как на путь возникновения новых форм (А. Келлиker, У. Бэтсон и др.). Особое развитие он получил в контексте критики дарвиновской теории, когда ее главному принципу отбора мелких вариаций стали противопоставляться бесспорные случаи спонтанного появления у животных и особенно у растений (преимущественно домашних или культивируемых) крупных наследственных уклонений, давших начало новым устойчивым формам (С. И. Коржинский, Г. де Фриз и др.). Но еще Ч. Дарвин [310] указывал, что такие аномалии, используемые в практике селекции, имеют мало шансов закрепиться в природных условиях в связи с их редкостью и нарушением в них нормального развития, ведущим к снижению приспособленности.

Это возражение, в основном сохраняющее свою силу и сегодня для мира животных, часто считается менее весомым в отношении растений в связи с накоплением данных, свидетельствующих о большой жизнеспособности многих растительных мутантов в природе. Последнее заставляет многих авторов, даже мало склонных к мутационистским представлениям, допускать скачкообразное возникновение отдельных растительных групп через посредство таких аномалий [1194, 2249, 2520].

В последнее время оспаривают также и другое возражение Ч. Дарвина — о единичности и малой вероятности сохранения крупных аномалий в природе. При этом приводят случаи, когда подобные аномалии (большей частью экзогенного характера) дают широкие вспышки в небольших популяциях и могут удерживаться достаточно долго. Сюда относятся случаи массовой полимелии (появления лишних конечностей) и полидактилии (многопалости) у современных амфибий. На этой основе Л. Ван Вален выдвинута новая модель эволюции, в которой подобные массовые аберрации служат объектом отбора (генетической ассимиляции) и, таким образом, становятся не зависимыми от первоначально вызвавшего их внешнего фактора [2420].

Весьма существенным доводом в пользу спонтанного появления новых таксонов у животных и растений считают факты близкого параллелизма между аномалиями одних родов и видов и нормальной организацией у других [1174, 1650, 2323]. Например, бескрылые виды мух по типу рудиментации крыльев могут очень напоминать соответствующих мутантов у дрозофилы. Особенно удивительными эти параллелизмы кажутся исследователям в тех случаях, когда речь идет об изменении числа однотипных органов

или о переносе полового признака на противоположный пол. Так, по мнению В. М. Шимкевича [1174], наличие лишних ротовых отверстий у одного из реснитчатых червей или добавочной пары рогов у антилопы *Tetraceros* указывают на их происхождение из мутаций, аналогичных таким же уродствам у близких таксонов.

Но, пожалуй, самым распространенным источником представлений о скачкообразных эволюционных изменениях является господствующая сегодня синтетическая теория микроэволюции. Согласно ей, новые формы или расы во многих случаях возникают из старых путем единичной мутации, которая затем распространяется в популяции, приобретая ранг нормы [269, 1509]. С этих позиций обычно трактуются и популяционные изменения у ископаемых форм, когда распространение какой-либо особенности — например, новой складки зубов в эволюции лошадеобразных или новой формы раковины у двустворок, — расценивается как результат отбора в пользу мутантного гена [1713, 2287]. Сторонники этих взглядов обычно даже не осознают своей приверженности к мутационизму, полагая, что последний непременно связан с допущением крупных скачков типа «системных мутаций» Р. Гольдшмидта [594, 1509]. Но в действительности сущность мутационизма выражается не в масштабах допускаемого эволюционного отклонения, а в том, что оно мыслится возникающим в готовом виде независимо от естественного отбора, который затем лишь увеличивает его частоту.

Наиболее очевидными случаями спонтанных изменений, расцениваемыми нередко как единственная бесспорная возможность мгновенного видообразования [594], большинство эволюционистов считает межвидовую гибридизацию и полиплоидию (т. е. кратное увеличение числа хромосомных наборов в клетках). Различают прежде всего авто- и аллополиплоидию, т. е. соответственно изменения на основе одного видового генома или же двух (и более), объединенных у гибридов. Говоря о таких скачках, обычно имеют в виду не столько обязательное появление морфологических отличий, сколько внезапность репродуктивной изоляции от родителей.

Здесь снова обнаруживается поразительное различие между животным и растительным царствами. Если у растений полиплоиды обоих типов охватывают, по некоторым оценкам, до половины всех покрытосеменных и до 95 % папоротникообразных [269], то у животных они намного более редки и охватывают лишь группы небольшого ранга (у наземных позвоночных — не выше вида). Обычно это автополиплоиды, связанные в огромном большинстве случаев с партеногенезом, но иногда включающие и группы бисексуальных видов, например у бесхвостых амфибий [ср. 594]. Аллополиплоиды (обычно триплоиды) нередко встречаются у животных среди межвидовых гибридов [111], которые в целом также характеризуются партеногенезом или другими формами клонирования (гибридогенез, гиногенез). Переход этих гибридов к однополости объясняется неизбежными нарушениями

у них гематообразование при конъюгации в мейозе нетождественных родительских хромосом, что в свою очередь нарушает оплодотворение.

Попробуем теперь оценить степень доказательности указанных фактов. Прежде всего очевидна неубедительность многочисленных примеров «включения полезной мутации в норму», используемых синтетической теорией эволюции, поскольку под мутациями здесь в действительности подразумеваются уже сложившиеся адаптивные морфы или экотипы, стабилизированные в данное время (или в данной популяции) на низком частотном уровне, — например «мутации» меланизма у грызунов или жилкования крыльев у земляных ос [244, 2519]. Их дальнейшая экспансия означает просто перераспределение частот фенотипов в полиморфных системах. О предыстории таких «мутантных» фенотипов мы ничего не знаем; там же, где она известна хотя бы отчасти (как в случае меланистической морфы у бабочки *Biston betularia*), факты говорят об их постепенном (а не скачкообразном) формировании [1181].

Наибольший интерес для решения нашей проблемы представляют явления параллелизма между аномалиями и нормальными признаками у разных таксонов. Исследователи, усматривающие в этом доказательство скачкообразного возникновения новых форм, не учитывают, однако, что подобие или тождество двух фенотипов не означает здесь ни их одинаковой устойчивости в популяциях, ни идентичности способов их онтогенетической реализации. С точки зрения представлений о пространстве (ландшафте) системы развития ([1180, 2441], рис. 25, 26, 31, *a—в*, ср. 7.3) эти способы глубоко различны. Аномалия соответствует индивидуальному отклонению развития от канализированного пути (см. рис. 31, *б*), означающему снижение его устойчивости, а значит, и воспроизводимости конечного результата. Напротив, эволюционный сдвиг в пользу того же фенотипа есть результат постепенной перестройки самого ландшафта системы, ведущего к стабилизации прежней абберративной траектории. Этот сдвиг суммируется из ряда более мелких шагов, каждый из которых связан с небольшим отклонением развития и его последующей стабилизацией, создающей основу для нового подобного шага (см. рис. 31, *а*).

В соответствии с этой моделью в онтогенетических системах между нормой и выраженной аномалией (прообразом возможного эволюционного изменения) обычно в самом деле существует ряд непрерывных или дискретных промежуточных состояний, например последовательные градации выражения крыловой мутации *vestigial* у дрозофилы, связанные со все более ранними нарушениями онтогенеза [1650]. Поэтому приписывать, например, появление бескрылых видов насекомых скачкообразной утрате крыльев (и вообще отождествлять эволюционное изменение хода развития со скачком), значит, по меньшей мере не замечать реальных морфогенетических возможностей для постепенного

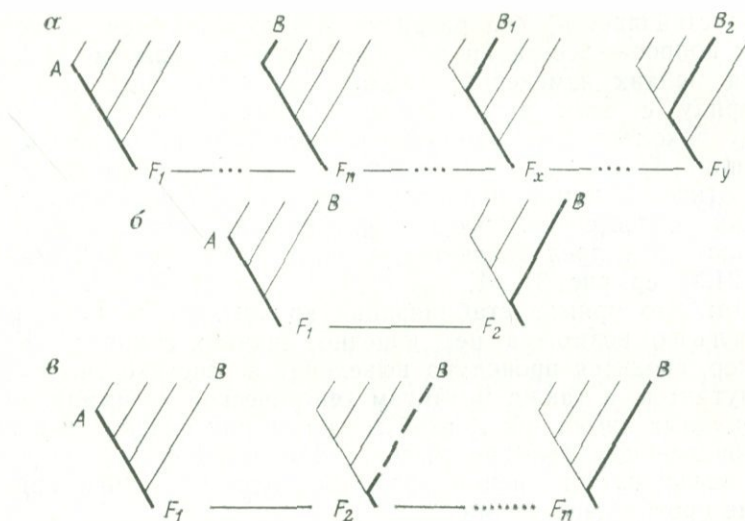


Рис. 31. Обычный (α) и гипотетические скачкотипные (β , γ) пути эволюции онтогенеза. Составил М. А. Шишкин, оригинал.

α — постепенное преобразование фенотипа A в B_2 путем смещения развития на промежуточные траектории B , B_1 и их последовательной стабилизации (соответствующие типы развития F_1 , F_n , F_x , F_y разделены рядом преобразуемых отбором поколений); β — скачкообразное уклонение от исходного пути развития A на глубокодивергентную траекторию B в ходе одной смены поколений F_1 — F_2 , без участия отбора (классическое мутационистское представление о механизме эволюции); γ — такое же, но неустойчивое скачкообразное уклонение с последующей стабилизацией его траектории путем отбора в ряду поколений F_2 — F_n (модель скачкообразной эволюции Ван Валена)

приобретения нового признака. И действительно, во многих случаях природной редукции крыльев (среди жесткокрылых) могут наблюдаться самые различные степени ее выражения — как в пределах изменчивости одного вида, так и среди видов или родов одного семейства [1650]. К тому же аналогия между эволюционной и аномальной (мутантной) редукцией нередко оказывается достаточно поверхностной и на деле осложненной многими адаптивными изменениями в нормальном типе, как показывает, например, строение рудиментов крыльев у мухи *Amalopteryx maritima*, параллелизуемой Р. Гольдшмидтом с мутацией vestigial у дрозофилы [806].

Все сказанное относится и к специальным случаям подобных параллелизмов, связанных, например, с изменением числа нормальных органов. Мутантные и экзогенные аномалии такого типа обычно также показывают самые разные градации выражения, причем они могут выражаться асимметрично на разных сторонах тела — например, удвоение крыльев у дрозофилы, полимастия и полидактилия у млекопитающих и т. д. [30]. Поэтому трудно усмотреть здесь какие-либо доказательства скачкообразных изменений.

Как уже отмечалось, становление всякого эволюционного новшества неизбежно связано с отбором на канализированность

(помехоустойчивость) его развития. Однако остается нерассмотренным вопрос — всегда ли оно идет путем накопления и фиксации мелких изменений, задевающих конец онтогенеза, или же наряду с этим возможна непосредственная стабилизация (в ряду поколений) резкого одноактного раннеонтогенетического отклонения? Такая постановка вопроса как будто бы примиряет два противоположных подхода, совмещая крупномасштабность изменения с постепенностью его закрепления в ходе отбора, как это, в частности, предполагается упомянутой гипотезой Л. Ван Валена ([2420]; ср. рис. 31, в).

В том, что прямая стабилизация крупных аномалий принципиально возможна, нет, конечно, никаких сомнений. К ней, например, сводится процедура выведения в генетике «чистых линий» мутантов, а также механизм генетической ассимиляции индуцированных аномалий. К этой же категории явлений относятся и многочисленные примеры выведения новых сортов и пород на основе внезапных отклонений, традиционно используемые как возражение против дарвинизма.

Однако все эти примеры, в сущности, подчеркивают одно и то же: поразительный контраст между возможностью стабилизации крупных аномалий при искусственном отборе и отсутствием или редкостью достоверных случаев такого рода в естественных условиях. Причины этого достаточно понятны. Нарушение адаптивного фенотипа, порождаемое глубокой девиацией развития, в общем случае имеет шансы сохраниться и стабилизироваться лишь при одновременном резком и необратимом специфическом изменении внешних условий, дающем такой аномалии адаптивное преимущество. Вероятность подобного события очень мала. Такие ситуации пытались моделировать экспериментально, например, культивируя смешанные популяции дрозофилы в условиях постоянного ветра, когда крыловые мутанты, не способные летать, получали преимущество и вытесняли сдуваемых нормальных особей [1731]; подобные же явления отмечались и в узко локальных сезонных очагах в природе [2]. Однако эти наблюдения имеют не большую доказательную силу, чем любые случаи искусственной или вообще кратковременной в исторических масштабах селекции. Отбор в пользу любого фенотипа стабилизирует последний лишь применительно к условиям отбора; их исчезновение неминуемо ведет к расшатыванию и утрате этого фенотипа в последующих поколениях. Чтобы понять, насколько природная норма, сбалансированная по отношению к сложному комплексу условий, устойчивее временно стабилизированной аномалии, достаточно вспомнить многократно отмечавшиеся генетиками факты возвращения или приближения «чистых линий» мутантов к нормальному фенотипу при разведении их в свободной культуре или перенесении в природную среду [243, 707]. Отбор в исторически типичных условиях, таким образом, легко сводит на нет эпизодическое закрепление онтогенетических девиаций, лишая его эволюционной перспективы.

Следующий важный вопрос касается возможности скачкообразных изменений через посредство полиплоидии и гибридизации. Наименее значимой в этом плане следует считать автополиплоидию. Если в норме она связана с изменением кариотипа гамет, то это еще не доказывает, что именно так она и возникает в эволюции. Как у животных, так и у растений часто встречается соматическая автополиплоидия (эндополиплоидия), обусловленная изменениями митоза и закономерно охватывающая определенные ткани и органы, преимущественно в конце их развития [979]. Она может проявляться в соматических клетках и как обычная вариация, например, у потомства самок шелковичного червя, искусственно стимулированных к партеногенезу [31].

Поэтому случаи спонтанного появления полиплоидных гамет в природе не могут приниматься априори за достоверную модель эволюционного события. С не меньшей вероятностью мы можем считать, что кратное увеличение гаметного генома, наблюдаемое при типичной автополиплоидии, является в действительности не причиной ее, а, наоборот, конечным этапом ее эволюционного становления. В этом случае она должна сначала возникать митотически на поздних стадиях развития диплоидной формы и лишь затем сдвигаться в поколениях в глубь онтогенеза вплоть до зародышевых клеток.

Единственной очевидной возможностью преобразований, основанных на внезапном изменении типичной структуры зародышевой клетки (зиготы), является межвидовая гибридизация. Однако с точки зрения результата развития это событие в действительности не доказывает ни онтогенетического скачка, ни тем более создания какого-то новшества. Всякое нарушение нормального развития — вызвано ли оно абиотическим фактором, или влиянием чуждой гаметы — означает дестабилизацию, т. е. снижение жизнеспособности. Поэтому теоретически наибольшие шансы закончить развитие и дать нормальное потомство имеют те из гибридных особей, у которых ход онтогенеза остается предельно близким к одному из родительских вариантов, тогда как влияние противоположной гаметы низведено до уровня регулируемой помехи. Иначе говоря, отбор должен вначале благоприятствовать особям, фенотипически максимально близким к одному из родителей.

Косвенным подтверждением этих представлений служат многочисленные экспериментальные факты, показывающие, что ранний эмбриогенез у межвидовых гибридов (иглокожие, рыбы, амфибии) протекает обычно целиком по материнскому типу [357]. Очевидно, что чем позднее это доминирование нарушается, тем менее дестабилизированным оказывается итог развития. Следует добавить, что и при нормальном оплодотворении у огромного большинства животных раннее развитие (иногда вплоть до гастротрулы) контролируется исключительно организацией материнской клетки, причем начальный этап функционирования диплоидного генома, по-видимому, сводится лишь к синтезу продуктов,

уже существующих в этой клетке [333]. Все это заставляет думать, что у природных гибридных видов сохранение фенотипической близости к одному из родителей (описанное для ряда случаев) может служить существенным указанием в пользу их недавнего возникновения. Вероятное отсутствие скачка при формировании гибридных видов у животных касается не только их морфологии, но и пути перехода к типичному для них однополуму размножению. В природе сохраняются зафиксированными различные стадии этого перехода, а именно, гибридогенез (скрещивание гибридов с самцами родительского вида, с последующим уничтожением мужского генома в оогенезе дочерних особей [111]) и гиногенез, где роль отцовской гаметы сведена лишь к стимуляции развития. Мы видим, что механизм включения развития лишь постепенно освобождается здесь от необходимости акта оплодотворения, делая существование гибридной формы все более независимым от контакта с родительскими видами.

Огромное различие в частоте случаев гибридного видообразования у животных и растений, несомненно, заключается в большей пластичности способов размножения у последних [31, 378]. Растительные гибриды через развитие соматической полиплоидии могут дать вегетативным путем обоеполое аллополиплоидное потомство, способное к нормальному гаметообразованию и продуктивному скрещиванию [269]. Напротив, для гибридов животных подобная возможность крайне затруднена, поскольку их существование поддерживается либо возвратным скрещиванием с родителями, либо однополым размножением. Ни в том, ни в другом случае не возникает эквивалентного по кариотипу полового партнера. Поэтому неудивительно, что двуполоая аллополиплоидия у животных до сих пор достоверно неизвестна за пределами эксперимента [31, 111].

Проведенный обзор показывает отсутствие сколько-нибудь убедительных доказательств в пользу скачкообразной эволюции онтогенеза. Все приводившиеся с этой целью доводы основаны так или иначе на смещении в сознании исследователей продуктов эволюции с ее сырым материалом (истолкование адаптивных морф в качестве «мутаций», отождествление нормального развития с абберративным, отождествление дискретности нормальных фенотипов с онтогенетическим скачком между ними и т. д.).¹ Верно лишь то, что многие изменения в механизме онтогенеза или в структуре зародышевой клетки создают потенциальную возможность для ускоренного преобразования взрослой организации у потомков, но само оно осуществляется лишь путем последовательной стабилизации в ходе отбора. Среди «подготавливающих» изменений такого рода наиболее специфический случай составляет, несомненно, межвидовая гибридизация, получившая массовое распространение в мире растений. Но поскольку, как мы видели, сама по себе она не доказывает одновременного уклонения взрослой стадии за рамки одного из родительских фенотипов, то возникает вопрос — действительно ли специфика он-

тогенеза у растений облегчает для них возможность скачкообразной эволюции, как это принято считать?

Этот взгляд кажется сильным упрощением. Систематика растений была бы невозможна, если бы их виды не обладали в общем случае определенной устойчивостью, которая и является выражением саморегуляции их онтогенеза. Последняя же как раз и представляет собой механизм, направленный на эффективное погашение ранних аберраций. Слабая морфогенетическая интегрированность растений, обычно подчеркиваемая как фактор, способствующий их сальтационной эволюции, в действительности играет здесь несколько иную роль. Чем менее интегрирована данная система, тем менее контрастны в ней различия между равновесным состоянием и отклонениями от него и тем более длителен для нее период восстановления нарушенного равновесия. В применении к живым системам это означает, что у растений отклонения от равновесного фенотипа (нормы) оказываются относительно «терпимыми» (жизнеспособными) в более широких пределах, чем у животных, и могут дольше удерживаться в поколениях.

Поэтому масштабы уклонений, для которых потенциально возможно закрепление отбором, у растений значительно шире. Иначе говоря, здесь возрастает вероятность случаев эволюции по схеме Л. Ван Валена — путем стабилизации относительно ранних аберраций. Эти случаи, однако, не означают девиации в общепринятом смысле, поскольку возникающие уклонения составляют здесь лишь сырой материал для создания устойчивой нормы в последующих поколениях. Тем более это не меняет общих закономерностей, рассмотренных нами ранее.

Сравнительный анализ приводит многих ботаников к выводу о преобладании в эволюции онтогенеза растений конечных изменений и о вторичном распространении их на более ранние стадии [2322, 2518], как это имеет место и у животных. К этому надо добавить, что сама по себе возможность утилизации отбором относительно ранних уклонений у растений еще не означает, что она доказана фактически. Наблюдая аномалии развития, мы не можем судить об их эволюционной судьбе; в то же время для уже возникших видов исходный тип развития никогда не может быть установлен вполне достоверно.

О НЕКОТОРЫХ ПРИМЕРАХ «СКАЧКООБРАЗНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ»

Рассмотрим подробнее некоторые из перечисленных ранее явлений, используемых для доказательства эмбриональных скачков и относящихся к преобразованиям в рамках уже существующих структур.

Изменения в числе. Сюда относятся классические архаллакисы А. Н. Северцова (увеличение числа метамеров тела у змей, изменение иннервации брюшных плавников у костистых рыб) и

инные примеры — изменение числа щупалец у *Cnidaria* и т. д. [2141]. Признание в этих явлениях эмбриональных скачков основывается на убеждении, что подобные структуры по своей природе могут возникать лишь дискретно и эмбрионально, как, например, новые сегменты тела у змей по мере его филетического удлинения [928].

В действительности мы снова видим здесь неоправданную параллелизацию хода нормального развития с историческим событием. При этом не учитывается, что на популяционном уровне объектом вариаций является не только число метамерных структур, но и время их закладки, а также длительность проявления. Отсюда очевидны две возможности возникновения таких структур, не отражаемые непосредственно в итоговом онтогенезе: 1) новый метамер может развиваться эмбрионально как регулируемая (временная) вариация, которая в последующих поколениях сохраняется все дольше, пока не переходит, наконец, во взрослое состояние; 2) допустимо думать, что у рептилий время завершения сегментации в хвостовом отделе (где она наступает позднее всего) может варьировать, вплоть до индивидуального появления лишнего метамера в постнатальный период (в филогенезе эта вариация стабилизируется и эмбрионализируется); в пользу этого говорят соотношения у амфибий, у которых число хвостовых метамеров может в норме резко возрастать уже после метаморфоза [2014].

Перенос половых признаков на противоположный пол. Это явление встречается в норме у многих животных, и обычно полагают, что оно происходит в эволюции скачкообразно [1174]. По мнению И. И. Шмальгаузена, более общим правилом является внезапное появление таких «заимствованных» признаков в эмбриональном периоде и лишь затем переход их у потомков во взрослое состояние. В то же время для многих случаев им фактически признается одномоментная перестройка всего развития — появление самцовой окраски у самок насекомых, ящериц, птиц и т. д. [см. 1192]. Механизм переноса объяснялся на основе данных по морфогенезу вторичных самцовых признаков у птиц, показывающих зависимость их детерминации от чувствительности тканей к уровню концентрации мужского (стимулирующего) и женского (тормозящего) гормонов. И. И. Шмальгаузен полагал, что эволюционная стабилизация исходно самцовых признаков, связанная с повышением их чувствительности к действию активирующих факторов и одновременной автономизацией от влияния тормозящих факторов, в конце концов приводит к тому, что концентрации этих веществ у самок делают для них возможной формообразовательную реакцию по самцовому типу, что и вызывает у них скачкообразное изменение.

Между тем вызывает возражения само представление о скачкообразности такого переноса. И. И. Шмальгаузен видит ее доказательство в том, что в популяциях многих видов среди самок типичного облика встречаются с той или иной частотой особи

с признаками другого пола — например, самцовая окраска у ряда насекомых, рептилий и птиц; рогатые особи среди безрогих самок копытных и т. д. Но, как уже было сказано, подобные «мутанты» могут представлять собой относительно стабилизированные адаптивные типы внутри полиморфных систем. Спорадичность их проявления нельзя отождествлять со скачкообразностью эволюционного возникновения. Кроме того, множество наблюдений показывает, что переносимые половые признаки могут обнаруживать все градации в степени выражения — от едва заметных зачатков до полного развития, как, например, рога самок у разных видов антилоп или матка у самцов дельфина *Phocaena communis*. Потенциальная способность любой зиготы к реализации обоих полов, а также различных морфологических переходов между ними («интерсексов») показана многими экспериментальными исследованиями, в особенности по межрасовым скрещиваниям — у шелковичного червя, бесхвостых амфибий и т. д.; при этом чем менее значительно отклонение в сторону противоположного пола, тем более поздние стадии развития оно задевает [29, 257].

Все это показывает, что механизмы детерминации половых признаков обеспечивают возможность постепенного перехода между крайними альтернативами и что она действительно реализуется в эволюции путем последовательного накопления и закрепления промежуточных вариаций. Данный процесс может быть сопряжен с поздними онтогенетическими изменениями, которые затем углубляются в поколениях по мере усиления отклонения взрослого признака в сторону противоположного состояния (рис. 32). Или же, наоборот, переносимый признак обнаруживается сначала как временное отклонение раннего развития, а затем постепенно «всплывает» во взрослую стадию.

Не подлежит сомнению, что явление переноса половых признаков существует так же давно, как и сам половой диморфизм. А поскольку половые признаки по своему происхождению свя-

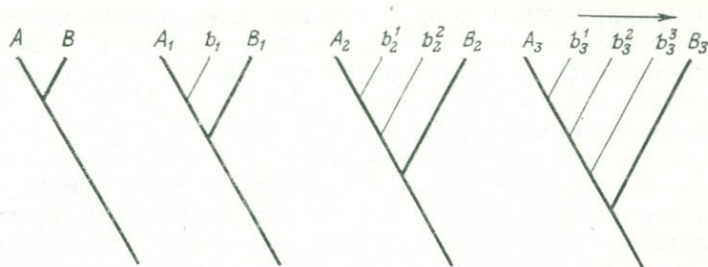


Рис. 32. Эволюционное расширение спектра промежуточных отклонений b_1 , b_2 , b_3 по мере эмбрионализации развития альтернативных половых признаков A и B и углубления онтогенетической дивергенции между ними — до состояний A_3 и B_3 . Составил М. А. Шишкин, оригинал.

Непосредственный скачок от A_3 к B_3 возможен лишь как аномалия развития; эволюционно значимое изменение в направлении B_3 осуществляется лишь через последовательную стабилизацию промежуточных отклонений (показана стрелкой)

заны со взрослой стадией, то и древнейшие их нарушения должны были ограничиваться поздним онтогенезом. По мере филетической эмбрионализации, углубляющей дивергенцию между двумя альтернативными вариантами осуществления полового признака, все более расширяется спектр возможных нарушений выбора между ними. Чем раньше в онтогенезе наступает такое аномальное уклонение, тем больше его результат фенотипически приближается к противоположному нормальному состоянию (см. рис. 32). Нет никаких оснований думать, что эволюция идет путем непосредственного закрепления наиболее крупных из этих аномалий; факты по изменчивости выражения переносимых признаков говорят об обратном. Вместе с тем эмбрионализация развития полового признака создает условия для формирования в его раннем морфогенезе временных аберраций в сторону противоположного пола (таких, как, например, провизорная закладка яйцеводов у самцов млекопитающих).

Таким образом, наиболее вероятно, что эволюционный перенос половых признаков осуществляется путем последовательного закрепления и суммирования отбором небольших уклонений, начинающихся либо непосредственно с исходного взрослого состояния признака, с последующим распространением изменения на предыдущие стадии, либо с одной из ранних стадий, изменение которой может в дальнейшем постепенно перейти в дефинитивное состояние путем фетализации.

Возникновение зеркально-симметричных вариантов. Подобные инверсии, в особенности появление отдельных левозакрученных особей среди гастропод с типичной правозакрученной раковиной (или, реже, наоборот) — один из популярных примеров «архаллаксиса» [359, 2141; 2287]. Различие между двумя вариантами прослеживается здесь с первых же дроблений и может детерминироваться еще в материнском яичнике; скрещивание таких форм дает простое менделевское расщепление [2343]. Морфологические переходы между этими двумя типами невозможны, и обычно принимается, что один возникает из другого путем мутации. Так объясняют появление у гастропод левозавернутых форм.

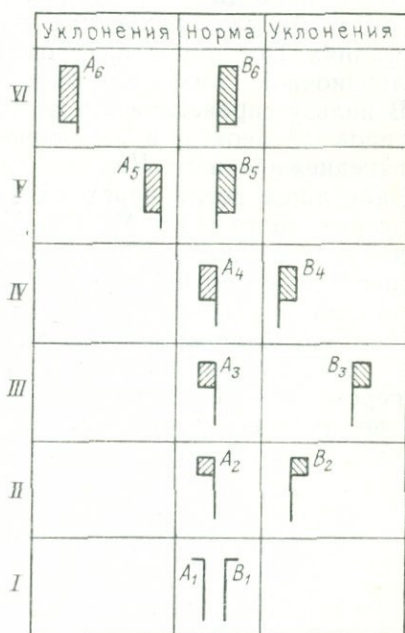
На самом деле, однако, здесь нет ничего, что говорило бы о скачкообразных эволюционных изменениях. Наличие правильного расщепления ясно указывает, что речь идет о сложившейся полиморфной системе, и вопрос состоит в том, как исторически она возникла. Само по себе наличие право- и левозакрученности (и соответствующих типов асимметрии внутренних органов) — есть следствие конического (турбоспирального) навивания раковины, которое возникло у древнейших гастропод из симметричного планоспирального навивания [61, 1997]. Естественно считать, что исходным материалом для такого изменения послужили незначительные отклонения устья раковины от плоскости спирали и что лишь в последующих поколениях этот процесс стал захватывать все более ранние обороты, вплоть до макушки, соответствующей личиночному протоконху.

Уже первые неустойчивые отклонения такого рода неизбежно должны были осуществляться в двух вариантах — «правом» и «левом», причем их адаптивная ценность едва ли могла заметно различаться (рис. 33). Каждый шаг стабилизации этих отклонений в ходе отбора открывал путь к их дальнейшему усилению благодаря постепенному увеличению амплитуды возможных для них новых вариаций. Таким образом, могло идти параллельное преобразование двух зеркально-симметричных морф и углубление онтогенетической дивергенции между ними (см. рис. 33, I—VI). Реально в эволюции отдельных филумов (или на отдельных ее отрезках) частота одной из таких морф обычно остается очень низкой, что означает ее меньшую адаптивную ценность и недостаточную стабилизацию ее онтогенеза. Но, очевидно, всегда сохраняется потенциальная возможность для усиления отбора в пользу этой морфы (при соответствующем изменении условий) и перехода ее тем самым в статус основной нормы. Вероятный пример таких преобразований показывает для кайнозоя Англии морская гастропода *Trophon antiquum*, у которой в плиоцене в условиях относительно теплого климата преобладала левозавернутая форма, тогда как ныне доминирует правозавернутая [2419]. Пространственные изменения частот двух соответствующих морф известны у ряда современных видов (например, *Fruticicola lantzi* [218]).

Все это позволяет предполагать, что перераспределение адаптивных ролей между двумя типами навивания раковины является не только обратимым процессом, но и происходит на фоне их не-

Рис. 33. Козволюция двух возможных симметричных состояний фенотипической нормы (на примере право- и левозавернутости у гастропод). Составил М. А. Шишкин, оригинал.

I—VI — последовательные исторические этапы; A_1 — A_6 , B_1 — B_6 — последовательные стадии эволюции и эмбрионализации развития альтернативных морф (A и B). Заштрихованы отрезки онтогенеза, следующие за моментом дивергенции двух типов развития. Новый адаптивный признак (A—B) возникает в виде двух слабых и неустойчивых противоположных отклонений взрослой стадии на этапе I, усиливающихся и ускоряющихся в процессе дальнейшей эволюции этапы II—VI. Сужение нормы в пользу стабилизируемого варианта A ведет к снижению частоты симметричной ему морфы B, сохраняющей пониженную устойчивость осуществления (наследования, II—IV). Последующий сдвиг нормы в сторону морфы B стабилизирует ее и дестабилизирует фенотип A (V—VI).



прерывной параллельной эволюции. По мере углубления и спрямления онтогенетических преобразований, связанных с диссиметризацией внутренних органов в этих двух альтернативных вариантах, их дивергенция должна была начинаться в развитии все раньше, пройдя в итоге путь от дефинитивной стадии у билатерально-симметричного предка до первых фаз дробления у потомков.

Таким образом, наличие у гастропод двух глубоко дискретных типов развития с наибольшей вероятностью может рассматриваться как итог их постепенного исторического становления. Их предопределенность в яйце говорит об эволюционном скачке не больше, чем хромосомная детерминация пола в зиготе говорит о скачкообразном происхождении полового диморфизма.

Изложенная картина возникновения диморфизма раковины на основе планоспиральной организации взрослого предка требует некоторых дополнительных обоснований. В развитии асимметрии тела гастропод выделяют два основных момента: 1) торсионный процесс, т. е. поворот раковины с внутренностным мешком относительно головы и ноги на 180° и 2) приобретение раковиной турбоспиральной формы и отведение оси ее навивания назад, что вызывает одностороннюю редукцию парных органов. Независимо от того, развивались ли эти изменения синхронно или последовательно, есть все основания связывать их начало с переходом взрослого предка от пелагического обитания к жизни на дне [61, 430, 1997]. Весь ход развития гастропод несет на себе признаки филетического ускорения — «адьюльтации» [1785], приведшего к появлению зачатков ряда взрослых органов (нога, радула, раковина) на личиночных или эмбриональных стадиях. Поэтому и приуроченность торсионного процесса к концу личиночной жизни логично связывать с таким же сдвигом. В пользу справедливости этого мнения говорит сравнение разных типов личинок и в особенности соотношения у примитивного переднежаберного *Haliotis*, где вторая фаза скручивания наступает лишь после перехода к обитанию на дне и продолжается весьма долго [430]. Мнение У. Гарстанга [1624] о том, что скручивание возникло еще у личинок как результат мутации, вызвавшей одностороннюю редукцию мышц, представляет собой типичный пример отождествления истории возникновения признака с его специализированным морфогенезом¹.

Все это позволяет считать, что сопутствовавший скручиванию переход к турбоспиральному типу навивания (а с ним и появление двух его зеркальных вариантов) начал впервые формироваться на поздних стадиях развития планоспирального предка.

¹ Другое возражение против взрослого происхождения скручивания [695], указывающее на невозможность втягивания тела в раковину при наличии перекреста первично парных мускулов, основано на представлении, что торсионный процесс осуществлялся у предка сразу же во всей полноте. Между тем речь должна идти о его постепенном филетическом усилении, параллельно с редукцией одного из мускулов.

Приведенные данные показывают, что реальная возможность эволюционных изменений на основе онтогенетических скачков крайне мала и при этом, вопреки распространенным представлениям, не имеет достоверных фактических доказательств. Однако из этого вовсе не следует, что эволюция имеет монотонный (градуальный) характер. Дело обстоит как раз наоборот. Каждый элементарный шаг в изменении адаптивной организации является результатом двух событий: 1) дестабилизации прежнего фенотипа, ведущей к отклонениям позднего онтогенеза (повышению изменчивости) и 2) стабилизации одного из таких отклонений в качестве новой нормы. Следовательно, на этом уровне рассмотрения эволюция предстает как постоянное чередование фаз устойчивости и неустойчивости (снижения адаптивности) или соответственно фаз персистирования и направленного изменения ([1180, 1181]; см. 7.3). Отбор направлен на поддержание первых, пока они сохраняют свое адаптивное значение, и скорейшее преодоление вторых. В этом смысле эволюция всегда прерывиста, ибо переход между двумя стабильными состояниями невозможен без снижения стабильности в промежутке. На макроэволюционном уровне этот механизм сдвига нормы служит основой как для постепенных («филетический градуализм»); так и более неравномерных по своим темпам изменений. Однако ни на макро-, ни на микроуровне эта качественная неоднородность эволюционного процесса не имеет отношения к онтогенетическим скачкам (девиациям) и не подтверждает их существования.

ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ И ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

8.1. СВЯЗЬ ПАЛЕОНТОЛОГИИ С ДРУГИМИ НАУЧНЫМИ ДИСЦИПЛИНАМИ

Одно время в литературе оживленно обсуждался вопрос, является ли палеонтология «служанкой» геологии. Обсуждение этого вопроса, скорее, было не столкновением противоположных точек зрения, а процессом самоутверждения палеонтологии, осознанием ее собственных проблем, места в системе научного знания и организационных форм ее существования. Теперь, когда дискуссия окончилась, хорошо видно, что сам вопрос был сформулирован неточно.

В общей системе научного знания разные дисциплины находятся в тесном взаимодействии, «обслуживают» друг друга. При этом они просто не могут существовать друг без друга. Именно в таких отношениях взаимной обусловленности находится палеонтология с геологией и различными областями биологии. Под «практическим» значением палеонтологии можно понимать ее роль и в общей практике научного познания и в непосредственной производственной деятельности человека. В последнем случае можно говорить об утилитарной (прикладной) роли палеонтологии.

Кроме того, надо различать практическое значение собственно палеонтологии, получаемых ею данных и значение палеонтологических объектов для научной и производственной практики. Например, когда на основе сделанных палеонтологией выводов строится геологическая карта, то здесь находит практическое приложение именно палеонтологическое знание. В то же время можно использовать раковины моллюсков для палеотемпературных измерений. В этом случае роль палеонтологического знания ограничена помощью в выборе палеотемпературного объекта-индикатора, для собственно палеотемпературного анализа палеонтологические знания могут быть не нужны. Однако такое разделение двух сторон практического применения палеонтологии имеет, скорее, теоретическое значение. На практике в большинстве случаев они реализуются параллельно.

В науках о Земле палеонтологические объекты выступают как различные индикаторы: хронологических соотношений вмещающих пород; первичных пространственных соотношений участков зем-

ной коры; условий окружающей среды; обстановок седиментации и др. Результаты исследований соответствующих наук (биостратиграфии, палеобиогеографии, палеоэкологии и др.) прямо или косвенно используются практически во всех областях геологии.

БИОСТРАТИГРАФИЯ

Можно с уверенностью утверждать, что связь стратиграфии с палеонтологией и геологией оказалась решающей для становления всех этих наук в начале прошлого века (см. Введение). И в дальнейшем их взаимодействие было столь же тесным, хотя характер его менялся по мере того, как осознавались, с одной стороны, все новые возможности палеонтологического метода в стратиграфии, а с другой стороны,— все новые его ограничения. Как это обычно бывает в науке, развитие метода постепенно приводило к его перерастанию в самостоятельную исследовательскую дисциплину с собственными интересами, целями и собственным понятийно-терминологическим аппаратом. Именно так произошло перерастание палеонтологического метода в научную дисциплину — биостратиграфию. Процесс институционализации биостратиграфии привел не только к положительным, но и к отрицательным следствиям: некоторому отрыву биостратиграфических исследований от нужд практической стратиграфии и преувеличению роли палеонтологических критериев при установлении объема и ранга стратиграфических подразделений.

Литература, посвященная истории биостратиграфии, ее методам, принципам и значению для геологии, весьма обширна [527, 575, 646, 839, 1017, 1357]. Из анализа литературы хорошо видно, что через всю историю биостратиграфии проходит непрерывное стремление повысить дробность стратиграфических шкал, расширить области их применения. С другой стороны, мы видим, как это стремление непрерывно наталкивается на ограничения, связанные с дефектами разрезов, неполнотой палеонтологической характеристики слоев и латеральной изменчивостью геологических тел. Объективные трудности биостратиграфического исследования дополняются субъективностью мнений, ошибками в интерпретации материала. Поэтому история биостратиграфии — не победоносное беспроблемное шествие палеонтологического метода, а трудный и противоречивый поиск, в котором крупные достижения чередовались с не менее крупными ошибками, под влиянием которых эйфория нередко сменялась скептическим, а порой и нигилистическим отношением к возможностям и значению биостратиграфии и палеонтологии для решения геологических вопросов. Осознание того, что палеонтология не дает автоматического инструмента для немедленного и однозначного решения стратиграфических проблем, важно и сейчас для правильного отношения к биостратиграфии и для корректного использования получаемых ею результатов в стратиграфической (и вообще геологической) практике.

Потребности практики с самого начала поставили перед биостратиграфией ряд задач: детальное расчленение осадочных толщ; обеспечение протяженности стратонов; совершенствование общей стратиграфической шкалы. На решение этих задач биостратиграфия и те палеонтологические исследования, которые ей подчинены, нацелены до сих пор.

Детальное расчленение осадочных толщ. Высокая детальность расчленения разрезов, по палеонтологическим данным, была достигнута еще в середине прошлого века А. Оппелем путем тщательного изучения распространения ископаемых в разрезе и на площади, а также особого внимания к точным уровням первого появления каждой формы в разрезе. С тех пор разработанный А. Оппелем метод служил основным инструментом при детальном расчленении разрезов, хотя всегда имел ряд ограничений: недостаточное количество и неравномерное распределение фоссилий в породах; широкое стратиграфическое распространение таксонов; трудности их распознавания и получения достаточно длинных последовательностей комплексов фоссилий. На преодоление этих лимитирующих факторов и направлена основная часть биостратиграфических исследований: поиск любых органических остатков во внешне немых слоях; уточнение систематики таксонов с целью сужения их стратиграфического диапазона и надежной диагностики; поиск все более полных и протяженных разрезов. Успехи биостратиграфии на этом пути очень велики. Круг таксонов, используемых для биостратиграфических целей, непрерывно возрастает [363] в основном за счет обращения к разным микрофоссилиям вследствие разработки все новых методов их извлечения из пород и систематизации. Этот путь развития биостратиграфии стимулирует таксономические и морфологические исследования, технику палеонтологических работ.

Опыт последних десятилетий убеждает в том, что практически в любой осадочной породе, даже достаточно сильно метаморфизованной, удастся отыскать какие-либо органические остатки, пригодные для биостратиграфических целей [112, 839]. Все дело в том, чтобы использовать в достаточном объеме правильные методы поисков и извлечения фоссилий, вовлечь в анализ любые получаемые остатки. Эти биостратиграфические исследования прямо влияют на решение многих важных вопросов геологической и геологоразведочной практики: синонимизму угольных пластов; прослеживание толщ, содержащих разные полезные ископаемые; точную синхронизацию, геологических событий, необходимую для установления их причин, и т. д.

Обеспечение протяженности стратонов. Собственно расчленение единичных разрезов может быть выполнено с любой степенью детальности. В биостратиграфии детальность расчленения осмыслена лишь тогда, когда выделенные подразделения прослеживаются на площади, служат для сопоставления удаленных разрезов. При сохранении литолого-фациальной специфичности слоя или стратона его прослеживание не вызывает трудностей,

особенно если использовать комплекс палеонтологических, литологических и других признаков [839, 1017]. Однако на практике всегда приходится сталкиваться с большей или меньшей латеральной изменчивостью и самих осадочных толщ, и содержащихся в них комплексов фоссилий. Соответственно возникает задача сопоставления разнофациальных и разнопровинциальных разрезов. Эта задача решается разными способами — например, последовательным изучением переходных разрезов, привлечением фоссилий, зависимость которых от фациальной и провинциальной приуроченности пород минимальна. Так, для сопоставления разнофациальных толщ девона и последующих систем особенно продуктивно использование палинологического анализа [674].

Весьма эффективно обращение к различным палеоэкологическим методам, позволяющим распознать в пространственно разобщенных экосистемах последовательность перестроек, связанных с общими регионально неспецифичными факторами (например, с последовательными эпизодами похолоданий и потеплений). Этот — палеоэкосистемный (или экостратиграфический) — метод интерпретации стратиграфической расчлененности толщ и сопоставления разнофациальных и разнопровинциальных разрезов несравненно более трудоемок, чем прямое использование таксономических маркеров («руководящих ископаемых»), но имеет гораздо больший диапазон применения и является единственно возможным в условиях пестроты фаций, а также при необходимости распространения детальных стратиграфических шкал за пределы отдельных биот [527, 655].

Сведения, получаемые при последовательном применении экостратиграфического анализа, могут быть использованы не только для корреляционных и других стратиграфических целей, но и для палеогеографических, палеотектонических и палеоклиматических реконструкций — как региональных, так и глобальных.

Совершенствование общей стратиграфической шкалы. Хотя все подразделения общей (международной, стандартной) шкалы имеют региональные прототипы и первоначально устанавливались по комплексу палеонтологических и литологических признаков [575], обнаружили стабильность и стали стандартными только те стратоны, у которых палеонтологическое обоснование было достаточно полным и подходящим для широкого прослеживания [657]. Преимущественная опора на палеонтологические признаки создала представление, что стратоны общей шкалы имеют не только палеонтологическое обоснование (при первоначальном выделении и последующем использовании), но и глубокую палеонтологическую природу, т. е. отражают прежде всего этапы развития органического мира [1117, 1175]. Иными словами, подразделения общей шкалы (хроностратиграфические) — это, по сути, биостратиграфические подразделения. Так исчезло традиционное для стратиграфии и характерное для периода ее становления представление об индикационной, маркерной роли фоссилий при выделении и прослеживании стратонов.

На заре развития стратиграфии стратоны общей шкалы воспринимались как естественные геологические тела, отражающие этапы развития региона или всей планеты. Фоссилии служили не столько для выделения, сколько для распознавания стратонов в разобщенных разрезах. Однако в дальнейшем акценты сместились. По мере того как росла латеральная протяженность стратонов и увеличивалась пестрота их геологической характеристики, все ярче выступало значение фоссилий для распознавания стратонов. В конце концов создалось впечатление, что стратоны общей шкалы — это палеонтологические (и только палеонтологические) подразделения.

Между тем нужды геологической практики не могли быть удовлетворены только стратонами общей шкалы. Когда в регионе их выделить не удавалось, то приходилось выделять стратоны региональные и разрабатывать региональные же шкалы, соотношение которых с общей шкалой оставалось недостаточно определенным. Все это создавало впечатление о разобщенности исторического развития разных регионов. Отсюда следовало, что естественными стратонами могут считаться только региональные, при этом общая шкала — лишь некоторая условная внешняя рамка для реальной геологической истории мозаично построенной Земли [575]. Правда, точка зрения на общую шкалу как на отражение естественной этапности в эволюции Земли и жизни на ней продолжала удерживаться [674, 1018]. Так возникла давно обсуждаемая проблема соотношения общих и региональных (включая местные) подразделений.

В ходе дискуссии постепенно сложилась иная синтетическая точка зрения и на общую шкалу, и на характер ее соотношений с региональными шкалами. Речь идет о направлении, которое иногда называют «событийной» стратиграфией — *event-stratigraphy* [134, 1127, 1128], хотя в принципе оно ничем не отличается от каузальной стратиграфии [527] или палеоэкосистемного [518, 646] и геосистемного [539, 646] подходов. Принципиальной разницы нет также между событийной стратиграфией и экостратиграфией, если не считать территориальных различий между обычными сферами их применения (событийную стратиграфию связывают с Землей в целом, экостратиграфию — с определенным регионом; принципы исследования одни и те же).

Суть приведенных направлений примерно одинакова: стратиграфические признаки (палеонтологические и любые другие) рассматривают комплексно таким образом, чтобы установить не просто смену в разрезе и на площади отдельных групп признаков, а уровни синхронных перестроек в сосуществовавших и сколь угодно удаленных друг от друга палеоэкосистемах. Эти уровни — события (*events*) или датированные плоскости (*datum planes*) — и кладутся в основу как расчленения, так и корреляции разрезов. Никаких априорных ограничений на протяженность выявляемых уровней и, следовательно, заключенных между ними стратонов не налагается. Точно так же не вводятся и

ограничения на латеральную изменчивость признаков и самих стратонов (включая их палеонтологическое содержание) и границ между ними.

В конечном счете стратиграфическая структура Земли (при абстрагировании от всех наложенных изменений) представляется как последовательность концентрических поверхностей (следов экосистемных событий-перестроек), кое-где еще неразличенных и отсутствующих в местах перерывов. В каждом конкретном разрезе или регионе эти поверхности могут быть выражены различно. Соответственно сколь угодно разными могут быть литологический состав и палеонтологическая характеристика интервала между двумя смежными уровнями. Здесь проявляется в полной мере смысл принципа хронологической взаимозаменяемости признаков, фундаментального для всей стратиграфии [646, 658].

Таким образом, в рамках предлагаемого подхода утрачивает смысл подразделение стратонов на лито- и биостратиграфические, местные, региональные и планетарные. Стратиграфия вновь обретает, хотя и на совершенно иной теоретической основе, то единство, которое ей было свойственно изначально.

Высказанное представление служит неким теоретическим идеалом стратиграфии, который не может быть немедленно осуществлен. Тем не менее исследования последних десятилетий ясно показали практичность и целесообразность именно такого пути в усовершенствовании общей шкалы, интеграции местных, региональных и различных специализированных шкал на палеоэкосистемной («событийной») основе [527, 655, 658]. С каждым годом появляется все больше данных о том, что стратиграфические границы между многими подразделениями, выделенными когда-то по палеонтологическим или региональным литологическим критериям, в действительности отражают события планетарного масштаба [659], о чем раньше просто не догадывались. Например, границам между силуром и девоном, нижним и средним карбоном, пермью и триасом, мелом и палеогеном, эоценом и олигоценом удалось поставить в соответствие крупные перестройки биосферы. Правда, часто мы не можем однозначно расшифровать природу этих перестроек и тем более указать их причины. В этом отношении показательна оживленная дискуссия о природе и причинах событий на рубеже мела и палеогена. Диапазон разногласий по этому поводу очень велик, но сомнений в том, что перед нами следы планетарной перестройки экосистем (биосферы в целом), ни у кого не возникает.

«Событийный» анализ, несомненно, служит мощным исследовательским инструментом, но он должен опираться на прочную региональную стратиграфическую, в том числе биостратиграфическую, базу. Региональные и глобальные стратиграфические исследования оказываются в тесной обратной связи. Поэтому, совершенствуя общую шкалу путем обращения к следам глобальных событий, ставя региональные границы-события в межрегио-

нальный контекст, мы не можем пренебрегать традиционными методами выделения стратонов любого вида и ранга.

Трудности составления сводных разрезов в регионах, корреляции частных и сводных разрезов, необходимость точной привязки стратиграфических признаков к конкретным геологическим телам, возможность проверки прежних наблюдений и выводов — все это заставляет сохранять на неопределенно долгий срок и географические названия геологических тел, и отдельные зональные шкалы по группам организмов, и многое другое в сложившейся стратиграфической практике. Однако в аспекте глобальной стратиграфии все это имеет лишь статус фактической базы, подготовительного материала к обобщениям.

Таким образом, палеоэкосистемный («событийный») подход в стратиграфии оказывается мощным инструментом интеграции всевозможных методов, разработанных в стратиграфии вообще и в биостратиграфии в частности. Нередко в палеоэкосистемном анализе, отождествляемом с экостратиграфией, видят лишь расширение рамок палеоэкологических исследований, нацеленных на решение стратиграфических задач в областях со сложным комплексом фаций. Все еще продолжают неосознанные попытки отделить палеонтологические признаки стратонов от всех прочих их признаков, решить все спорные проблемы стратиграфии путем лишь увеличения числа таксонов, вовлекаемых в биостратиграфический анализ, низвести роль фоссилий до формальных маркеров стратонов и их границ, раз и навсегда квалифицировать те или иные таксоны как архи- и парастратиграфические, первостепенные и второстепенные, противопоставить «палеонтологическую» общую шкалу «литостратиграфическим» местным шкалам. Подобные тенденции в современной стратиграфии весьма устойчивы. Поэтому предстоит сделать еще очень много, чтобы интегративный палеоэкосистемный подход стал не только действенным, но и повседневным инструментом в стратиграфической практике, в полной мере вошел в теоретический багаж стратиграфов.

СЕДИМЕНТОЛОГИЯ

Процесс седиментации на всех его этапах находится под постоянным влиянием живого вещества. Оно участвует в образовании и биогенной дифференциации осадочного материала, занимает ведущую роль в глобальных биогеохимических циклах. В океанах и морских бассейнах живые организмы во многих случаях определяют тип и ход осадочного процесса, что непосредственно отражается в формирующихся осадках [85]. Около половины объема осадков океана имеют органическое происхождение. В океанических районах с высокой продуктивностью, обусловленной существованием апвеллингов, у дна или в толще воды появляются бескислородные зоны, накапливаются специфические кремнисто-фосфатные осадки, содержащие большое количество органического вещества.

Экосистемы пелагиали, донные сообщества морских бассейнов и наземные фитоценозы выступают как регуляторы седиментации. Например, характерные для мангровых зарослей илстые, богатые S_{org} осадки в значительной степени контролируются этим особым типом растительности. Растительный покров суши и почва с ее богатым населением существенно влияют на сток. Наконец, благодаря биотурбации — влиянию зарывающихся и илоядных животных на донные осадки [15] — их верхние 10—15 см в современных океанах, как правило, в значительной степени гомогенизированы.

Эволюция биосферы, особенно на ранних этапах ее существования, сопровождалась изменением состава атмосферы (в частности, появлением свободного кислорода, который, как предполагают, почти целиком является продуктом фотосинтетической активности организмов) и, вероятно, океана. Эти изменения приводили к смене преобладающих типов литогенеза [1621]. Кроме того, изменения в седиментации происходили в связи с эволюцией органического мира. В частности, можно считать, что такие типы пород, как археоциатовые, криноидные, фузулиновые и нуммулитовые известняки, «вымерли» вместе с их продуцентами.

Среди осадочных пород выделяется группа биогенных образований, разделяющихся в свою очередь на коралловые, рудистовые, криноидные и прочие известняки, радиоляриты, диатомиты, спонголиты и т. д. Таким образом, литология при классификации объектов опирается на результаты палеонтологической науки.

Значительная часть донных осадков современных морей и океанов, а также древних осадочных пород — биогенные в полном смысле слова. На платформах биогенные карбонатные и кремнистые породы составляют 24,5 % общей массы осадочных пород, в складчатых областях — 20,3 % [884]. Литологическое изучение таких пород невозможно без выяснения того, остатки каких организмов участвуют в их сложении [35, 897]. В дисперсном виде органические компоненты присутствуют практически во всех типах осадочных пород. Для их распознавания (например, в шлифах) важное значение имеют палеонтологические данные о структуре и минеральном составе скелетов различных организмов.

Фациальный анализ невозможен без самого полного учета информации об особенностях среды седиментации, которую дает изучение организмов [532, 622, 1127]. Само зарождение этого научного направления, у истоков которого стоял А. Грессли, было связано с использованием палеонтологической характеристики разновозрастных, но литологически различных толщ в качестве показателя условий их накопления. Много внимания применению палеонтологических данных в этих целях уделял И. Вальтер [2453], который выделил соответствующий раздел науки под названием «геобиология».

Современный фациальный анализ опирается на обширный комплекс методов, однако палеонтологический подход по-прежнему сохраняет ведущее значение. В последнее время широко

практикуется выделение так называемых «биофаций» — пород, содержащих остатки одного или нескольких характерных таксонов. Так, для фаменского яруса верхнего девона установлен закономерный эмпирический ряд семи конодонтовых биофаций от наиболее мелководных супралиторальных к глубоководным бассейновым [2200]. Таким образом, фаціальную принадлежность пород можно определять без детальной реконструкции палеосообществ по данным лишь об одной группе организмов.

Особую роль в фаціальном анализе ныне играет ихнология. Следы жизнедеятельности различных организмов образуют в определенных обстановках характерные ассоциации и являются вполне устойчивыми показателями фаций. Ихнофоссилии позволяют различать морские и континентальные фации, а также глубину, характер субстрата и гидродинамическую активность среды (см. 3.1). Нередко мощнейшие толщи осадочных пород практически лишены телесных ископаемых, но содержат достаточно разнообразные следы жизнедеятельности, которые в таких случаях служат единственным основанием для фаціального анализа отложений на палеонтологической основе.

Особая разновидность литологического исследования карбонатных пород — микрофаціальный анализ [1074]. Распознавание микрофаций, их классификация и интерпретация опираются главным образом на результаты определения содержащихся в породе и наблюдаемых в шлифах органических остатков скелетов организмов и их фрагментов.

Диагенетические преобразования карбонатных осадков во многом обусловлены первичным химическим и минеральным составом формирующих их скелетных остатков, а также деятельностью микроорганизмов на ранних стадиях этого процесса [1390]. Например, кайнозойские рифовые известняки, сложенные в основном метастабильными арагонитовыми скелетами склерактиний, при выходе на поверхность под действием метеорных вод испытывают геологически мгновенную цементацию, сопровождающуюся растворением арагонита и переотложением карбоната в виде низкомагнезального кальцита.

Изучение микрофоссилий, главным образом спороморф и конодонтов, позволяет установить степень катагенетических изменений осадочных пород и содержащегося в них рассеянного органического вещества. Разработанные в последние годы методы дают воспроизводимые результаты, которые экономически эффективны и, несомненно, имеют большие перспективы. Показателем палеотемператур, до которых происходил нагрев морских бедных витринитом осадочных толщ, служит изменение цвета органических оболочек спор и пыльцы, а также конодонтовых элементов [820]. Эти данные используются в чисто практических целях при поисках нефти и газа, образование и сохранение которых происходит лишь на определенных стадиях катагенеза. Кроме того, применение метода индекса окраски конодонтовых элементов (ИОК) позволяет выявить разрезы древних толщ, никогда не испытывав-

ших значительного нагрева и пригодных поэтому для палеомагнитных исследований и для определения возраста трековым методом [1329]. Определение ИОК может помочь также при изучении контактовых изменений, происходящих при внедрении интрузивных тел в карбонатные толщи [2009].

ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ

Палеогеографические реконструкции используют, как правило, разнообразные данные палеонтологии. Живые организмы хорошо адаптированы к среде их обитания и обладают коррелятивно связанными со средой реально наблюдаемыми признаками, что позволяет решать обратную задачу — по таксономическому составу и характерным морфологическим особенностям восстанавливать основные параметры палеогеографической обстановки. Важнейшее значение палеонтология имеет для палеоклиматологии, которая базируется на совокупности седиментологических и палеонтологических данных, интерпретируемых в терминах среды.

При решении задач частной палеогеографии палеонтологический метод позволяет прежде всего надежно распознавать морские и континентальные условия: многие организмы обитают только в морях или только на суше. Конечно, в природе происходит (и имел место в прошлом) перенос остатков морских организмов на сушу и наоборот. Однако такие процессы в значительных масштабах редки (особенно перенос на сушу), ограничены и заметную роль играют лишь в отношении микрофоссилий — в первую очередь спор и пыльцы наземных растений, которые при переносе могут попадать и сохраняться даже в глубоководных морских отложениях. Аллохтонный характер подобных остатков (обычно) легко устанавливается с помощью комплексного литолого-палеоэкологического анализа.

Особенно полно можно восстанавливать палеогеографическую обстановку морских бассейнов прошлого (см. также 3.1).

Во-первых, возможно определение солёности водной среды. Так как некоторые морские организмы почти не переносят понижения солёности (большинство иглокожих, головоногие моллюски, кораллы и др.), то палеоэкологический анализ позволяет достаточно надежно установить ее вероятный диапазон. В качестве индикатора солёности могут выступать и некоторые морфологические особенности организмов. Например, у двустворчатого моллюска *Cerastoderma edule* среднее число ребер на раковине зависит от солёности, так что возможно определение последней с точностью $\pm 1,5\%$ [386]. Имеются указания о том, что форма ситовидных пор раковин некоторых остракод изменяется в зависимости от солёности (преобладание круглых пор служит признаком низкой солёности, продолговатых — высокой). На этой основе сделана попытка оценить солёность позднемiocенового мессинского палеобассейна на Ближнем Востоке [2178].

Во-вторых, палеоэкология обеспечивает уверенное определение температурного режима древних бассейнов. В дополнение

к качественным результатам анализа, который основывается на принадлежности таксонов к определенному биогеографическому поясу (или другому биохорию), контролируемому климатом, в ряде случаев можно получить более точные цифры. Для этого используют изменения размеров раковин некоторых планктонных фораминифер [1717] и направления их навивания [507], а также устойчивый сдвиг величины личиночной раковины у ряда видов двусторчатых моллюсков при повышении температуры [1808]. Определение палеотемператур возможно и по продолжительности жизни морских моллюсков, устанавливаемой с помощью склерохронологии [479].

Метод изотопной палеотермометрии использует в качестве показателя температурного режима изотопный состав кислорода органических карбонатов [1045]. Хотя начальный период критического отношения к этому методу прошел (ограничения — зависимость изотопии кислорода от солёности; биологическое фракционирование изотопов; диа- и эпигенетические изменения изотопного состава), в совокупности с изотопным анализом углерода он продолжает оставаться важным источником палеоокеанологической информации [1353, 1969]. Например, таким способом удалось установить существенное различие температурного режима придонных вод современного и позднемелового — раннепалеогенового океанов. Оказалось, что в доолигоценное время разница поверхностных и придонных температур составляла лишь около 10 °C (ныне 20 °C), т. е. океан был теплым. Известны попытки применения в тех же целях так называемого кальций-магниевого метода, в рамках которого температура среды обитания вычисляется по содержанию магния в органических карбонатах [530, 1245], хотя теоретическое обоснование метода пока отсутствует (см. 2.6).

В-третьих, можно оценить, а в ряде случаев вполне точно охарактеризовать глубины морских бассейнов прошлого. В частности, присутствие в осадочных толщах автохтонных остатков различных водорослей (например, зеленых или красных), которые нуждаются для своего существования в достаточном количестве света, определенно указывает на накопление осадков в пределах фотической, сравнительно мелководной зоны. Присутствие скелетов герматипных склерактиний и других животных, имеющих симбиотические зооксантеллы (например, крупных фораминифер), однозначно свидетельствует о крайней мелководности среды седиментации. Иногда в качестве показателя малых глубин рассматривают любые органические постройки без учета характера биоформообразователей и седиментологических данных о среде формирования вмещающих толщ. Однако такие постройки могут возникать и на сравнительно больших глубинах и развиваться на значительно более высоких широтах, чем тропический пояс рифообразования [616]. Для определения палеоглубин используется также соотношение некоторых микрофоссилий — например, раковин планктонных и бентосных фораминифер [331]. Чем выше про-

центное содержание планктонных фораминифер, тем больше глубина формирования содержащих эти микрофоссилии пород. Однако из-за посмертной транспортировки раковин бентосных фораминифер из прибрежного мелководья вниз по континентальному склону в область преимущественного накопления планктонных форм и из-за более легкого растворения раковин планктонных фораминифер на больших глубинах, а также по ряду других причин результаты подсчетов не всегда могут интерпретироваться однозначно.

Среди представителей каждой (даже вымершей) крупной систематической группы организмов путем биофациального анализа и с учетом всех доступных геологических данных для многих временных интервалов эмпирически выявлены как относительно мелководные, так и относительно глубоководные таксоны. Так, в палеогеографических реконструкциях широко применяются модели глубинного распределения конодонтов [57] и остракод [1407]. В последнее время для определения палеоглубин начали успешно использовать соотношения в выборках различных групп бентосных фораминифер [2312].

Ни один из рассмотренных методов выяснения глубин древних бассейнов, взятый в отдельности, не является достаточно надежным. Только совместные палеоэкологический (синэкологический) и седиментологический анализы с использованием всего спектра данных о систематическом составе населения палеобассейна, особенностях образа жизни и захоронения и пространственном распределении сообществ позволяют достаточно уверенно разграничивать батиметрические зоны и реконструировать топографию морского дна. Таким образом, в частности, была восстановлена батиметрия склона среднеордовинского Таконского желоба [2391].

В-четвертых, данные палеобиогеографии дают возможность реконструировать систему древних океанских течений [1126]. Задачи динамической палеогеографии [1114] могут решаться также путем использования в качестве показателя донных течений ориентировки скелетных остатков различных организмов [1243]. Этим способом иногда удается определить также скорость и направление течения, выявить следы волнений и тем самым наметить положение береговой линии.

Наконец, палеонтологическая информация позволяет получить представление о газовом режиме палеобассейнов, установить периоды аноксии и стагнации. В частности, такое «безкислородное событие», имевшее место в позднем мелу на рубеже сеноманского и туронского веков, довольно хорошо прослежено с помощью палеоэкологического анализа [724, 2020].

Применение новой методики, учитывающей связь строения раковин остракод с температурой придонных вод и их насыщенностью кислородом [1326], сделало возможным восстановление режима циркуляции водных масс в Атлантическом океане на протяжении кайнозоя [1526].

Восстановление истории древних озерных водоемов, особенно-стей климата и ландшафта окружающих их территорий немис-ливо без опоры на палеонтологические материалы. Особенность озерных тафоценозов — присутствие многочисленных остатков ор-ганизмов (насекомых, птиц, наземных растений и позвоночных), обитавших на окружающей суше. Это позволило, в частности, оха-рактеризовать важные черты ландшафта, окружавшего юрское Каратауское озеро [448], а также раннемеловое озеро Манлай в МНР [854].

Появление и исчезновение сухопутных мостов между матери-ками (типа современного Панамского перешейка или древней Берингии) также могут быть прослежены по палеонтологическим данным, с помощью которых фиксируются волны миграций или прекращения обмена морскими фаунами.

Многообразны сферы приложения палеонтологии в палеокли-матологии. Характерный для Земли соляренный климат, который определяет существование климатической зональности и широт-ного климатического градиента, в то же время обуславливает в целом зональный характер основных современных и древних биогеографических подразделений (см. 5.1). Это позволяет прово-дить климатическое районирование поверхности земного шара по организмам.

Современные карты климатов в качестве границ климатиче-ских подразделений фактически используют рубежи смены биот (фито- и зооценозов), которые выявляют долгодействующие кли-матические факторы.

Особенно чувствительны к изменениям климата растительные сообщества, информация о которых обычно хорошо сохраняется в геологической летописи и позволяет фиксировать вековые и бо-лее длительные климатические колебания. Комплексы позднекай-нозойских насекомых, по своему составу почти не отличающиеся от современных, во многих случаях дают не менее точную инфор-мацию о характере климата и локального ландшафта, чем споро-во-пыльцевой метод [488, 720].

Сохранившаяся в донных осадках океанов непрерывная запись климатических флуктуаций расшифровывается путем всесторон-него анализа фаунистических комплексов, соотношения тепловод-ных и холодноводных элементов, изотопного состава кислорода и углерода в карбонатных скелетах планктонных и бентосных орга-низмов [46, 1309].

Хотя исключительная роль палеонтологии в палеогеографии и палеоклиматологии очевидна, тем не менее далеко не во всех случаях сложившиеся подходы и методы дают однозначные и подтверждающиеся другими независимыми способами резуль-таты. Это объясняется прежде всего условностью актуалистиче-ских экстраполяций, когда место и обстановка обитания совре-менных представителей какой-то группы приписываются и всем вымершим ее представителям. Определенное негативное влияние оказывают также неполнота палеонтологической летописи [1171],

разной в систематике [1172], трудности морфофункционального анализа, функциональный полиморфизм органов и структур.

Палеобиогеографические исследования также указывают на неизбежность определенной пространственной ограниченности любых биостратиграфических подразделений (см. 5.1). Их распространение в значительной степени контролируется характером биогеографической дифференциации морских и наземных биот, которая испытывала непрерывные изменения на протяжении всей геологической истории [608, 680]. В то же время даже столь дробные подразделения, как зоны и подзоны, если они основаны на имеющих обширные географические ареалы планктонных и нектонных формах, могут рассматриваться практически как планетарные, поскольку охватывают от половины до трех четвертей земной поверхности [675].

ТЕКТОНИКА

Данные палеонтологии широко применяют для решения целого ряда тектонических вопросов: выяснения характера залегания осадочных толщ, изучения тектонических деформаций, выявления путей движения литосферных плит.

Структурная геология. Последовательность залегания осадочных толщ в складчатых областях и особенности их тектонической структуры обычно невозможно установить без предварительного определения возраста пород с помощью палеонтологического метода. Особенно большое значение палеонтологические данные имеют для расшифровки структуры литологически монотонных интенсивно дислоцированных отложений. В частности, при изучении разрезов флишевого типа в определении кровли и подошвы пласта наряду с механоглифами используют биоглифы — следы жизнедеятельности организмов (ихнофоссилии), сохраняющиеся в виде негативных отпечатков в подошве первого элемента флишевого ритма [1609]. Ихнофоссилии, изучением которых ныне занимается особый раздел палеонтологии (см. 3.2), могут помочь в определении залегания и нефлишевых толщ. Для установления кровли и подошвы пластов можно использовать также наблюдения над расположением панцирей, являющихся продуктом линьки некоторых трилобитов [615].

Определение первичного наклона осадочных пластов на склонах рифовых массивов, а также выявление вторичных деформаций рифовых тел, сложенных массивными или неяснослоистыми известняками, возможны с помощью так называемых «окаменелостей-ватерпасов» [1146, 2155]. Последние представляют собой раковины гастропод, брахиопод и других беспозвоночных, заполненные лишь частично тонким осадком, который первоначально занимал нижнюю часть раковины так, что верхняя поверхность осадка была горизонтальной. «Окаменелости-ватерпасы» наряду с «полостями-ватерпасами» позволяют определять низ и верх разреза, устанавливая первичный наклон (по соотношению слоис-

тости и уровня осадка в ватерпасе) и характер залегания (по современному наклону уровня осадка в полости) известняков, слагающих рифовые массивы [1243]. Подошву и кровлю биостромных, биогермных и рифовых тел можно определять также на основании изучения ориентировки таких прирастающих форм, как губки, кораллы и рудисты.

Тектонофизика. Изучение фоссилий может оказать большую помощь тектонофизикам при установлении вида пластических деформаций горных пород. Первоначальная форма ископаемых, деформируемых вместе с вмещающей породой, легко определяется с большой точностью и обычно хорошо выдерживается у различных экземпляров. Наиболее подходят для определения эллипса деформации отпечатки и ядра панцирей трилобитов, раковин двустворчатых моллюсков, аммоноидей, брахиопод, граптолитов, а также некоторые ихнофоссилии. Методы расчета деформаций с помощью ископаемых подробно описаны в книге Д. Раупа и С. Стэнли [864]. Необходимо добавить, что искажение формы свернутых по логарифмической спирали раковин аммоноидей может быть выяснено и другим способом [2352].

Формационный анализ. В тектонике широко используют формационный анализ. Формации как геологические тела, состоящие из генетической совокупности фаций, устойчиво формирующихся на значительных площадях при определенном тектоническом и климатическом режимах (например, аспидная, флишевая, моласовая и др.), служат показателями характера тектонических движений и структур, к которым они приурочены.

Палеонтологические данные используют при обосновании выделения и классификации целого рода осадочных формаций, которые имеют существенно биогенный генезис, (карбонатные, угленосные и др.), либо содержат характерные типоморфные фоссилии, имеющие важное индикационное значение [892].

Геотектоника. Изучение тектонической структуры крупных участков земной коры, истории развития складчатых поясов и их сегментов, геодинамической эволюции отдельных литосферных плит невозможно без надежной биостратиграфической основы, которая позволяет выявлять первичные временные соотношения геологических тел. Однако палеонтология эффективно «работает» также и при восстановлении первичных пространственных соотношений геологических тел и путем их перемещения. Подобные задачи могут быть решены с помощью биостратиграфических, палеобиогеографических, биофациальных и других исследований.

Первичное пространственно-временное единство слоевых ассоциаций, выражающееся законом последовательности напластований Н. Стено (вышележащий пласт или любое стратиграфическое подразделение моложе нижележащего), позволяет уверенно решать обратную задачу: по возрасту стратонов, определенному палеонтологическим методом, реконструировать последовательность слоев по вертикали, выявляя при этом все вторичные нарушения (тектонические деформации).

Наиболее яркий пример использования палеобиогеографических данных в геотектонике — установление аккреционной природы северо-восточной и северо-западной окраин Тихого океана. На западе США, на Аляске и на Северо-Востоке СССР во многих случаях наблюдается непосредственный контакт более или менее крупных тектонических блоков (аккреционных тектоно-стратиграфических комплексов), сложенных осадочными толщами, которые первоначально накапливались на очень большом удалении друг от друга [1999, 2139]. Это особенно заметно при сравнении палеонтологических комплексов различных блоков. Нередко здесь на современных высоких широтах соседствуют разновозрастные бореальные и тропические фауны беспозвоночных — например, в верхнем триасе Корякского нагорья [128] и триасе Запада США [2393].

Появление тропических сообществ, ассоциирующих с фациально адекватными им осадочными толщами далеко на севере, можно рассматривать как биогеографический парадокс, который удовлетворительно разрешается лишь в том случае, если допустить аллохтонную природу блоков и, следовательно, значительно более южное их первичное положение. Данные палеомагнитных исследований подтвердили экзотический характер аккреционных комплексов и показали, что многие блоки первоначально располагались вблизи экватора и лишь впоследствии проделали длительный путь на север (в ряде случаев это зафиксировано в особенностях строения верхних частей разрезов аккреционных комплексов) и причленились к материке.

Большое значение данные палеонтологии, особенно палеобиогеографии, имеют при анализе глобальных геотектонических моделей (см. 5.1). Широко распространено мнение, что именно палеонтология может дать решающие доказательства «за» или «против» концепции мобилизма, выступающей в виде новой глобальной тектоники, или тектоники плит [745, 1480]. Палеонтологи имеют возможности независимым способом на основе палеобиогеографических и палеоклиматических реконструкций сравнивать современное положение континентов и литосферных плит с тем положением, которое они должны были занимать в прошлом. В настоящее время данные о распределении организмов определенно не противоречат, а чаще подтверждают в целом те реконструкции положения континентов в мезозое и кайнозое (и даже в палеозое), которые выполнены на основе тектоники плит [155, 1242, 1361, 1931].

Палеобиогеография в свою очередь испытала столь сильное влияние новой тектонической концепции, что в ее рамках сформировалось особое направление, объясняющее изменение степени провинциальности фаун движением литосферных плит [1694, 1696, 2416]. Интересный анализ провел недавно У. Феллоу [1573]. Он рассчитал сходство родовых комплексов беспозвоночных, обитавших с юрского периода по обе стороны Тихого и Атлантического океанов. Эти данные У. Феллоу сравнил с шириной

океанов, определенной по картам, которые были построены на мобилистской основе. Таким образом, он подтвердил ранее сделанный вывод о расширении Атлантики как о причине уменьшения сходства фаун беспозвоночных по обе стороны океана.

Некоторые другие вопросы геотектоники также могут решаться с использованием результатов палеонтологических исследований. В частности, современные методы микропалеонтологии позволяют определять возраст отдельных галек из конгломератовых толщ, что дает возможность датировать породы, сложенные области размыва, восстанавливать разрезы кордильер, интрагеоантиклинальных поднятий либо других источников сноса [1501].

Широкие возможности для реконструкции тектонической истории геосинклинальных систем открывает выявление смешанных комплексов конодонтов в обломочных карбонатных и особенно кремнистых толщах палеозоя [14, 27]. Появление на определенных стратиграфических уровнях наряду с автохтонными более древних, переотложенных форм конодонтов свидетельствует об импульсах сжатия глубоководных прогибов и росте интрагеоантиклинальных поднятий, когда продукты их разрушения транспортировались мутьевыми потоками вниз по склону, вплоть до центральных частей таких впадин.

Расположение рифовых и биогермных массивов в пространстве часто контролируется тектоническими шовными зонами, разделяющими различные части палеобассейнов на структурно-фациальные зоны [1115]. Следовательно, распознавание органогенных построек (иногда это весьма сложная палеонтологическая и палеоэкологическая проблема) способствует правильному пониманию геологической структуры обширных регионов. Например, максимальное распространение рифов обычно приурочено к определенным этапам развития района и, таким образом, органогенные постройки оказываются индикаторами тектонического режима.

ГИДРОГЕОЛОГИЯ

В последние годы в гидрогеологии и нефтяной геологии для выяснения путей древней и современной миграции подземных вод и нефтей, установления гидравлической связи отдельных водоносных горизонтов стали изучать содержащиеся в них микрофоссилии [41, 633]. Оказалось, что подземные воды и нефти содержат разнообразные микрофоссилии с органической оболочкой — споры, пыльцу, акритархи. Обычно комплексы микрофоссилий в подземных водах близки к комплексам, выделяемым из пород, состоящих из водоносных горизонты, но иногда они бывают смешанными и содержат примесь заведомо более древних (или более молодых) форм, что и позволяет проследивать пути перемещения этих жидких полезных ископаемых.

Возможность использования данных палеонтологии в геофизике связана с тем, что многие минеральные скелеты, образующиеся путем аккреции, служат идеальными регистрирующими структурами, в которых в первую очередь отражается ритмика роста, обусловленная свойственной всем природным процессам цикличностью солнечного, лунного или иного происхождения. На поверхности раковин моллюсков и брахиопод, на эпитеке кораллов можно наблюдать многочисленные линии и кольца роста, которые располагаются на различном расстоянии друг от друга. Следы ритмичности в аккреции скелетного материала часто хорошо заметны также на поперечных срезах и в шлифах.

В скелетах современных морских беспозвоночных запечатлеваются циклы различной продолжительности — от полусуточных до годовых [1307]. Эта особенность использована для определения числа дней в году для прошлых геологических эпох. Впервые такие исследования были проделаны Дж. Уэллсом [2477] на девонских и каменноугольных кораллах, а затем другими учеными [329, 1316, 1511, 2068, 2257, 2426] на ископаемых различного возраста и различной систематической принадлежности. В целом эти данные показывают, что в палеозое год включал значительно больше дней чем сейчас — приблизительно от 380 до 400 и более. Это совпадает с результатами теоретических расчетов, согласно которым скорость вращения Земли вокруг оси в прошлом была выше, чем ныне (число дней в году больше), поскольку наблюдается постепенное ее уменьшение из-за приливного трения в системе «Солнце — Земля — Луна». Данные еще недостаточны для того, чтобы судить о динамике этого замедления, хотя высказано предположение, что оно было неравномерным [2068]. Кроме того, выдвигаются обоснованные сомнения в правильности получаемых таким способом цифр, так как ритмы роста не всегда хорошо видны на скелете, а их интерпретация зачастую неоднозначна [553].

Д. Рауп и С. Стэнли [864] предположили, что если кривая изменения числа дней в году на протяжении фанерозоя будет откалибрована, то по ней можно будет решать обратную задачу — определять возраст ископаемых в миллионах лет. Однако очевидно, что такая кривая вследствие неизбежного разброса точек (индивидуальных определений) будет иметь весьма широкий доверительный интервал, и точность выполненных таким способом датировок будет очень малой.

Недавно к результатам палеонтологических исследований проявили интерес тектонисты. В геотектонических гипотезах о расширяющейся и пульсирующей Земле [692] предполагается, что радиус нашей планеты увеличивается, а следовательно, вращение Земли замедляется.

Палеонтологические данные и основанные на них палеоклиматические реконструкции свидетельствуют, что в мезозое и ран-

нем кайнозойское наклон оси вращения Земли к плоскости эклиптики мог значительно отличаться от современного (23, 5°) и составлял 5—15° [1517, 1520]. В полярных областях (как в Арктике, так и в Антарктике) палеоклимат в мезозое и раннем палеогене был очень теплым (субтропического типа); на широтах 70—85° росли вечнозеленые леса. Если теплый климат может быть объяснен действием ряда факторов (иным характером океанической циркуляции, повышенным содержанием CO₂, низким альбедо и т. д.), то существование вечнозеленых растений в условиях полярной ночи продолжительностью от двух до пяти месяцев даже при условии благоприятного температурного режима невозможно. Только при очень слабом наклоне земной оси возможна ситуация, когда зона полярной ночи будет крайне незначительной, а сезонность минимальной. Очевидно, что палеонтология может дать вполне надежные указания на изменения ротационного режима Земли, которые другими способами получить не удастся. Не все исследователи согласны с таким заключением, поскольку в оранжереях тропические вечнозеленые растения хорошо переносят темноту [1287].

ГЕОХРОНОЛОГИЯ

Один из методов изотопной геохронологии — радиоуглеродный — почти целиком базируется на изучении изотопного состава углерода в объектах органического происхождения — древесине, известковых раковинах различных беспозвоночных, биогенных карбонатных осадках и породах. Период полураспада радиоактивного изотопа ¹⁴C составляет около 5730 лет, что ограничивает применимость метода практически лишь последними 50 тысячами лет геологической истории. Тем не менее для позднего плейстоцена и голоцена радиоуглеродный метод — один из наиболее надежных и широко распространенных способов определения возраста. Существенное влияние на интерпретацию получаемых результатов (особенно в тех случаях, когда изучается углерод органогенных карбонатов) оказывают палеонтологические данные об их структуре, составе и вторичных изменениях, а также информация о фракционировании изотопов углерода при образовании минеральных скелетов у различных организмов [811].

Скелетное вещество склерактиний и двустворчатых моллюсков, а также некоторых других морских беспозвоночных используют для определения возраста с помощью ряда других изотопных методов — иониевого [2381], гелиевого [1323] и уранового [1447]. Однако все они пригодны для датировки фоссилий, имеющих возраст до нескольких сотен тысяч лет, и применяются лишь при изучении четвертичных отложений.

Недавно для изотопной датировки конодонтов было предложено использовать метод, который основан на подсчете числа треков — микроскопических следов, оставленных осколками при спонтанном делении радиоактивного урана [2118]. Количество таких треков является функцией времени. Вещество, из которого

состоят конодонтовые элементы (апатит), весьма удобно для выявления треков, так как в неизменном виде оно обычно прозрачно и содержит довольно большое количество урана. Основной ограничивающий фактор — малый размер конодонтов и, следовательно, небольшое число треков, приходящееся на один конодонтовый элемент. Точность метода зависит главным образом от числа подсчитанных треков распада, поэтому необходимо изучение большого числа индивидуальных объектов. Пока для девонских конодонтов с вероятным возрастом 340 млн. лет получена цифра 380 ± 140 млн лет [2118].

Применительно к конодонтам (слагающий их апатит должен содержать значительные количества редкоземельных элементов) теоретически возможно использование и другого метода изотопной геохронологии — самарий-неодимового (Sm-Nd). Изотопные и геохимические исследования вещества конодонтовых элементов только начались [57, 1909]. Можно надеяться, что применение трекового и изотопного методов к этим ископаемым — одной из наиболее важных групп для биостратиграфии палеозоя и триаса — позволит значительно уточнить геохронологическую шкалу фанерозоя.

Ископаемые остатки организмов могут послужить основой для определения возраста пород и другими методами. Например, в этих целях предложено использовать явление накопления фтора в костях позвоночных. Однако содержание фтора в костном материале зависит от весьма большого числа факторов (литологического состава вмещающих пород, минерализации грунтовых вод, строения и первичного состава костей и др.), вследствие чего возможности метода весьма ограничены [1071]. Кроме того, процесс накопления фтора продолжается лишь до некоторого конечного уровня насыщения, что определяет диапазон применения фторового метода примерно в 10 млн лет.

В геохронологии используются также изменения, происходящие не только в минеральном, но и в органическом компоненте ископаемых скелетов организмов. Так, в костях позвоночных содержание органического вещества, участвующего главным образом в формировании скелетообразующей матрицы, может достигать 50 %. В процессе диагенеза количество органического вещества заметно сокращается, причем в идеальном случае пропорционально времени. На этом основан так называемый «дериватографический» метод определения возраста, который применим лишь для неогена и четвертичного периода [2351]. В качестве инструмента определения содержания органического вещества используют дериватограф — прибор, фиксирующий изменение массы образца при нагревании. Очевидно, что содержание органического вещества в ископаемых контролируется множеством факторов и получаемые с помощью этого метода результаты мало достоверны.

Значительно большее распространение, особенно в последние годы, получил другой метод, базирующийся на явлении рацеми-

зации. Как известно, в живых организмах белки состоят только из S-аминокислот (левовращающих изомеров), которые после смерти необратимо переходят в D-аминокислоты (правовращающие изомеры). Этот процесс и получил название рацемизации. Отсюда следует, что чем больше возраст органического вещества, тем больше в нем содержание D-аминокислот. Подходящим объектом для определения возраста этим методом являются белки органических матриц костей позвоночных, скелетов кораллов и различных моллюсков. Наиболее удовлетворительные результаты метод рацемизации дает для фосфорилей плейстоцен — голоценового возраста [1447, 2458], в связи с чем в четвертичной геологии оформилось особое направление — аминостратиграфия [1959]. Существенное влияние на скорость рацемизации оказывает только температура, вследствие чего для правильной интерпретации получаемых данных необходимо знать термальную историю исследуемых районов.

ПОЛЕЗНЫЕ ИСКОПАЕМЫЕ

Современное индустриальное общество черпает ресурсы для своего развития прежде всего из земной коры. Минеральное сырье ежегодно извлекается в громадных количествах и для восполнения его запасов необходимо проведение широкомасштабных и дорогостоящих работ. Палеонтология участвует в этих исследованиях прежде всего через биостратиграфию, которая является основой при разработке стратиграфических схем и тем самым оказывает непосредственное влияние на составление геологических карт. Поиски и разведка месторождений полезных ископаемых без полноценной геологической карты невозможны. Однако в этой области имеются и другие пути приложения палеонтологических данных.

Многие осадочные нерудные полезные ископаемые представляют собой биогенные породы, в первую очередь — известняки, писчий мел, опоки и диатомиты. Такие горючие ископаемые, как торф, уголь и горючие сланцы либо почти целиком сложены остатками растительных организмов, либо содержащиеся в них органические вещества являются биогенными. Практическое использование любого вида полезных ископаемых требует их классификации, без чего нельзя ни разрабатывать месторождения, ни выбирать технологию обработки сырья. Очевидно, что выработка такой классификации невозможна без изучения биогенных компонентов, участвующих в сложении полезных ископаемых. Распространение в пространстве и во времени, а также качество многих видов полезных ископаемых в основном определяются первичными особенностями распределения живых организмов-продуцентов в палеобассейнах и на континентах составом их скелетов и органического вещества.

Восстановление условий формирования и генезиса месторождений осадочных полезных ископаемых (например, марганцевых

и железных руд, фосфоритов, углей и горючих сланцев) в значительной степени основывается на тех данных, которые получает палеонтология, изучая организмы как индикаторы среды. Выявлению месторождений помогают палеоэкологические исследования морских бассейнов, приморских и аллювиальных равнин [230]. С помощью данных палеоэкологии можно прогнозировать возраст и географическое положение залежей наивысшего качества.

Особо важное значение приобрели детальные биостратиграфические и палеоэкологические исследования органогенных построек, с которыми связаны разнообразные полезные ископаемые, в первую очередь — нефть и природные газы [544, 570]. Значительная часть мировых запасов углеводородов приурочена к рифам. Гигантские нефтяные месторождения Ближнего Востока связаны с верхнемеловыми рудистовыми биогермными массивами [1282]. На территории СССР месторождения нефти и газа установлены в сакмарско-артинских биогермных массивах Предуральского краевого прогиба [2388] и верхнеюрских рифах Средней Азии [682]. Поискам погребенных рифовых и биогермных массивов в немалой степени способствуют детальные палеоэкологические исследования.

Хорошие коллекторские свойства органогенных и органогенно-обломочных пород, слагающих рифовые комплексы, обуславливают возможности формирования в них также скоплений пресных вод.

С диагенетической и эпигенетической стадиями развития, а также с процессами выветривания биогермов и рифов (в частности, с карстообразованием) связано накопление различных залежей. К ним прежде всего относятся месторождения бокситов, приуроченные, обычно к карстовым воронкам, полостям и пещерам. Продукты переотложения кор выветривания, развивавшихся на положительных формах рельефа суши в условиях гумидного литогенеза, поступают в зону рифов и аккумулируются здесь в весьма благоприятной для латеритизации среде, обуславливающей высокое качество формирующихся бокситов [124]. Примерами могут служить бокситовые месторождения Северного Урала, Салаирского кряжа, о. Гаити и Ямайка. При поисках бокситов важную роль могут играть также характерные палеоклиматические признаки, показателями которых в первую очередь являются ископаемые животные и растения.

Накопление гуано с последующим его преобразованием в ходе выветривания на закарстованных поверхностях рифовых тел обусловило возникновение высококачественных фосфатных руд, разрабатываемых на современных коралловых рифах Тихого и Индийского океанов.

С массивными сульфидными полиметаллическими рудами в рифовых зонах спрединговых хребтов ассоциируют характерные современные глубоководные донные сообщества, обитающие вблизи выхода на поверхность морского дна высокотемператур-

ных (до 350 °С), часто сульфидоносных, гидротермальных источников. В составе таких сообществ преобладают погонофоры и полихеты, живущие в хитиновых трубках, нередко импрегнированных сульфидами и аморфным кремнеземом. Недавно аналогичные структуры были обнаружены в сульфидных рудах, связанных с позднемеловыми офиолитами Омана [1716], что открывает возможности использования фоссилий в качестве индикаторов особого, исключительно важного в экономическом отношении генетического типа рудных месторождений.

Многие организмы концентрируют различные химические элементы: стронций, фосфор, медь, цинк, марганец, ванадий и др. При гибели этих организмов и накоплении их остатков в благоприятных условиях могут образовываться значительные по запасам месторождения. Большую помощь в их изучении могут оказать палеобиогеохимические исследования (см. 2.6).

Качество нерудных полезных ископаемых биогенного происхождения во многом зависит от того, остатки каких организмов участвуют в их формировании. Например, писчий мел кроме традиционного использования в сфере народного образования и в строительстве находит применение также в качестве исходного сырья для целого ряда технологических материалов. Как правило, писчий мел неоднороден по составу — в одних случаях он состоит почти исключительно из остатков кокколитофорид и фораминифер, в других — содержит значительное количество скелетов мшанок, брахиопод, иглокожих и т. д. Каждый из этих компонентов характеризуется определенными особенностями структуры и вещественного состава, следовательно, характеристики получаемых из мела продуктов непостоянны. Палеонтологические исследования могут помочь в определении разностей писчего мела, пригодных для получения материалов с устойчивыми заранее заданными свойствами.

8.2. МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Микрорпалеонтология представляет собой раздел палеонтологии, объектами исследований которого являются микроскопические фоссилии, требующие применения специфических методов сбора, выделения и изучения. Круг объектов микрорпалеонтологии чрезвычайно широк и включает остатки многих групп животных и растений, а также многочисленные проблематики, чья таксономическая принадлежность до сих пор остается невыясненной. Таким образом, объединяющим моментом для самых разных фоссилий являются их мелкие размеры, обуславливающие необходимость их изучения «вооруженным глазом». Некоторые авторы считают это недостаточным основанием для выделения данного раздела в качестве самостоятельного научного направления и предлагают исключить термин «микрорпалеонтология» [1887].

Своим рождением микрорпалеонтология обязана широкому внедрению в палеонтологию микроскопического метода, позво-

лившего выявлять и изучать мельчайшие окаменелости. Хотя труд К. Г. Эренберга «Микрогеология» (фактически первая сводка в этой области палеонтологии) появился еще в 1854 г., подлинный расцвет микропалеонтологии начался лишь в 30-х годах нашего столетия, когда развитие этой дисциплины стимулировалось ее большим прикладным значением при поисках месторождений нефти и газа [673].

Новый этап ускоренного развития начался в 60-е годы, когда применение трансмиссионного и растрового электронных микроскопов подняло изучение морфологии микрофоссилий на новый уровень.

Кроме того, расширение исследования микрофоссилий стало необходимо в связи с началом буровых работ в океанах, осадочный чехол которых охарактеризован почти исключительно микроскопическими группами. Международный характер Проекта глубоководного бурения способствовал небывалому росту технического, методического и теоретического уровней микропалеонтологических работ, выравниванию их в различных странах, устранению различий в понимании объема многих таксонов. Оказалось также, что микропалеонтология обладает исключительно широкими возможностями при решении вопросов палеоокеанологии и палеоклиматологии.

Фактически лишь данные микропалеонтологии позволили вскрыть картину осадконакопления и в целом геологической истории океанов (с юры до настоящего времени). В дальнейшем только они могут служить основой для увязки истории океанов и континентов.

О необычайном расширении микропалеонтологических исследований и о росте их значения свидетельствует появление начиная с середины 50-х годов многочисленных специализированных периодических изданий. Среди них отметим, следующие: «Вопросы микропалеонтологии» в СССР; «Micropaleontology», «Journal of Micropaleontology» и «Journal of Foraminiferal Research» в США; «Revue de Micropaleontologie» и «Cahiers de Micropaleontologie» во Франции; «Marine Micropaleontology» в Голландии и многих других.

По-видимому, постепенно увеличивается и число микропалеонтологов. Так, по данным справочника «Палеонтологи Советского Союза» [798], в 1965 г. 1173 из 2289 специалистов (51,2 %) были микропалеонтологами. В настоящее время, по данным Всесоюзного палеонтологического общества [198], микропалеонтологов насчитывается уже 53,2 %. Объем микропалеонтологической информации непрерывно возрастает. Достаточно сказать, что 1163 из 4003 новых видов и подвидов, описанных в «Палеонтологическом журнале» с 1959 по 1984 г., составляют микрофоссилии (34,4 %).

Объекты микропалеонтологии и их специфика. Объекты изучения в микропалеонтологии многочисленны и чрезвычайно разнообразны.

I. Микрзоофоссилии

IA. Микроскопические скелеты

IA1. Микрогруппы:

1. Ф о р а м и н и ф е р ы¹
2. Р а д и о л я р и и
3. Т и н т и н и н о и д е и
4. О с т р а к о д ы
5. П т е р о п о д ы

IA2. Мелкие представители макрогрупп:

1. Микроскопические двустворки, гастроподы, брахиоподы, криноидеи и др.
2. Ранние онтогенетические стадии, скелеты личинок т. д.

IB. Фрагменты скелетов

IB1. Беспозвоночные:

1. Спикулы губок
2. Спикулы альционарий [1325]
3. Сколекодонты
4. Клешни и другие остатки ракообразных
5. Мандибулы филлокарид [1532]
6. Онихиты [2496]
7. Мелкие остатки иглокожих
8. Склериты голотурий
9. Иглы брахиопод [2414]

IB2. Хордовые:

1. Спикулы асцидий [1352]
2. Конодонты
3. Чешуи телодонтов
4. Чешуи акантод
5. Чешуи акул
6. Чешуи костистых рыб
7. Ихтиолиты [1523]
8. Глоточные зубы карповых рыб
9. З у б ы г р ы з у н о в и других мелких млекопитающих

IV. Отолиты и статолиты

1. Статолиты мизид [2439]
2. Статолиты цефалопод [2321]
3. Отолиты костистых рыб

IG. Зоопроблематики:

1. Склериты кембрия
2. Фосфатные сферы (мациеллоиды) [1263]
3. Microancientia [2218]
4. Ptiloncodus [2385]
5. Лабиринтокониды [1864]
6. Konyrium [1328]
7. Janospira [1596]
8. Irritacella [413]
9. Салебриды [93]
10. Gluteus [1484]
11. Фосфатные кольца [1989]

II. Микрофитофоссилии

IIA. Оболочки одноклеточных водорослей и их цист

IIA1. Органические:

1. Д и н о ф л а г е л л а т ы
2. Гистрихосферы

IIA2. Известковые:

1. Известковые нанофоссилии
2. Кальцисферулиды и кальцисферы
3. Bolboforma [2172]

IIA3. Кремневые:

1. Д и а т о м о в ы е
2. С и л и к о ф л а г е л л а т ы
3. Эбридеи [1653]
4. Археомонады [1652]

¹ Разрядкой выделены названия наиболее распространенных групп; для редких и малоизвестных групп указаны литературные источники.

II.B. Фрагменты тканей:

1. Гифы грибов
2. Мхи-печеночники
3. Фрагменты и целые скелеты обызвествленных слоевищ водорослей (красных, диатомовых и др.)

II.B. Репродуктивные органы:

1. Споры
2. Пыльца
3. Семена и плоды
4. Гирогониты харовых водорослей
5. Оогонии, конидии и пикнидии грибов

III. Проблематики:

1. Хитинозои
2. Акритархи
3. Гидроконозоа
4. *Voorthuyseniella* [2309]
5. *Carpatochitinoides* [2091]
6. Меланосклериты [1867]

IV. Микропрофоссилии:

1. Фекальные pellets беспозвоночных [207,1710]

Нет ни одной крупной группы животных и растений, которая не была бы представлена в ископаемой летописи в виде микроскопических остатков. В поле зрения микропалеонтолога попадают как целые скелеты микроскопического размера, так и изолированные части более крупных или столь же мелких скелетов (склериты, таблички, спикулы и т. д.). В последние годы развитие соответствующих разделов микропалеонтологии приобретает особую интенсивность. Значительную долю составляют микрообъекты, истинная природа которых неизвестна или отнесение их к той или иной группе организмов весьма условно (хитинозои, акритархи, склериты кембрия). Это так называемые «проблематики», число которых непрерывно увеличивается (см. 1.8). Особую область изучения составляют микропрофоссилии.

Столь большое разнообразие приводит к тому, что собственно микропалеонтология распадается на ряд мелких, часто весьма обособленных разделов, объем которых определяется не только систематической принадлежностью и сходной морфологией изучаемых объектов, но главным образом спецификой методов их изучения и выделения из вмещающих пород. Так, большая группа фоссилий (акритархи, хитинозои, споры и пыльца) представляет собой органические оболочки, требующие особых методов обработки исходного материала. Существует вполне самостоятельное направление — палеопалинология, которая занимается исследованием пыльцы, спор и других органостенных микрофоссилий (акритархи, динофлагеллаты). В другую группу входят минеральные кислотоустойчивые (фосфатные, кремневые) фоссилии (конодонты, радиолярии, чешуи различных бесчелюстных и рыб, склериты кембрия), выделяемые путем растворения пород в слабых органических кислотах. Совершенно особые объекты — известковые и кремневые нанофоссилии, линейные размеры которых редко превышают 10 мкм, вследствие чего их детальное изучение практически возможно лишь с использованием трансмиссионного и растрового электронных микроскопов, а оптическая микроскопия, хотя и важна, но служит только дополнением.

Возможно, специфика методов электронной микроскопии позволяет говорить о самостоятельном разделе — нанопалеонтологии (см. 4.2).

Существовало мнение, что из-за малых размеров микрофоссилии должны характеризоваться простотой строения и поэтому обычный подход к классификации таких объектов неприменим. Однако уже в 20—30-х годах нашего века данная точка зрения почти не находила сторонников [1635]. Последние достижения микроскопии, особенно электронной, показали весьма большую сложность даже самых мельчайших образований. Например, в структуре кокколитов кроме видимых на поверхности элементов можно различить и скрытые компоненты [253].

По числу описательных морфологических терминов, используемых для разграничения родов и семейств между микро- и макроорганизмами, не существует принципиальной разницы. В частности, фораминиферы и остракоды попадают в одну группу сложности вместе с кораллами, трилобитами, брахиоподами и морскими ежами [1631]. Однако если не количественное, то качественное различие все же существует. Широкое развитие простых геометрических форм и высокая степень симметричности присущи многим склеритам, табличкам, спикулам и особенно нанофоссилиям, а также образующим их элементам. По-видимому, это связано с очень малыми размерами таких образований, когда морфологическая конструкция создается под исключительно сильным влиянием физических и химических законов. Например, на микронном уровне (к которому принадлежат кокколиты) физические и химические свойства объектов и окружающей их среды становятся определяющими факторами морфогенеза [253].

Методы микропалеонтологии. Основной метод микропалеонтологии — микроскопический — исключительно широко используют и вне этого раздела. Изучение многих традиционных макрофоссилий (например, кораллов и мшанок) нельзя представить без шлифов и микроскопа. Внедрение в практику палеонтологических исследований растрового электронного микроскопа и широкое развитие работ по изучению микроструктуры скелетов всех организмов фактически ликвидировали различие между макро- и микропалеонтологическими объектами в отношении использования микроскопического метода.

В то же время методическая специфика микропалеонтологии продолжает сохраняться. В частности, остаются оригинальными методы сборов и выделения микрофоссилий из горных пород. В подавляющем большинстве случаев в поле даже с помощью лупы невозможно установить, присутствуют ли в породе интересные палеонтолога микрофоссилии. Здесь могут помочь лишь косвенные признаки и эмпирический опыт работы в данном районе и на данном стратиграфическом уровне. Кроме того, многие группы микроорганизмов являются пороодообразующими: кокколитофориды, фораминиферы, радиолярии, различные известковые

водоросли и др. В этом случае особых проблем при отборе проб не возникает. Обычно собирают не окаменелости, а содержащие их образцы пород (чаще всего через определенные интервалы разреза), из которых затем уже в лабораторных условиях с использованием весьма разнообразных механических, физических и химических методик и выделяют микрофоссилии либо изготавливают шлифы. Необходимо сказать, что и в этой области различия между макро- и микропалеонтологией постепенно стираются. В частности, многие исследователи брахиопод, трилобитов и ряда других групп широко используют растворение в кислотах больших объемов известняков (до нескольких кубометров), что позволяет получать материал великолепной сохранности и в массовом количестве.

Изучение микрофоссилий как биологических объектов ведется с помощью традиционного сравнительно-морфологического метода, равно применимого ко всем группам ископаемых. Тщательное выявление морфологических особенностей отдельных экземпляров, прослеживание их изменчивости внутри обширных выборок и по разрезу (во времени) позволяют выделять виды, устанавливать родственные взаимоотношения групп и на этой основе разрабатывать филогенетическую систематику.

Детальный морфологический анализ в совокупности с реконструкцией целых скелетов по их фрагментам делает возможным создание филогенетической неформальной систематики даже в том случае, если находки скелетов в сочлененном виде отсутствуют или крайне редки. Подобная систематика в последние годы развита, например, для конодонтов [1450] — одной из наиболее важных групп микрофоссилий, в то же время для многих микропалеонтологических объектов, особенно для частей скелетов и проблематик (например, для чешуй бесчелюстных, склеритов голотурий, склеритов кембрия, хитинозой, спор и пыльцы), широко используют формальные системы, вплоть до буквенных и цифровых обозначений, — например у ихтиолитов [1523].

Как уже сказано, некоторые группы микронскопаемых являются пороодообразующими либо встречаются в породах в больших количествах. Поэтому из одного образца вмещающей их породы можно получить множество экземпляров одного вида и подвергнуть их математической (в том числе статистической) обработке. Хотя математические методы используют и при изучении различных макрофоссилий, наиболее широкое применение они находят именно в микропалеонтологии, где для этого объективно существуют особо благоприятные возможности. В качестве примера можно привести многочисленные работы Р. Реймента [2148, 2151, 2152] по применению современных математических подходов к изучению меловых остракод и фораминифер.

Значение микропалеонтологии. Единство микропалеонтологии обусловлено не только спецификой используемых методов, но и ее особым значением для решения задач страиграфии, эволюции и палеогеографии.

Основные микроископаемые (например, фораминиферы, радиолярии, известковый нанопланктон, конодонты, споры и пыльца) присутствуют в породах в настолько больших количествах, что дают возможность практически непрерывно (сантиметр за сантиметром) охарактеризовать и датировать протяженные интервалы разрезов на основании одной группы. За редкими исключениями лишь микрофоссилии могут обеспечить необходимую сейчас точность и детальность расчленения осадочных толщ. Многие из этих организмов были планктонными или пелагическими (известковый нанопланктон, диатомеи, планктонные фораминиферы, радиолярии, конодонты), чем определяется их исключительное значение для межрегиональных и практически глобальных корреляций. Все это обусловило преимущественное использование микрофоссилий для определения границ основных подразделений общей стратиграфической шкалы. Только спороморфы позволяют проводить прямые корреляции морских и континентальных отложений. Спорово-пыльцевой анализ обеспечивает детальное расчленение на климатостратиграфической основе континентальных четвертичных отложений. В последние годы роль микропалеонтологии в биостратиграфии растет, расширяется набор применяемых групп микрофоссилий. В число важнейших вошли конодонты и известковый нанопланктон; для определения нижней границы кембрия все чаще используют микроскопические склериты неясной систематической принадлежности, а также акри-тархи.

Лишь микроископаемые при сверхдетальном изучении разрезов дают возможность проследить непосредственные эволюционные переходы между видами в одной филогенетической линии, а также выявить незначительные микроразвиточные изменения на протяжении существования одного вида [673, 1034]. Из-за редкости находок остатков крупных организмов палеонтологи располагают только отдельными, часто весьма далеко отстоящими друг от друга во времени стадиями филогенеза и вынуждены произвольно реконструировать промежуточные этапы, что приводит к снижению достоверности филогенетических построений. Вероятно, в будущем некоторые микрофоссилии могут стать для палеонтологии тем, чем является дрозофила для генетики [2111].

Эволюционные исследования на микрообъектах ныне выполняются все чаще и начинают играть определенную роль при сборе аргументов в пользу двух наиболее популярных эволюционных концепций — теории прерывистых равновесий и теории филетического градулизма. Наибольшее число таких исследований проведено на традиционных группах — фораминиферах [1917, 2256] и остракодах [2153]. Большое внимание уделяется изучению эволюции радиолярий [1824, 1825, 1294] и конодонтов [1533, 1571]. Выдвигаются также идеи о существенной роли внутриродовой и межродовой гибридизации в развитии некоторых неогеновых радиолярий [1293]. Использование современных математических ме-

тодов для характеристики изменений в течение позднего миоцена — плиоцена формы раковин планктонных фораминифер филогенетической линии *Globorotalia plesiotumida* — *G. turmida* показало, что эволюционный переход между этими видами может быть охарактеризован как «прерывистый градуализм» [1916]. В то же время следует помнить, что фораминиферы и многие другие группы микроорганизмов характеризуются чередованием полового и бесполого способов размножения и это заставляет с осторожностью относиться к результатам подобных исследований, в которых выявленные закономерности оцениваются относительно современных гипотез, разработанных для организмов только с половым размножением.

Исключительно важная роль принадлежит микронскопаемым при восстановлении гидрологических параметров древних бассейнов, климатов прошлых эпох и многих других палеогеографических показателей.

В последние годы особое значение приобретает восстановление истории водной массы океанов и глобальной эволюции палеогеографической обстановки на Земле. С помощью микропалеонтологии можно получить сведения о температуре, химизме, газовом составе, глубине воды в морских бассейнах, а также установить периоды похолодания и потепления, увлажнения и сухости климата континентов. Косвенные методы изотопии (особенно по отношениям изотопов $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ и $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$), которые используют вещество минеральных скелетов морских микронскопаемых в качестве регистратора отношения этих изотопов во внешней среде, позволяют выяснить примерный ход изменений температуры и солености, колебаний биопродуктивности, а также разность температур придонных и поверхностных вод.

Особую ценность микрофоссилий приобретают при изучении кратковременных изменений палеогеографической обстановки, поскольку обеспечивают получение практически непрерывной во времени записи соответствующих сдвигов. Немалая роль принадлежит микрофоссилиям при восстановлении природы и динамики катастрофического события, имевшего место на рубеже маастрихтского и датского веков и, по-видимому, вызванного столкновением Земли с крупным космическим телом [1926].

Перед микропалеонтологией стоят весьма сложные задачи, от решения которых зависит прогресс не только собственно микропалеонтологических исследований, но и целого ряда других направлений, тесно связанных с этим разделом палеонтологии. Необходимо повсеместное внедрение в практику работ микропалеонтологов растрового (сканирующего) электронного микроскопа. Только этот прибор позволяет детально изучать и адекватно изображать микрофоссилии; без его применения дальнейший прогресс в области морфологических, микроструктурных и таксономических исследований в настоящее время невозможен. Требуется также дальнейшее совершенствование методов выделения микронскопаемых из самых разных пород.

Важная проблема, пути решения которой пока не определены, — разработка филогенетической систематики ряда ведущих групп микроорганизмов: планктонных и бентосных фораминифер, кокколитофорид и родственных им форм, радиолярий и т. д. Не убывает, а, напротив, увеличивается число микрофоссилий, чья таксономическая принадлежность остается невыясненной. Это, безусловно, несколько не препятствует использованию микропроблематик в стратиграфических целях, но существенно обедняет наши представления о биоте прошлого. Пока единственным примером решения такого рода вопросов является установление систематического положения конодонтов (см. 1.4 и 1.8). Особое значение имеют поиск и изучение микрофоссилий («микробиот») в докембрийских, особенно дорифейских, толщах, что необходимо для расшифровки ранних этапов развития жизни на Земле.

В области биостратиграфии, где роль микропалеонтологических методов особенно велика, необходимы дальнейшие усилия для повышения точности и надежности разработанных зональных шкал, переход к филозонам. Большинство зональных подразделений, за исключением отдельных отрезков конодонтовой, фузулинидовой и ряда других шкал, не подкреплено пока соответствующими конкретными филогенезами, что повышает вероятность ошибок и неточностей. Требования практики к достоверности корреляций и возрастных датировок столь высоки, что единственный путь их удовлетворения — детальнейшее (сантиметр за сантиметром) микропалеонтологическое изучение разрезов. В ряде случаев такая степень детальности уже достигнута и, несомненно, в ближайшем будущем станет обычной.

По-видимому, особый размах приобретает использование данных микропалеонтологии при реконструкции параметров локальной и глобальной среды на протяжении значительной части земной истории, что позволит вскрыть динамику тех изменений, постепенных и катастрофических, которые происходили во внешних оболочках нашей планеты.

Можно ожидать, что микропалеонтология уже в ближайшее время внесет много нового в понимание процессов микро- и макроэволюции и станет надежным дополнением макропалеонтологии, в рамках которой разработка эволюционной теории затруднена крайней неполнотой геологической летописи.

Жизнь в целом и микроорганизмы в особенности — мощнейшая геологическая сила, которая влияет на ход развития всей Земли. В этой связи некоторые исследователи [2481] предполагают постепенное изменение задач микропалеонтологии (и палеонтологии в целом) в сторону изучения жизни как геологической силы.

8.3. ЗНАЧЕНИЕ ПАЛЕОНТОЛОГИИ ДЛЯ РАЗВИТИЯ БИОЛОГИИ

Палеонтология выходит в практику главным образом через геологию, развитие ряда областей которой теснейшим образом связано с успехами палеонтологии. Вместе с тем палеонтология имеет первостепенное значение и для биологических наук.

Особо следует выделить роль палеонтологии в реконструкции филогенеза и в построении рациональной генетической классификации современных животных и растений. Классификация современных организмов не только учитывает достижения палеонтологии: она продолжает перестраиваться и совершенствоваться под влиянием палеонтологии, свидетельства чему можно найти в любой зоологической и ботанической сводке общего характера. Сначала процесс «палеонтологизации» системы охватил позвоночных животных, затем раковинных беспозвоночных, иглокожих, высшие растения. Сейчас на неонтологических данных основана лишь классификация групп организмов, слабо представленных в палеонтологической летописи. Нет нужды специально говорить о значении рациональной классификации организмов для всех областей биологии, в том числе и экспериментальной: знание системы и происхождения основных групп организмов — фундаментальная основа ботаники и зоологии. Биологу-экспериментатору также нужно знать систематическое положение и эволюционную историю изучаемого им объекта. Широкое осознание этого факта немало способствовало подъему исследований по систематике животных и растений в нашей стране в 50-х и 60-х годах.

Наибольшее значение палеонтология приобрела в филогенетике позвоночных (если не считать, конечно, групп, вообще известных только в ископаемом состоянии, — например археоциат). По мере развития палеонтологии ее филогенетическое значение продолжает расти и абсолютно, и относительно. Уже к началу XX в. вопросы филогении млекопитающих стали решаться в основном на палеонтологическом материале, а после опубликования в середине 20-х годов замечательных исследований Э. А. Стенше к палеонтологии сразу перешла руководящая роль в филогенетических исследованиях над низшими позвоночными, как это раньше произошло в области филогении высших позвоночных [1183]. В настоящее время зоология сохраняет ведущие позиции в изучении филогенеза лишь групп позвоночных, слабо представленных в ископаемом состоянии (птиц, ящеров, змей и отрядов рептилий амфибий).

Не все зоологи и сравнительные анатомы в должной мере осознали новую роль палеонтологии в филогенетических исследованиях, хотя еще Э. Геккель, исходивший из принципиальной равноценности каждого из своих методов, ставил в особое положение метод палеонтологический, считая его единственным методом, дающим прямые свидетельства о ходе филогенеза [1689]. С недоверием относился к возможностям палеонтологии, например,

А. Н. Северцов [926, с. 104], полагавший, что в палеонтологии «мы имеем дело не с непосредственным наблюдением эволюционного процесса, а лишь с теоретическими и гипотетическими выводами», основанными на исследовании очень неполного и только скелетного материала. Намного выше оценивал филогенетические возможности палеонтологии И. И. Шмальгаузен, специально оговоривший в предисловии к книге «Происхождение наземных позвоночных», что он даже не стал включать в нее «все те вопросы, которые не могут быть разрешены путем сопоставления с ископаемым материалом» [1190, с. 3].

Такие различия в оценках во многом зависят от своеобразия сохранности палеонтологического материала (обычно в ископаемом состоянии представлены только скелетные остатки). Естественно поэтому, что в данных по эволюции всех «мягких» систем органов ведущее место принадлежит зоологии. Еще в большей мере сказанное справедливо в отношении изучения физиологических, биохимических и экологических аспектов эволюции. Наконец, для палеонтологии мало доступно изучение морфогенезов органов в эмбриональном развитии (см. 1.5). Все это закрепляет за зоологией ведущие позиции в восстановлении хода преобразований отдельных систем органов в эволюции. Блестящие примеры подобных исследований представляют, в частности, работы А. Н. Северцова [924 и др.] по морфологии головы рыб. Однако неонтологические исследования дают лишь весьма обобщенные указания на группы организмов, в которых совершались соответствующие морфологические преобразования, и основанные на них филогенетические выводы неизбежно оказываются слишком абстрактными. В этом отношении палеонтологический материал принципиально не может быть восполнен никакими методами неонтологического изучения хода филогенеза.

Широкий отклик в биологии нашла более новая и менее традиционная область палеонтологии — палеонтология докембрия. Представления о древности жизни на Земле и последовательности первых этапов ее развития, продолжавшихся миллиарды лет, привлекли за последние десятилетия большое внимание биохимиков-эволюционистов, особенно специалистов по проблеме происхождения жизни. Биохимики проявляют постоянный интерес к скудным пока данным палеонтологии и геохимии о времени появления на Земле фотосинтезирующих организмов, пигментов типа порфиринов и др. (см. 2.7 и 7.2). В то же время палеонтологи, изучающие докембрийские организмы, обычно участвуют в биохимических конгрессах и симпозиумах.

Большое значение имеет использование данных палеонтологии для развития теории эволюции. В современную эволюционную теорию органически входят не только факты палеонтологии, раскрывающие общий ход эволюции жизни на Земле и его «иллюстрирующие», но также факты и концепции, имеющие первостепенное значение для самих основ эволюционного учения. Только палеонтология дает реальный фактический материал о темпах

эволюции, на данных палеонтологии строится также значительная часть концепций о направлениях эволюционного процесса и их смене, об эволюционном прогрессе, проблеме возникновения систематических подразделений животных и растений, закономерностях эволюции переходных групп, необратимости эволюции, наконец, об общих закономерностях эволюции биосферы и причинах вымирания различных групп организмов (см. 7.1, 7.2, 7.3, 8.4).

Если в области учения о микроэволюции палеонтология, скорее, применяет достижения современной эволюционной биологии, а не разрабатывает самостоятельные теоретические концепции, то в области макроэволюции (учения об общих закономерностях филогенеза) роль палеонтологии становится ведущей (см. 4.3). Факты, установленные палеонтологией, в некоторых случаях имеют принципиальное значение для современного дарвинизма — синтетической теории эволюции, требуя ее известной коррекции. Мы имеем в виду прежде всего данные о направленности эволюционного процесса и о широком распространении в эволюции параллелизмов, выражающихся в независимом приобретении родственными группами общих признаков. Создается впечатление, что подобного рода филогенетические параллелизмы основаны не только на постоянной направленности естественного отбора. Для их рационального объяснения требуется привлечение также концепций современной биологии развития, характеризующих механизмы онтогенетических процессов. Таким образом, назревает необходимость синтеза современного дарвинизма и биологии развития. Замечательно, что зарождение этой в высшей степени «неонтологической» идеи во многом связано с успехами палеонтологии.

Вместе с тем еще имеются области палеонтологии, весьма перспективные для современной биологии, но по различным причинам пока недостаточно привлекающие ее внимание (см. также 8.4). Прежде всего это касается учения о глобальных экологических кризисах в истории Земли. Значение данной области знания для современной экологии трудно переоценить; не исключено, что данные палеонтологии могут оказаться полезными при прогнозировании развития биосферы на ближайшее будущее. Однако обобщения палеонтологов по этому вопросу не находят особого отклика у биологов. Такое положение объясняется в первую очередь совершенно неудовлетворительным методологическим уровнем подавляющего большинства соответствующих палеоэкологических исследований.

В палеонтологических исследованиях, касающихся глобальных экологических кризисов, анализ процессов, происходящих в биоценозах прошлого, обычно подменяется статистическими данными о числе вымерших и возникших видов, родов и семейств в различных группах организмов на отдельных этапах геологической истории. Основная цель такого анализа сводится к определению момента геологической истории, к которому приурочены максимальные изменения в биосе. Наиболее крупные изменения, затрагивающие большинство групп животных и растений, харак-

теризуются как катастрофические. Полученные результаты сопоставляются с данными об изменениях физико-географической и геологической обстановки. При этом фактически любое выявленное изменение выдвигается в качестве ведущего фактора, ответственного за региональную или глобальную перестройку биоты. В некоторых случаях прибегают к гипотезам о действии космических факторов.

Трудно дать рациональную оценку подобным теориям, во всяком случае в них сильно недооценивается значение процессов, происходивших в самой биоте и выражавшихся, в частности в появлении новых групп организмов. Видимо, переоценивается и роль абиотических факторов, вызывавших якобы избирательное вымирание целых групп организмов более или менее одновременно на всей планете. Этим же абиотическим изменениям в отдельных работах приписывается роль факторов, обусловивших не только вымирание, но и возникновение новых групп.

Иногда полагают, что сдержанное отношение биологов к такого рода идеям объясняется неподготовленностью многих ортодоксальных эволюционистов к принятию выводов геологии о реальности периодических внешних воздействий среды на ход эволюционного процесса. В действительности для большинства современных эволюционистов неприемлема лишь предвзятая идея о том, что такого рода внешние воздействия и вызывают изменчивость организмов, и определяют ход эволюции. Естественному отбору сторонники этой идеи отводят второстепенную роль по сравнению с прямым влиянием факторов среды. Такого рода взгляды в биологии не нашли подтверждения при экспериментальной проверке.

Одно из немногих исследований глобального биоценотического кризиса, в котором предпринята попытка серьезного анализа процессов, происходивших в биоценозах в критическое время, выполнено в Палеонтологическом институте АН СССР, где изучались пути преобразования мезозойской (меловой) континентальной биоты в кайнозойскую (палеогеновую): коэволюция цветковых растений и насекомых-опылителей; разрушение древних биоценозов в результате вторжения возникших групп организмов; экспансия реликтовых форм в обедненных и полуразрушенных биоценозах; процессы перестройки и обновления этих биоценозов и др. В результате исследования установлено, что воздействие факторов внешней среды опосредуется биотическими факторами. При этом изменения физико-географической обстановки преимущественно благоприятствуют расселению одних организмов и ограничению численности других и способствуют ускорению хода эволюции в определенном направлении. Оказалось возможным анализировать пути преобразования биоты, не прибегая к гипотезам об ударном воздействии абиотических факторов, имевшем катастрофический характер и одновременно вызывавшем бурную изменчивость и эволюцию выживающих организмов.

Наилучшим образом значение палеонтологических исследова-

ний для биологии сформулировал И. И. Шмальгаузен: «...перед палеонтологией открываются совершенно безграничные перспективы исследований, которые должны вскрыть всю конкретную историю эволюционных преобразований мира организмов и ее общие закономерности. Эти вопросы могут решаться только на основании данных об ископаемых организмах» [1195, с. 13].

С ростом наших знаний обрисовываются новые области приложения палеонтологии к биологии. Так, в последние десятилетия, когда значение мероприятий, направленных на охрану природы, стало очевидным, все яснее необходимость получения точных сведений о состоянии животного и растительного мира различных регионов к началу хозяйственной деятельности человека. Это становится одним из стимулов развития четвертичной палеонтологии, и исследования в этой области привлекают внимание самых широких кругов зоологов и ботаников.

Биология, находя в палеонтологии решение многих своих проблем, оказывает в свою очередь сильнейшее воздействие на развитие буквально всех направлений палеонтологии [1039]. Можно утверждать, что в тех разделах палеонтологии, в которых по каким-либо причинам связь ее с современной биологией ослабевает, уровень проводимых исследований определенно понижается. Это отрицательно отражается не только на теоретических построениях, но и на решении палеонтологией практических вопросов — как биологии, так и прежде всего геологии.

8.4. ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ

Учение о биосфере занимает одно из центральных мест в современном естествознании и в жизни человеческого общества. Объединяя множество научных, технических, социальных и философских проблем, оно составляет, по существу, целую систему естественноисторического миропонимания.

Палеонтология и цикл геологических наук — дисциплины по своей сути исторические — способны ставить и решать эволюционные вопросы биосферной проблематики.

Из казалось бы противоречивых высказываний В. И. Вернадского о том, что биосфера «геологически вечна», и о том, что существовали «былые биосферы», следует лишь вывод, что гениальный основоположник учения изначально акцентировал внимание на развитии, эволюции биосферы. Былые биосферы ныне понимаются в смысле былых (исторических) состояний биосферы «вообще», или панбиосферы Б. С. Соколова [992]. Мегабиосфера — структурный (т. е. составной) результат панбиосферы [153]. Современная биосфера — геологически мгновенный временной срез геологически вечной и вечно изменяющейся панбиосферы.

Потенциальная возможность проследить становление современной биосферы, охарактеризовать ее былые состояния на временных срезах, отстоящих от современности на сотни и тысячи

миллионов лет, показать долговременную динамику биосферного процесса — все это составляет фундаментальную задачу палеонтологии в учении о биосфере, а также задачи смежных «палеонаук»: палеобиогеохимии, палеобиохимии, палеоклиматологии, палеогеографии и др. Без понимания процесса эволюции биосферы невозможен взгляд в будущее, прогнозирование развития современного биосферного процесса.

Одним из существенных является вопрос о происхождении биосферы и начале «работы» живого вещества. До последнего времени казались логически вероятными и даже необходимыми представления о существовании добиосферного состояния нашей планеты. Проведены многочисленные эксперименты по моделированию условий и процессов, которые могли привести к возникновению жизни на Земле. Вместе с тем реальных геологических свидетельств существования «добиосферной» Земли до настоящего времени не получено. Уже самые древние породы стратисферы (3760 млн. лет), образованные в субаквальных условиях, свидетельствуют о наличии биологического фракционирования изотопов углерода. Показано также, что уже на стадии допланетного вещества, т. е. на стадии догеологической «формы движения материи», могли возникнуть органические соединения, достаточно разнообразные и в достаточных количествах, чтобы обеспечить возникновение жизни. И в этой ситуации вопрос о «начале» биосферы ставится в прямую связь с общепhilosophическим вопросом о сущности жизни и о границе между химической и биологической эволюцией.

Согласно представлениям А. И. Опарина [781], началом жизни является возникновение наипростейшей клетки — протобионта. Однако в последние годы накапливается все больше фактов о том, что основные атрибуты жизни (образование ДНК, хиральность аминокислот, генетический код) могли возникнуть значительно раньше; для начала их геологической и геохимической работы необязательно присутствие свободной воды. Считать эту стадию биосферой или «предбиосферой» зависит от того, что считать жизнью, биотой. По-видимому, нельзя исключить вероятность того, что возникновение Земли как геологического тела и возникновение биосферы могли быть одновременными процессами или двумя сторонами одного процесса. Именно в этом плане может найти свое реальное подтверждение гениальное положение В. И. Вернадского о том, что «биосфера геологически вечна» [166].

В настоящее время все более осознается неразрывность биосферы и Земли (как геологического и космического тела), что находит свое выражение в таких направлениях научных исследований, как «геобиология», «биогеология», а в самые последние годы «теория Геи» [1893].

Палеонтология как наука о формах существования и развития живого вещества планеты в исследованиях биосферного плана обеспечивает прежде всего создание общего «биологического кар-

каса» исследований. В первую очередь это изучение разнообразия биотической составляющей панбиосферы. Традиционные систематические, палеофаунистические и палеофлористические исследования, выполненные многими поколениями палеонтологов, позволяют говорить, что многие особенности эволюции биотического компонента былых биосфер стали известны. Нет ни одной более или менее крупной группы ископаемых организмов, для которой не существовало бы более или менее обоснованных *sigillum vitae* в виде филетических древ или схем исторической последовательности существовавших форм. Однако если такие построения и удовлетворяют интересы частной или общей филогенетики, теории биологической эволюции и важным для практической стратиграфии и геологии приложениям, то для понимания эволюции биосферы необходимо определение новых направлений исследований и синтез накопленных сведений.

Изучение разнообразия и эволюции биотического компонента биосферы — лишь одно из направлений. Поскольку функционирование биосферы в большой степени зависит от притока энергии и «качества» ее переработки биотой, то основные этапы эволюции биосферы логично связывать с энергетикой живого вещества.

Широко распространено мнение, что примитивными и наиболее древними формами жизни являются анаэробные бактерии, способные извлекать энергию для своей жизнедеятельности в бескислородной среде за счет энергии химических связей. Эти представления основаны не на геологических свидетельствах, а на постулате об исходно бескислородной восстановительной первичной атмосфере Земли, который, как считали, соответствует космогоническим представлениям. Однако в последнее время все большее число сторонников завоевывают представления об окислительном характере первичной атмосферы Земли, конечно, лишь относительно богатой кислородом.

Поскольку первое углистое вещество, проблематические микроорганизмы и следы их жизнедеятельности с большей или меньшей достоверностью обнаружены в породах возрастом 3760 млн лет (Исуа в Гренландии), а первые строматолиты (с их микробитами) — свидетельства фотосинтезирующей деятельности организмов — в породах возрастом 3500 млн лет (Норт Пол и Онфервахт в Южной Африке) и 3560 млн лет (Варравуна в Австралии), то проблематический этап анаэробной энергетики биосферы мог составлять на Земле лишь около 200—250 млн. лет, а возможно, и менее, учитывая малую точность радиологических определений. Можно также полагать, что такой этап на планетной стадии вообще отсутствовал, так как и до появления строматолитов могли существовать фотоавтотрофные организмы, не обладавшие свойством карбонатной биоминерализации, не оставившие следов своего существования и не обязательно способные к фотосинтезу с выделением кислорода.

Более определенно фиксируется этап «прокариотной энергетики» биосферы (возраст 3760—1900 млн лет). Энергетические и

трофические цепи живого вещества планеты на этом этапе не ясны. Можно полагать, что они были не очень сложны, если судить об этом на основе деятельности современных бактерий. Геохимическая и геологическая работа современных прокариот весьма разнообразна, однако несомненно, что сфера их активности и биосферные функции существенно иные, чем в прошлом, когда они были единственными обитателями планеты.

Появление эвкариот (1900 млн лет назад); возникновение многоклеточных организмов (~900 млн лет); развитие процессов биоминерализации у животных (570 млн лет); заселение суши растениями и животными, появление настоящих почв (~400 млн лет); появление покрытосеменных растений (~130 млн лет); появление ноосферы — события, разграничивающие основные этапы прогрессивного развития биосферы.

В последние годы повысился интерес к изучению ископаемых микробов не только в таксономическом плане, но и в плане исследований влияния микроорганизмов на процессы выветривания, накопления и преобразования осадков. Появилось особое направление исследований, получившее название геомикробиология. Возможно, на этом пути будет решена одна из интереснейших проблем докембрия — образование джеспиллитов. Парадоксальность этого феномена заключается в том, что необходимо найти источник кислорода для перевода колоссальных количеств железа в оксидную форму при дефиците кислорода в атмосфере и в воде на этом этапе развития Земли. Сведения о докембрийской эволюции биосферы обобщены в специальной работе [1996, 1536]; см. также 2.7 и 7.2.

Выделение этапов развития биосферы отражает появление новых способов утилизации энергии (возникновение новых групп организмов), которые удлиняли и усложняли энергетические цепи, расширяя сферу воздействия живого на объекты и процессы неорганического мира. Это способствовало все более полной интеграции живого и косного вещества биосферы и вызывало качественные изменения ее геологических и геохимических функций.

Эволюция биотической компоненты биосферы приводила к смене определенных типов и состава осадков, к появлению новых типов биогенных пород, к изменению их локализации на земной поверхности и скоростей осадконакопления.

Связи между эволюционными событиями в биоте и изменениями внешних оболочек планеты сложны. Лишь немногие самые общие закономерности этих связей известны и могут быть доказаны. Можно назвать несколько рубежей, на которых наиболее крупные события в биоте во времени совпадают с изменениями характера процесса осадконакопления, что может быть обусловлено причинно-следственной связью.

В докембрии начало накопления шунгитов, появление многозональных подводных кор выветривания и исчезновение джеспиллитов в целом совпадают с появлением и развитием эвкариот. Наиболее яркий пример подобной связи — появление и завоева-

ние суши высшими растениями, развитие латеритных кор выветривания и начало угленакопления (со среднего девона). Огромное геологическое значение имело массовое появление форм с минерализованным скелетом в начале палеозоя, что привело к перестройке геохимического цикла целого ряда элементов и возникновению рифовых сообществ, в которых ярко проявлена средообразующая функция живого вещества.

Таким образом, в настоящее время мы знаем и можем комплексно интерпретировать только наиболее общие и наиболее крупные биосферные события. Биосферные последствия появления, вымирания и смены более мелких групп органического мира (типов, классов, отрядов и т. д.) еще ждут своего объяснения. Несомненно, что эти последствия будут определяться не таксономическим рангом группы, а ее местом в структуре определенных экосистем. Роль той или иной группы организмов в биосферном процессе связана в конечном счете с ее местом в цепи преобразования энергии, в частности в пищевой цепи. В связи с этим необходимо значительно более детальное, чем это делалось до сих пор, выявление сообществ ископаемых организмов, занимавших различное место в пищевых пирамидах палеоэкосистем.

Одним из первых шагов в этом направлении является создание экологических классификаций для таксонов различного ранга. Основой построения таких классификаций служат детальный морфофункциональный анализ и целенаправленные тафономические исследования, выявление разнообразия жизненных форм в отдельных таксономических группах. Обобщение этих материалов позволит вычленить для определенных временных промежутков ряды сообществ, характерные для различных палеобассейнов, провести их ранжирование по роли в пищевой цепи. На этом пути палеофаунистика, которая в настоящее время служит в основном целям биогеографии, сможет рассматриваться в качестве биологии палеоморей. Прослеживание динамики в колебаниях разнообразия, в смене сообществ, отражающих изменения среды, позволит оценить прошлые состояния отдельных экосистем и биосферы в целом и динамику («палеомониторинг») биосферных процессов.

Наиболее распространенный метод изучения истории биоты фанерозоя — выявление изменений в таксономическом разнообразии и проведение исследований на уровне таксонов разного ранга [2135, 2274, 2277, 2278, 2285, 2338, 2417]. Наиболее детальная суммарная кривая изменения разнообразия морских беспозвоночных на уровне семейств, выраженная в количестве семейств на 1 млн лет, приведена на рис. 34. Как видно, быстрое возрастание разнообразия в начале палеозоя на протяжении 100—150 млн лет впоследствии сменяется периодом медленного роста. Интерпретация этой кривой может быть различной. «Дефицит» таксонов ранга семейства в начале палеозоя может быть связан, например, с недостаточной изученностью этого интервала (в этом случае рост разнообразия — артефакт). Возможно также, что начало палеозоя характеризовалось растянутым во времени появлением в ске-



Рис. 34. Схема изменения разнообразия на уровне семейств в течение венда и фанерозоя. По Дж. Дж. Сепкоски с упрощением

летной форме различных групп фауны, а не их возникновением. Это могло быть и действительным увеличением разнообразия до некоторого «насыщения», после которого происходила лишь смена таксонов без роста их суммарного числа. Является ли эта глобальная картина свидетельством того, что общая биомасса живого вещества в биосфере изменялась весьма незначительно? Или все адаптивные зоны моря были освоены уже в раннем палеозое?

Не имеет пока определенного ответа и вопрос, чем обусловлено глобальное периодическое поступление в литосферу органического вещества (эпохи угленакопления, образования горючих сланцев, биогенного карбонатообразования и т. д.) — колоссальным увеличением биомассы некоторых организмов, с утилизацией которой не справлялись редуценты, или элиминацией редуцентов и распадом существовавшей ранее пищевой и энергетической пирамиды, или особыми условиями захоронения?

Рассмотрение общей картины динамики изменений разнообразия на протяжении фанерозоя (см. рис. 34) позволяет сделать вывод об устойчивой тенденции его прогрессивного роста. Это свидетельствует не только о том, что поток жизни на Земле с момента возникновения никогда не прерывался, но и о том, что физические условия среды на планете никогда не выходили за параметры, исключающие существование жизни. Например, глобальная температура поверхности на протяжении 3,5 млрд лет не поднималась выше 100°C и не опускалась ниже 0°C .

Строго говоря, с астрономической точки зрения вовсе не обязательно сохранение таких условий даже на протяжении фанерозоя. Так, по астрономическим данным, интенсивность солнечной радиации с момента возникновения Земли возросла не менее чем на 25 %. Увеличение содержания кислорода в атмосфере до 25 % неизбежно приведет к гибели практически всей наземной растительности из-за пожаров. В случае глобального увеличения концентрации солей в океане до 6 % погибнет большая часть морской биоты. Однако палеонтологические и другие данные показывают, что таких колебаний параметров физических условий на Земле не было. Причиной этого, вероятно, является существование биосферы, обладающей мощной, до конца не оцененной средообразующей функцией.

Земная биота характеризуется не только удивительным свойством приспособления к широкому спектру физических условий среды, но и способностью изменять сами физические условия, не допуская их перехода за пределы, исключающие существование жизни. С возникновением ноосферы способности живой материи изменять условия своего существования многократно возросли, и нужно надеяться, что эти способности не будут использованы против нее. Палеонтологические данные, интерпретируемые в таком контексте, могут служить источником оптимизма.

Одна из наиболее характерных черт эволюции биосферы — периодичность всех протекавших в ней процессов. Давно установлена периодичность тектонической и эффузивной магматической деятельности, скорости расширения морского дна, инверсий магнитного поля, изменений уровня океана, процессов осадконакопления и образования осадочных полезных ископаемых, климатических изменений.

Периодичность в развитии биоты проявляется в разных аспектах и изучается различными методами. При исследовании современных форм установлены периодические колебания численности популяций (волны жизни) — процесс, которому придается существенное значение в эволюции видов. На ископаемом материале практически во всех группах прослежены периодические изменения таксономического разнообразия, периоды замедленного и «взрывного» формообразования, выявлена периодичность в изменении целых комплексов организмов — политаксонные и олиготаксонные интервалы А. Фишера и М. Артура [1581], — установлены периоды глобального разрушения рифовых сообществ, предшествовавшие смене их таксономической структуры. Палеоэкологическое изучение брахиопод позволило показать существование 12 сменяющихся на протяжении фанерозоя сообществ донных неритических организмов [1362].

В последние годы наибольшее внимание уделяется изучению периодов вымирания — проблеме, которая давно волнует умы ученых. Особенности современного этапа исследований — существенно более детальная изученность разнообразия организмов вблизи критических интервалов, более точные их возрастные датировки, значительно более глубокий анализ многих особенностей биотических и абиотических событий, запечатленных в разнообразных свойствах пород в этих интервалах, включая использование многочисленных химических анализов пород, математическое моделирование эволюционных процессов и другие методы [13, 2128, 2129].

На протяжении фанерозоя обычно выделяют пять-шесть «великих» вымираний разного возраста — на границе кембрия и ордовика (500 млн. лет), ордовика и силура (435 млн лет), франа и фамена (около 360 млн лет), перми и триаса (около 230 млн лет), мела и палеогена (65 млн лет), — а также несколько менее крупных вымираний. По крайней мере, одно биотическое событие аналогичного плана известно в докембрии (в середине венда).

Наличие глубоких кризисных явлений в биоте и биосфере на указанных рубежах можно считать твердо установленным фактом.

Как известно, нет недостатка в гипотезах, пытающихся объяснить как сам факт вымираний, так и их повторяемость. Пожалуй, общим недостатком всех гипотез, которые могут обсуждаться на научном уровне, является тенденция объяснить периодичность биотических и других событий и процессов в биосфере единой универсальной причиной. В некоторых случаях делаются попытки выстроить цепь причинно-следственных связей, взаимодействие между отдельными звеньями которой помогает объяснить периодичность процессов. Чаще всего в качестве универсальной причины рассматривается периодичность космических явлений: период обращения вокруг центра галактики ($260 + 25$ млн лет); вертикальные осцилляции положения Солнечной системы относительно плоскости Галактики (33 ± 3 млн лет) [2121]. Хорошо известно влияние 11-летнего цикла солнечной активности на климатические колебания и некоторые процессы в земной биоте. Исследования последних лет направлены на уточнение временных интервалов различных периодических процессов, происходивших в прошлом, и выявление связей между ними. Так, по керну глубоководного бурения на протяжении плейстоцена установлено совпадение температурных колебаний, содержания карбоната в осадках и интенсивности магнитного поля [1827]. Однако вряд ли правомерны заключения о простой причинно-следственной связи между разнородными периодическими процессами в биосфере. Как видно на схеме (рис. 35), ни одно из существенных событий в биоте на протяжении фанерозоя нельзя однозначно объяснить изменениями физических процессов; в то же время каждое из событий может с равным успехом получить объяснение различными изменениями. По-видимому, мы все более подходим к пониманию того, что периодичность всех природных процессов и явлений — необходимое свойство их существования и развития. И, вероятно, нельзя сводить закономерности периодичности процессов одного уровня к периодичности явлений другого уровня, их взаимосвязь не обязательно взаимообусловлена.

Все биотические события, включая закономерности эволюционного процесса, его темпы и внутреннюю периодичность, протекают в пределах конкретных экосистем, зависят от состояния последних, имеющих собственную периодичность развития. В свою очередь периодические и непериодические внешние факторы влияют на развитие экосистем по-разному, в зависимости от того, на каком уровне «зрелости» находятся экосистемы, какова их биотическая структура.

Биосферные события, фиксируемые палеонтологическими, седиментологическими и другими методами, — результат сложных констелляций различных периодических процессов разного уровня. Поэтому вполне вероятно, что однотипные события в биоте (например, «великие вымирания», фиксируемые по изменениям таксономического разнообразия) могут иметь совершенно

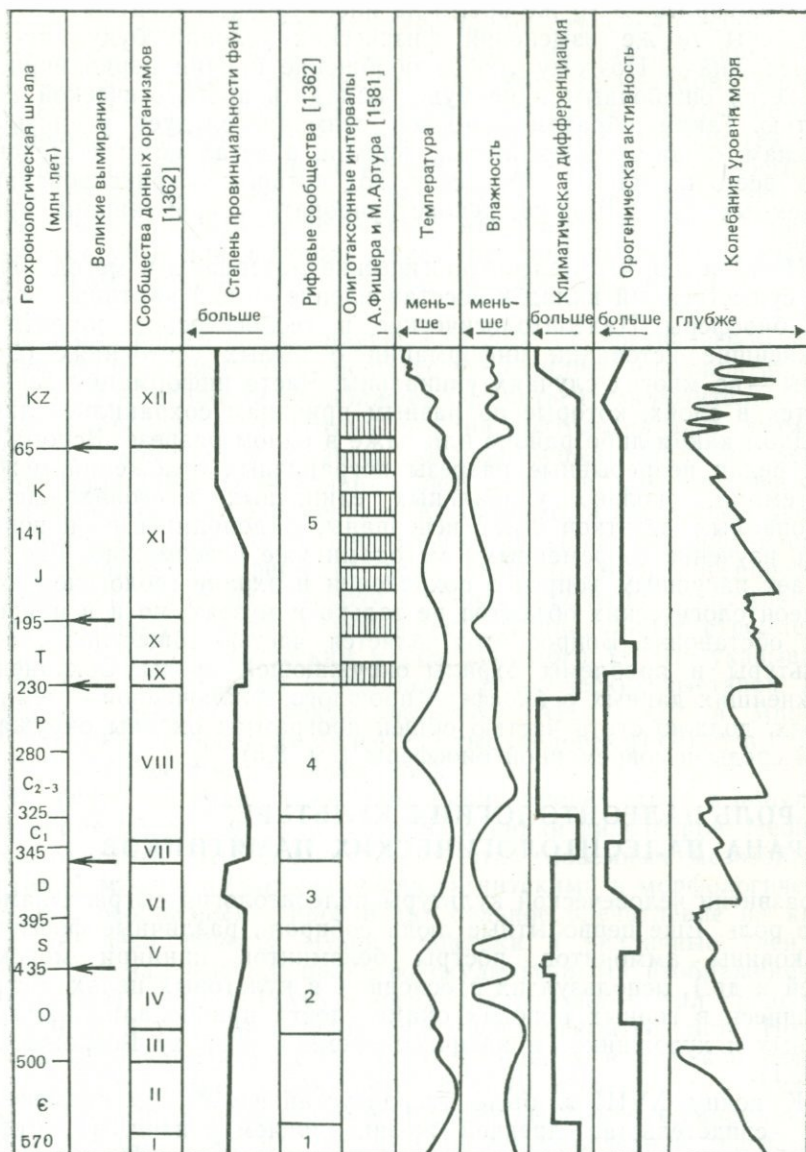


Рис. 35. Динамика изменения параметров биоты и абнотической среды в течение фанерозоя. По А. Буко с дополнениями по Э. Хэллему

разную причину как периодического, так и непериодического характера. В одних случаях они могут быть обусловлены широкой регрессией, связанной, например, с увеличением скорости спрединга или усилением горообразовательных процессов. В других случаях сходное влияние на биоту может оказать падение круп-

ного метеорита. В то же время на ином уровне развития биоты и биосферы те же изменения физических условий будут проявляться иначе. Поэтому любое обобщение причин периодичности окажется ошибочным и не будет обладать прогностической ценностью. Таким образом, основное внимание следует уделять не поискам общих универсальных причин, а детальному исследованию всего комплекса процессов, ход которых, зафиксированный в земных слоях, можно реконструировать современными методами.

Несомненно, что палеонтологические материалы и методы вносят существенный вклад в восстановление общей картины эволюции биосферы. Палеонтологические и геологические объекты — важнейшие источники информации о былых состояниях биосферы — во многих случаях уникальны. Часто информация заключается в слоях, которые по разным причинам сохранились лишь в одном каком-либо районе или даже в одном разрезе. Вспомним, как редки непрерывные разрезы пограничных отложений между системами, сколько уникальных единичных местонахождений ископаемых остатков были исчерпаны, и дополнить ее и повторить изучение современными методами уже невозможно. Все это делает насущным вопрос о сохранении и охране геологических и палеонтологических объектов не только в музеях, но и в природной обстановке. Вопрос этот является частью общечеловеческой культуры и проблемы охраны окружающей среды. Сохранение важнейших данных о биосфере прошлого, заключенной в земных слоях, должно стать частью общей программы охраны окружающей среды и современной биосферы (см. 8.5).

8.5. РОЛЬ ПАЛЕОНТОЛОГИИ В КУЛЬТУРЕ.

ОХРАНА ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ ПАМЯТНИКОВ

В развитии человеческой культуры палеонтология сыграла заметную роль. Еще первобытные люди собирали различные фоссилии (раковины аммонитов, ростры белемнитов, панцири морских ежей и др.), используя их в основном в культовых целях. Встречавшиеся в горных породах окаменелости привлекали внимание ученых и художников в античное время и в эпоху Возрождения (см. 1).

К концу XVIII в. было твердо установлено, что окаменелости — свидетельства древней жизни, причем жизни, в которой преобладали организмы, отличные от современных. В первой половине XIX в. ни одна естественноисторическая частная коллекция (которые в то время собирали не только натуралисты, но и многие видные государственные деятели, поэты и художники) не обходилась без фоссилий.

Большое влияние на культурную жизнь Европы оказала состоявшаяся в 1830 г. дискуссия между Ж. Кювье и Э. Жоффруа Сент-Илером по вопросу о единстве организации животных [17]. При доказательстве своей теории Э. Жоффруа Сент-Илер приво-

дил не только данные о сходстве плана строения моллюсков и насекомых с организацией позвоночных, но также опирался на результаты изучения ископаемых (юрских) крокодилов Нормандии, которые, по его мнению, были весьма близки, хотя и не тождественны современным. В одной из газет того времени так оценивалось значение этой дискуссии: «Обсуждаемые вопросы, помимо их научного интереса, по своему характеру таковы, что захватывают воображение всякого мыслящего человека, привлекают все умы, для которых живая природа является обильным источником эмоций — поэтических, философских и религиозных» [17].

В наше время, когда научные знания об органическом мире глубокого геологического прошлого умножились многократно, интерес к палеонтологии продолжает оставаться исключительно высоким и прежде всего потому, что палеонтология дает возможность ознакомиться с жизнью, которая существовала на Земле сотни миллионов и миллиарды лет назад и по своим формам была непохожа на современную. Кроме того, в обстановке экологического кризиса, когда нормальное функционирование и само существование биосферы со всем разнообразием органических форм поставлено под угрозу и вопросы охраны окружающей среды интересуют многих людей, естественно, растет стремление к знакомству с органическим миром прошлого. На это указывает, в частности, небывалый успех палеонтологических выставок. Например, палеонтологическую выставку АН СССР в Японии в 1973—1974 гг. посетило более 900 тыс. человек [1170], а в 1978—1979 гг. — более 3 млн человек [758].

В печати, по радио и на телевидении многих стран в популярной форме обсуждается вопрос о вымирании динозавров. Необходимо отметить, что реконструкции этих наземных мезозойских рептилий, многие из которых были гигантскими и морфологически весьма своеобразными, производят сильное впечатление на каждого человека (многие музеи, зоопарки и различные «ленды» имеют специальные площадки со скульптурными изображениями динозавров). Путь в науку многих палеонтологов был предопределен интересом к динозаврам еще в юношеском возрасте. Новый толчок к появлению сенсационных сообщений в широкой печати дали исследования палеонтологов и геохимиков, которые указывают на вероятность того, что причиной великого вымирания на рубеже мела и палеогена (когда исчезли последние динозавры, другие рептилии мезозоя, а также многие беспозвоночные) могло быть столкновение Земли с крупным космическим телом — астероидом или кометой [847, 1567].

Отражением значительного интереса к палеонтологии среди неспециалистов является существование большого отряда любителей, особенно в странах Западной Европы, США и Японии. Такие научно-популярные журналы, как «Rocks and Minerals» (США), «Aufschluss», «Mineralien Magazin» (ФРГ), «Minéraux et fossiles» (Франция), регулярно публикуют для любителей-пале-

онтологов материалы по региональной палеонтологии, методам сбора, препарирования и выделения окаменелостей, по таксономии и биостратиграфии. Для палеонтологов-любителей издаются даже специальные книги [538]. В ряде стран, особенно в Японии и США, находки уникальных по сохранности фоссилий или неизвестных ранее форм, сделанные непрофессиональными палеонтологами, поступают в распоряжение специалистов и тем самым становятся достоянием науки. В СССР палеонтологов-любителей немного, это главным образом школьники старших классов. Уже многие годы в Москве исключительным успехом пользуется выставка «Удивительное в камне», которая содержит и палеонтологический раздел.

Документальные свидетельства древней жизни занимают значительную часть экспозиций крупнейших естественноисторических музеев Великобритании, ГДР, ФРГ, США, Франции и других стран. В СССР любой биологический, природоведческий или краеведческий музей содержит геолого-палеонтологический раздел. В музеях всего мира хранится свыше 100 млн. ископаемых [1564], которые представляют собой громадную научную и общекультурную ценность.

Немалую помощь палеонтологические исследования могут оказать и при изучении ранних этапов истории человечества. При датировке континентальных толщ Восточной Африки, содержащих остатки наиболее древних гоминид (возраст которых превышает 3 млн лет), и при восстановлении условий их накопления в значительной степени используют палеонтологические данные. То же можно сказать и об изучении палеолитического человека — определение объектов охоты, рыбной ловли и т. д. Кроме того, палеонтология позволяет выявить места добычи использовавшегося для изготовления орудий кремня, установить геологический возраст содержащих его горизонтов, пути обмена.

Применение микропалеонтологического метода при изучении белокаменных соборов Древней Руси оказалось весьма плодотворным. Исследования фузулинид в их каменных блоках показали, что для построек использовался среднекаменноугольный известняк, добывающийся недалеко от Москвы в нескольких каменноломнях на р. Пахре [169, 1111].

Только палеонтология дает надежные свидетельства органической эволюции, громадной длительности геологической истории, взаимосвязи изменений организмов и окружающей среды, древности происхождения человека.

Очевидно, что для каждого современного человека необходимо знакомство с палеонтологией и с теми этапами развития жизни на Земле и основными закономерностями эволюции органического мира, которые в совокупности позволяют получить представление о сложной истории биосферы и нашей планеты в целом [2215].

Большое значение палеонтологии для науки и практики (см. 8.1) и уникальный характер многих находок диктуют необходимость крайне бережного отношения к палеонтологическим доку-

ментам. Они должны сохраняться как в музеях [1152], так и непосредственно в природе. В ряде местонахождений известны исключительные по сохранности отдельные фоссилии и целые их комплексы, дающие представление о населении части морского бассейна (Золенгофен в ФРГ) или целого озера (Каратау в СССР). Уникальное местонахождение среднекембрийских бесскелетных (мягкотелых) животных на территории Национального Парка Йохо (Канада) описано М. Шварцбахом [1158].

Охрана таких местонахождений, заключающих бесценные научные материалы, от разрушения при разработке карьеров, водной эрозии и выветривания, вандализма неумелых собирателей окаменелостей крайне необходима. Несмотря на то что во многих странах, в том числе и в СССР, приняты законы об охране природы, памятников археологии и культуры, положение в этой области неудовлетворительно. Число объектов, которые реально охраняются, весьма мало. Например, западногерманские профессиональные палеонтологи и любители в течение длительного времени ведут борьбу за сохранение карьера Мессель и организацию в нем (на базе уникального местонахождения ископаемых остатков среднеэоценовых животных и растений) музея под открытым небом [1605]. Динозаврам благодаря широкой популярности повезло больше. Динозавровые национальные парки давно созданы в США (например, знаменитый заповедник в шт. Юта). На территории СССР открыты уникальные местонахождения следов динозавров в Грузии, где они уже охраняются, и на юге Туркмении, где создание специального заповедника необходимо [937]. В Узбекистане организован Китабский геологический заповедник, имеющий также и палеонтологическое значение. Недавно аналогичный заповедник (первый в Западной Европе) создан во Франции (на территории деп. Альпы, Верхний Прованс); основные объекты охраны — местонахождения юрских и меловых ископаемых животных [2182].

В рамках Всесоюзного палеонтологического общества создана секция по охране палеонтологических памятников. Работа секции строится на основе существующего в нашей стране законодательства, позволяющего включить в состав охраняемых объектов большое число важных в научном и познавательном отношении палеонтологических памятников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абельсон Ф. Х. Геохимия органических веществ.— В кн.: Геохимические исследования. М., 1961, с. 106—137.
2. Аберративный полиморфизм у *Drosophila fasciata* Meig. (syn.— *melanogaster* Meig)/Н. П. Дубинин, Д. Д. Ромашев, М. А. Гептнер и др.— Биол. журн., 1937, т. 6, № 2, с. 311—354.
3. Абрамова С. А., Марченко О. Ф. К вопросу о классификации форм-рода *Vlttatina* Lub. и форм с ребристым телом и воздушными мешками.— В кн.: Систематика и методы изучения ископаемых пыльцы и спор. М., 1964, с. 49—52.
4. Автоматизированные системы в геологических исследованиях.— Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер., 1977, т. 290.
5. Агаев М. Г. Экспериментальная эволюция. Л., Изд-во ЛГУ, 1978.
6. Азарян Н. Р. О прижизненных повреждениях и патологии раковин аммонитов.— Изв. АН АрмССР. Сер. Науки о Земле, 1978, т. 31, № 2, с. 8—12.
7. Айала Ф. Механизмы эволюции.— В кн.: Эволюция. М., 1981, с. 33—65.
8. Айала Ф., Макдональд Дж. Роль регуляторных генов в адаптивной эволюции.— В кн.: Вопросы общей генетики. М., 1981, с. 92—107 (Тр. 14-го Междунар. генетич. конгр., М., 1978).
9. Акимов Ю. А. К вопросу эволюции строения летучих терпенов у растений.— В кн.: Хемосистематика и эволюционная биохимия высших растений. М., 1982, с. 6—9.
10. Аксарина Н. А. Probivalvia — новый класс древнейших моллюсков.— В кн.: Новые данные по геологии и полезным ископаемым Западной Сибири. Томск, 1968, вып. 3, с. 77—86.
11. Алексеев Ю. Г. Нектон. Киев, Наукова думка, 1976.
12. Александр Р. Биомеханика. М., Мир, 1970.
13. Алексеев А. С. Методические основы количественного анализа изменений таксономического разнообразия органического мира во время «великих вымираний». — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1983, т. 58, № 6, с. 126—136.
14. Алексеев А. С., Вишневский Л. Е. Конодонты в Учкургонской эвгеосинклинальной зоне Южной Ферганы.— Докл. АН СССР, 1979, т. 245, № 5, с. 1177—1180.
15. Алексеев А. С., Найдин Д. П. Нарушения слоистости осадков литоральными беспозвоночными.— Литология и полезные ископаемые, 1973, № 4, с. 44—55.
16. Амитров О. В. О возрастных изменениях у нового вида трохид.— Палеонтол. журн., 1961, № 4, с. 40—49.
17. Амлинский И. Е. Жоффруа Сент-Илер и его борьба против Кювье. М., Изд-во АН СССР, 1955.
18. Андрусов Н. И. Избранные труды. М., Изд-во АН СССР, 1961—1963, т. 1, 2.
19. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., Медицина, 1968.
20. Анохин П. К. Философские аспекты теории функциональной системы. М., Наука, 1978.
21. Анохин П. К. Узловые вопросы теории функциональной системы. М., Наука, 1980.
22. Антомонов Ю. Г. Моделирование биологических систем. Киев, Наукова думка, 1977.
23. Антонов А. С. Мы похожи, но насколько. М., Знание, 1975. Новое в жизни, науке и технике. Сер. биол., № 10.
24. Анфинсен К. Молекулярные основы эволюции. М., Изд-во иностр. лит., 1962.
25. Арендт Ю. А. Регрессивные явления у криноидей гипокринид.— В кн.: Тез. докл. XII сессии Всесоюз. палеонтол. об-ва. Л., 1966, с. 3, 4.

26. Аристов В. А. Кому принадлежали конодонты.— Природа, 1984, № 2, с. 114—115.
27. Аристов В. А., Чернышук В. П. Переотложенные комплексы конодонтов как индикаторы геологических событий.— Изв. АН СССР. Сер. геол., 1985, № 7, с. 53—61.
28. Архипов Ю. В., Барсков И. С. О наутилидах со сложно рассеченной перегородочной линией.— Докл. АН СССР, 1970, т. 195, № 2, с. 464—466.
29. Астауров Б. Л. Генетика пола.— В кн.: Актуальные вопросы современной генетики. М., 1966, с. 65—113.
30. Астауров Б. Л. Исследование наследственных нарушений билатеральной симметрии в связи с изменчивостью одинаковых структур в пределах организма.— В кн.: Наследственность и развитие. М., 1974, с. 54—109.
31. Астауров Б. Л. Экспериментальная модель происхождения раздельно-полых полиплоидных видов у животных.— В кн.: Наследственность и развитие. М., 1974, с. 151—165.
32. Астафьев А. К. Философские аспекты синтеза понятий в технике и биологии (на примере теории надежности). Л., Наука, 1978.
33. Астрова Г. Г. Мшанки борщовского и чортковского горизонтов Подольи. М., Наука, 1964.
34. Астрова Г. Г. История развития, система и филогения мшанок. Отряд Терпостомата. М., Наука, 1978 (Тр. ПИН АН СССР, т. 169).
35. Атлас пороодообразующих организмов. М., Наука, 1973.
36. Афанасьев Г. А., Мананков И. Н. О псевдопорах брахиопод.— В кн.: Палеонтология. Стратиграфия. М., 1980, с. 67—72 (Международ. геол. конгр. XXVI Сес. Докл. Сов. геол.).
37. Ахведиани Е. Г. Явления индивидуальной изменчивости у некоторых Cardiidae черноморского плиоцена.— В кн.: Общие вопросы эволюционной палеобиологии. Тбилиси, 1968, вып. 4, с. 41—48.
38. Ахведиани Е. Г. Явления рекапитуляции в онтогенезе плиоценовых кардий.— В кн.: Общие вопросы эволюционной палеобиологии. Тбилиси, 1973, вып. 7, с. 33—46.
39. Бабков В. В. Системный стиль в изучении естественного отбора.— В кн.: Системные исследования. М., 1981, с. 404—419.
40. Багдасарян К. Г. Параллельная изменчивость и гомеоморфия у некоторых миоценовых кардий.— Сообщ. АН ГрузССР, 1974, т. 76, № 3, с. 741—744.
41. Багдасарян Л. Л. Результаты микропалеофитологического исследования нефтей и пластовых вод.— В кн.: Микрофоссилии древнейших отложений. М., 1973, с. 62—67.
42. Баев А. А. Химические основы жизни.— В кн.: Октябрь и наука. М., 1977, с. 417—435.
43. Балкашина Е. И., Ромашев Д. Д. Генетическое строение популяции *Drosophila*.— Биол. журн., 1935, т. 4, № 1, с. 81—106.
44. Балковский Б. Е. Цифровой политомический ключ для определения растений.— Ботан. журн., 1960, № 1, с. 64—70.
45. Балковский Б. Е. Цифровой политомический ключ для определения растений. Киев, Наукова думка, 1964.
46. Бараш М. С. Четвертичная палеоокеанология Атлантики.— В кн.: 27 Международ. геол. конгр., Москва, 4—14 авг. 1984 г. Доклады, т. 3. Палеоокеанология. Коллоквиум 03. М., 1984, с. 130—139.
47. Барсков И. С. Микроструктура слоев скелета белемнитид и их сопоставление со слоями наружной раковины других моллюсков.— Палеонтол. журн., 1972, № 4, с. 52—61.
48. Барсков И. С. Об изучении структуры скелета цефалопод.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1972, т. 46, № 6, с. 147, 148.
49. Барсков И. С. Микроструктура слоев скелета *Sepia* и *Spirula* и их сопоставление со слоями раковины других моллюсков.— Палеонтол. журн., 1973, № 3, с. 3—13.
50. Барсков И. С. Изучение структуры скелета цефалопод.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1973, т. 47, № 4, с. 97—108.
51. Барсков И. С. Биохимические и микроструктурные методы в палеонто-

логии.— В кн.: Итоги науки и техники. Стратиграфия и палеонтология. М., 1975, т. 6, с. 5—59.

52. Барсков И. С. Геометрическая форма раковины ископаемых цефалопод и ее биологическое значение.— В кн.: Основные направления применения математических методов в палеонтологии. Кишинев, 1979, с. 16—18.

53. Барсков И. С. Об эволюции онтогенеза цефалопод.— В кн.: Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. М., 1982, с. 61—79.

54. Барсков И. С. Биоминерализация и эволюция.— Палеонтол. журн., 1982, № 4, с. 5—13.

55. Барсков И. С. Палеонтологические аспекты биоминерализации.— В кн.: 27 Междунар. геол. конгр. Москва, 4—14 авг. 1984 г. Доклады, т. 2. Палеонтология. М., 1984, с. 60—66.

56. Барсков И. С. Строение перламутра белемнитид (цефалопода) и его диагенетические изменения.— В кн.: 27 Междунар. геол. конгр. Москва, 4—14 авг. 1984 г. Тезисы докл., т. 1. М., 1984, с. 240.

57. Барсков И. С. Конодонты в современной геологии.— В кн.: Итоги науки и техники. Общая геология. М., 1985, т. 19, с. 93—221.

58. Батюшков Ф. Д. Творчество.— В кн.: Энциклопедический словарь. СПб., изд. Ф. А. Брокгауз и И. А. Ефрон, 1901, т. 32А, с. 729—730.

59. Баширов Л. В. Строение раковины и онтогенетическое развитие палеогеновых орбитондов.— Вopr. микропалеонтол., 1964, вып. 8, с. 175—189.

60. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., Сов. наука, 1952.

61. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., Наука, 1964, т. 1, 2.

62. Беклемишев К. В., Зезина О. Н. Актуалистический и исторический подход к биогеографии океана.— Изв. АН СССР. Сер. геол., 1972, № 11, с. 147—151.

63. Белозерский А. Н. Молекулярная биология — новая ступень познания природы. М., Сов. Россия, 1970.

64. Белокрыс Л. С. Изменчивость замка у сарматских мактрин Борисфенского залива.— Палеонтол. журн., 1963, № 3, с. 39—48.

65. Белокрыс Л. С. Об эволюции сарматских мактрин в Борисфенском заливе.— Палеонтол. журн., 1963, № 1, с. 11—34.

66. Белоусов Л. Д. Целостные и структурно-динамические подходы к онтогенезу.— Журн. общ. биол., 1979, т. 40, № 4, с. 514—529.

67. Белоусов Л. В. Введение в общую эмбриологию. М., Изд-во МГУ, 1980.

68. Бельды Г. Б., Олейников А. Н. Автоматизация диагностического поиска в палеонтологии.— В кн.: Применение математических методов в палеонтологии. Кишинев, 1970, с. 59—68.

69. Беляев Д. К. Дестабилизирующий отбор.— В кн.: Развитие эволюционной теории в СССР. Л., 1983, с. 266—277.

70. Беляева Н. В. Количественное распределение планктонных фораминифер в осадках Атлантического океана.— Океанология, 1970, т. 10, № 6, с. 1016—1027.

71. Бендукидзе Н. С. К экологии, онтогенезу и систематике представителей верхнемелового рода *Diploctenium* Goldfuss.— В кн.: Склерактинии мезозоя СССР. М., 1965, с. 20—24.

72. Берг А. И., Спиркин А. Г. Кибернетика и диалектико-материалистическая философия.— В кн.: Проблемы философии и методологии современного естествознания. М., 1973, с. 139—146.

73. Берг Л. С. Номогенез или эволюция на основе закономерностей.— Тр. Георг. ин-та, 1922, т. 1.

74. Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л., Наука, 1977.

75. Берг Р. Л. Типы полиморфизма.— Вестн. Ленингр. гос. ун-та, 1957, № 21, сер. биол., вып. 4, с. 115—139.

76. Берг Р. Л., Ляпунов А. А. Предисловие.— В кн.: Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, 1968, с. 5—13.

77. Бергсон А. Творческая эволюция. М.—СПб., Русская мысль, 1914.

78. Беркнер Л., Маршалл Л. Кислород и эволюция.— Земля и Вселенная, 1966, № 4, с. 32—39.
79. Берлин Т. С., Хабаков А. В. Химико-аналитические определения отношения кальция и магния в рострах белемнитид как метод оценки температур среды обитания в морях мелового периода СССР.— Геохимия, 1966, № 11, с. 1359—1364.
80. Берлин Т. С., Хабаков А. В. Результаты сравнения Са/Mg отношений и температур по изотопам $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ в рострах юрских и раннемеловых белемнитид.— Геохимия, 1970, № 8, с. 971—978.
81. Бернал Дж. Д. Возникновение жизни. М., Мир, 1969.
82. Бернар К. Жизненные явления, общие животным и растениям. С.-Пб., Изд. И. И. Билибина, 1878.
83. Биогеография мезозоя.— В кн.: Итоги науки и техники. Стратиграфия. Палеонтология. М., 1979, т. 9, с. 120—122.
84. Биогеография палеозоя.— В кн.: Итоги науки и техники. Стратиграфия. Палеонтология. М., 1976, т. 7.
85. Биогеохимия океана. М., Наука, 1983.
86. Биостратиграфия нижней части ордовика Северо-Востока СССР и биогеография конца раннего ордовика/М. Н. Чугаева, В. А. Иванова, М. М. Орадовская, В. Н. Яковлев, Наука, 1973 (Тр. ГИН АН СССР, вып. 213).
87. Бляхер Л. Я. Проблемы морфологии животных. Исторические очерки. М., Наука, 1976.
88. Бобров Е. Г. Линней, его жизнь и труды. М.—Л., Наука, 1957.
89. Богословская М. Ф. Артиские амmonoиды Среднего Урала. М., Изд-во АН СССР, 1962 (Тр. ПИН АН СССР, т. 87).
90. Богословский Б. И. Девонские амmonoиды. М., Наука, 1969—1971, ч. I, II (Тр. ПИН АН СССР, вып. 124, 127).
91. Богословский Б. И. Ранний онтогенез и происхождение климений.— Палеонтол. журн., 1976, № 2, с. 41—50.
92. Боявленская О. В. Принципы систематизации строматопороидей.— В кн.: Древние Spidaria. Новосибирск, 1974, с. 20—27 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 201).
93. Бозуш О. И. Морфология и возможные родственные связи салебрид.— В кн.: Проблематики фанерозоя. М., 1981, с. 5—9.
94. Бозуш О. И., Юферев О. В. Этапность развития верхнекаменноугольных фаун биогеографических поясов и проблема планетарных подразделений верхнего карбона.— Тр. ИГиГ СО АН СССР, 1976, вып. 285, с. 48—51.
95. Бодылевский В. И. К экологии рода *Narpa*.— Ежегодн. Всесоюз. палеонтол. об-ва, 1956, т. 15, с. 37—49.
96. Бондаренко О. Б. Типы морфогенеза гелиолитоидей.— Палеонтол. журн., 1975, № 3, с. 3—10.
97. Бондаренко О. Б. Об астогенетическом методе изучения колониальных кишечнополостных (на примере гелиолитоидей).— Палеонтол. журн., 1975, № 2, с. 17—27.
98. Бондаренко О. Б. Бластогенез у силурийского коралла *Laminoplasma calyculata* (LDM).— Докл. АН СССР, 1976, т. 229, № 5, с. 1227—1229.
99. Бондаренко О. Б. Полиморфизм у палеозойских табулятоморфных кораллов.— Палеонтол. журн., 1978, № 2, с. 23—35.
100. Бондаренко О. Б. Изменчивость и асто-филогенетическое развитие некоторых позднесилурийских гелиолитоид Подольского Приднестровья.— Палеонтол. журн., 1978, № 4, с. 13—31.
101. Бондаренко О. Б. Соотношение онто-, гистеро-, асто- и филогенеза у ископаемых колониальных кораллов.— В кн.: Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. М., 1982, с. 3—25.
102. Бондаренко О. Б. Цикломорфоз палеозойских табулятоморфных кораллов.— Вестн. Моск. гос. ун-та. Сер. Геология, 1985, № 5, с. 28—34.
103. Бондаренко О. Б., Минжин Ч. Позднеордовикские гелиолитоиды Центральной Монголии.— Палеонтол. журн., 1980, № 1, с. 31—46.
104. Бондаренко О. Б., Минжин Ч. Изменчивость и морфогенез позднеордовикских кораллов *Propora speciosa*.— Палеонтол. журн., 1981, № 1, с. 10—20.

105. Бондаренко О. Б., Стасинська А. Б. Астогенез и морфогенез силурийского рода *Laminoplasmia* (кораллы-гелиолитоидеи).— Вестн. Моск. гос. ун-та. Сер. Геология, 1976, № 6, с. 27—33.
106. Борисяк А. А. Проблемы филогенеза в палеонтологии.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1946, № 6, с. 595—614.
107. Борисяк А. А. Новый представитель халикотериев из третичных отложений Казахстана. М., Изд-во АН СССР, 1946. (Тр. ПИН АН СССР, т. 13, вып. 3).
108. Борисяк А. А. Основные проблемы эволюционной палеонтологии. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1947.
109. Борисяк А. А. Избранные труды. М., Наука, 1973.
110. Боркин Л. Я. Проблема моно- и полифилии в эволюционной теории.— В кн.: Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970 годы). Л., 1983, с. 405—421.
111. Боркин Л. Я., Ларевский И. С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных.— Журн. общ. биол., 1980, т. 41, № 4, с. 485—506.
112. Боровиков Л. И. Значение палеонтологического метода для поисков месторождений полезных ископаемых.— В кн.: Современные задачи палеонтологии и биостратиграфии в развитии минерально-сырьевой базы. Л., 1984, с. 22—26.
113. Борхвардт В. Г. Соотношение хрящевой и костной стадий в эволюции тел позвонков.— Архив анат., гистол. и эмбриол., 1969, т. 57, № 9, с. 111—118.
114. Борхвардт В. Г. Морфогенез и эволюция осевого скелета. Л., Изд-во ЛГУ, 1982.
115. Боуэн Р. Палеотемпературный анализ. Л., Недра, 1969.
116. Браун А. А., Михайлов В. П. О творческом синтезе теории тканевой эволюции А. А. Заварзина и Н. Г. Хлопина.— В кн.: Тр. VI Всесоюз. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, 1985 г. Харьков, 1961, т. 1, с. 526—530.
117. Брахиоподы и палеогеография карбона Кузнецкой котловины/Т. Г. Сарычева, А. Н. Сокольская, Г. А. Безносова и др. М., Изд-во АН СССР, 1963 (Тр. ПИН АН СССР, т. 95).
118. Бриллюэн Л. Наука и теория информации. М., Физматгиз, 1960.
119. Брода Э. Эволюция биоэнергетических процессов. М., Мир, 1978.
120. Брукс Дж., Шоу Дж. Геохимия споропollenина.— В кн.: Междунар. геохим. конгр., Москва, 20—25 июля 1971 г. М., 1971, с. 981 (Тез. докл., т. 2).
121. Буко А. Эволюция и темпы вымирания. М., Мир, 1979.
122. Букреева С. Н. О регенерации у девонских табулят.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1980, т. 55, № 4, с. 136.
123. Бутин Р. В. Ископаемые водоросли протерозоя Карелии.— В кн.: Остатки организмов и проблематика протерозойских образований Карелии. Петрозаводск, 1966, с. 34—63.
124. Бушинский Г. И. Геология бокситов. М., Недра, 1975.
125. Быстров А. П. Опыт реконструкции некоторых представителей северодвинской фауны.— Тр. ПИН АН СССР, 1935, т. 4, с. 289—299.
126. Быстров А. П. Прошлое, настоящее, будущее человека. Л., Медгиз, 1958.
127. Быстров А. П., Ефремов И. А. *Benthosuchus sushkini* Efr.— лабиринтодонт из эотриаса реки Шарженги. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940 (Тр. ПИН АН СССР, т. 10, вып. 1).
128. Бычков Ю. М., Дагис А. С. Позднетриасовая фауна Корякского нагорья и ее значение для палеогеографических и палеотектонических построений.— В кн.: Стратиграфия, фауна и флора триаса Сибири. М., 1984, с. 8—17 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 600).
129. Бэр К. М. История развития животных. М., Изд-во АН СССР, 1950 т. 1, с. 211—370.
130. Бэр К. М. Об искусственной и естественной классификации животных и растений.— Анналы биологии, 1959, т. 1, с. 367—383.
131. Вавилов М. Н., Алексеев С. Н. Онтогенетическое развитие и внутреннее строение среднетриасового рода *Aristoptychites*.— Палеонтол. журн., 1979, № 3, с. 49—56.
132. Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной измен-

чивости. Линнеевский вид как система.— В кн.: Избранные произведения. Л., 1967, т. 1.

133. Вайнштейн Б. А. О принципах построения естественной системы.— Зоол. журн., 1970, т. 49, № 12, с. 1749—1757.

134. Валлизер О. Глобальные события и эволюция.— В кн.: 27 Междунар. геол. конгр. Москва, 4—14 авг. 1984 г. Доклады, т. 2. Палеонтология. М., Наука, 1984, с. 67—71.

135. Вальков А. К. Биостратиграфия нижнего кембрия востока Сибирской платформы. М., Наука, 1982.

136. Вальков А. К., Сысов В. А. Ангустиокреиды кембрия Сибири.— В кн.: Стратиграфия и палеонтология протерозоя и кембрия востока Сибирской платформы. Якутск, 1970, с. 74—100.

137. Валуявичюс Ю. Ю. Акантоды наровского горизонта Главного девонского поля. Вильнюс, Мокслас, 1985.

138. Ванчуров И. А. О решении классификационных задач в палеонтологии математическими методами.— Тр. ВНИГНИ, 1973, вып. 135, с. 34—48.

139. Ванчуров И. А. О взаимосвязи признаков в процессе роста организмов.— Палеонтол. журн., 1975, № 3, с. 127—132.

140. Вартпатрикова Э. Г. Термины «палеонтология» и «палеобиология» (историческая справка).— В кн.: Общие вопросы эволюционной палеобиологии. Тбилиси, 1975, вып. 8, с. 50—58.

141. Василевич В. И. Ценоквант как наименьшая пространственная единица растительного покрова.— Бот. журн., 1973, т. 58, № 9, с. 1241—1251.

142. Васильев С. Активность отражения в неживой природе.— В кн.: Ленинская теория отражения в свете развития науки и практики. София, 1981, с. 56—68.

143. Васильков Б. П. Жизненные формы грибов-макромицетов.— В кн.: Новости систематики низших растений. Л., 1974, т. 11, с. 40—54.

144. Васина Р. А. Следы жизнедеятельности животных в докембрии.— В кн.: Итоги науки и техники. Стратиграфия. Палеонтология. М., 1974, т. 6, с. 85—92.

145. Вассоевич Н. Б. О некоторых флишевых текстурах (знаках).— Тр. Львовского геол. об-ва. Сер. геол., 1953, т. 3, с. 17—85.

146. Вассоевич Н. Б. Исходное вещество для нефти и газа.— В кн.: Происхождение нефти и газа и формирование их месторождений. М., 1972, с. 39—70.

147. Вассоевич Н. Б. Литология и органическая геохимия.— В кн.: Органическое вещество современных и ископаемых осадков и методы его изучения. М., 1974, с. 16—32.

148. Вассоевич Н. Б., Амосов Г. А. Изменение нефти в земной коре. Л., Гостоптехиздат, 1953.

149. Вассоевич Н. Б., Гусева А. Н., Лейфман И. Е. Биогеохимия нефти.— Геохимия, 1976, № 7, с. 1075—1083.

150. Вассоевич Н. Б., Гусева А. Н., Лейфман И. Е. Молекулярная биогеохимия фоссилизации органического вещества.— В кн.: Тез. докл. VIII Междунар. конгр. по органич. геохимии. М., 1977, т. 1, с. 121, 122.

151. Вассоевич Н. Б., Гусева А. Н., Лейфман И. Е. Значение молекулярной палеонтологии и молекулярной биогеохимии для развития осадочно-миграционной теории образования нефти.— В кн.: Современные задачи палеонтологии и биостратиграфии в развитии минерально-сырьевой базы. Свердловск, 1980, с. 19—21 (Тез. докл. XXVI сессии Всесоюз. палеонтол. об-ва).

152. Вассоевич Н. Б., Гусева А. Н., Лейфман И. Е. Молекулярная биогеохимия, генезис горючих ископаемых.— В кн.: Седикахиты на разных этапах литогенеза. М., 1982, с. 16—18.

153. Вассоевич Н. Б., Иванов А. Н. О биосфере и мегабиосфере.— Журн. общ. биол., 1983, т. 44, № 3, с. 291—303.

154. Вахрамеев В. А. Закономерности распространения и палеоэкологии мезозойских хвойных Cheirolepidiaceae.— Палеонтол. журн., 1970, № 1, с. 19—34.

155. Вахрамеев В. А. Время образования Атлантического океана по палеонтологическим данным.— В кн.: Проблемы тектоники земной коры. М., 1981, с. 29—37.

156. Вахрамеев В. А., Долуденко М. П. Верхнеюрская и нижнемеловая флора Бурейнского бассейна. М., Изд-во АН СССР, 1961 (Тр. ГИН АН СССР, вып. 54).
157. Вахрамеев В. А., Котова И. З. Древние покрытосеменные и сопутствующие им растения из нижнемеловых отложений Забайкалья.— Палеонтол. журн., 1977, № 4, с. 101—109.
158. Вахрамеев В. А., Мейн С. В. Флоры и климаты Евразии в геологическом прошлом.— Природа, 1970, № 11, с. 32—41.
159. Вейсман А. Лекции по эволюционной теории. Пг., А. Ф. Девриен, 1918.
160. Вендская система. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование. М., Наука, 1985.
161. Верзилин Н. Н., Верзилин Н. Н. Круговороты углерода и кислорода в связи с будущим биосферы.— Вестн. Ленингр. гос. ун-та, 1976, № 18, с. 24—33.
162. Верзилин Н. Н., Окнова Н. С. Изменение воздействия неживого вещества на литогенез в связи с эволюцией биосферы.— В кн.: Эволюция осадочного процесса в океанах и на континентах. М., 1983, с. 204—208.
163. Веригин Б. В. Эмбриогенез рыб и общая теория индивидуального развития организмов.— Вопр. ихтиологии, 1970, т. 10, вып. 2 (61), с. 237—254.
164. Вернадский В. И. Очерки геохимии. М.—Л., Гореонефтеиздат, 1934.
165. Вернадский В. И. Избранные сочинения. М., Изд-во АН СССР, 1960, т. 5.
166. Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М., Наука, 1965.
167. Вернадский В. И. Размышления натуралиста. Пространство и время в неживой и живой природе. М., Наука, 1975.
168. Веселовский В. Н. О сущности живой материи. М., Мысль, 1971.
169. Викторов А. М., Заягинцев Л. И. Белый камень. М., Наука, 1981.
170. Винер Н. Кибернетика или управление и связь в животном и машине. М., Наука, 1983.
171. Виноградов А. П. Химический элементарный состав организмов моря.— Тр. биогеохим. лаб. АН СССР, 1935, ч. 2, вып. 4, с. 6—225.
172. Виноградов А. П. Химический элементарный состав организмов моря.— Тр. биогеохим. лаб. АН СССР, 1944, вып. 6, с. 5—273.
173. Виноградов А. П. Введение в геохимию океана. М., Наука, 1967.
174. Виноградов В. И. Сколько лет Океану.— Природа, 1975, № 12, с. 50—57.
175. Возин В. Ф. Яйцевые капсулы химер из триаса Якутии.— Геол. и геофиз., 1968, № 8, с. 67—77.
176. Войновский-Кригер К. Г. О «конечных чашках» табулят и некоторых проблемах «определенного роста» у ископаемых кораллов.— Палеонтол. журн., 1970, № 2, с. 105—107.
177. Войновский-Кригер К. Г. Изменчивость кораллов *Cyathoclisia coniseptum* (Keis.) из турнейских отложений западного склона Урала.— В кн.: Ругозы и строматопоридеи палеозоя СССР, М., 1971, вып. 2, с. 42—55.
178. Волкова Н. А. О природе и классификации микрофоссилий растительного происхождения из докембрия и нижнего палеозоя.— Палеонтол. журн., 1965, № 1, с. 13—25.
179. Волкова Н. А. О находке докембрийских спор с тетрадным рубиом.— В кн.: Междунаро. геол. конгресс. 25 сессия. Докл. сов. геологов. Палеонтология. Морская геология. М., Наука, 1976, с. 14—18.
180. Вологдин А. Г. Археоприаты и водоросли кембрия Байкальского нагорья. М., Изд-во АН СССР, 1962 (Тр. ПИН АН СССР, т. 93).
181. Вологдин А. Г. Крибрициаты — новый класс археоциат.— Докл. АН СССР, 1964, т. 157, № 6, с. 1391—1394.
182. Вологдин А. Г. Крибрициаты кембрия СССР. М., Наука, 1966 (Тр. ПИН АН СССР, т. 109).
183. Волькенштейн М. В. Биофизика. М., Наука, 1981.
184. Воробьева Э. И. Ризодонные кистеперые рыбы Главного девонского поля СССР. М., Изд-во АН СССР, 1962 (Тр. ПИН АН СССР, т. 94).
185. Воробьева Э. И. К вопросу о соотношении кости и хряща в филоге-

незе древнейших низших позвоночных.—Журн. общ. биол., 1975, т. 36, № 3, с. 361—371.

186. Воробьева Э. И. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб. М., Наука, 1977 (Тр. ПИН АН СССР, т. 163).

187. Воробьева Э. И. Состояние и перспективы изучения морфологии позвоночных.—В кн.: Матер. пленума науч. совета по проблеме биологических основ освоения, реконструкции и охраны животного мира. Тбилиси, 1979, с. 77—89.

188. Воробьева Э. И. Филогенетические аспекты палеонтологии.—Журн. общ. биол., 1980, т. 41, № 4, с. 507—521.

189. Воробьева Э. И. Параллелизм и конвергенция в эволюции кистеперых рыб.—В кн.: Морфологические аспекты эволюции. М., 1980, с. 7—28.

190. Воробьева Э. И. Об эволюции хряща в скелете древних анамний.—Архив анат., гистол., эмбриол., 1981, т. 80, № 6, с. 83—87.

191. Воробьева Э. И. К вопросу смены экзоскелета у кистеперых рыб.—Докл. АН СССР, 1981, т. 256, № 2, с. 459—464.

192. Воробьева Э. И. Эволюционная морфология и теория эволюции.—В кн.: Морфология и эволюция животных. М., 1986, с. 5—29.

193. Воробьева Э. И., Медведева И. М. Академик Иван Иванович Шмальгаузен и проблема целостности в биологии.—В кн.: Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., 1982, с. 3—11.

194. Воробьева Э. И., Обручев Д. В. Подкласс *Sarcopterygii*. Мясолопастные.—В кн.: Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы. М., 1964, с. 268—322.

195. Воробьева Э. И., Цессарский А. А. К происхождению позвонков у низших Tetrapoda.—Журн. общ. биол., 1986, т. 47, № 6, с. 735—747.

196. Воронов А. Г. Биогеография. М., Изд-во МГУ, 1963.

197. Воронцова М. А., Лионозер Л. Д. Бесполое размножение и регенерация. М., Советская наука, 1957.

198. Всесоюзное палеонтологическое общество. Справочник. Л., Наука, 1984.

199. Вульф Е. В. Историческая география растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1944.

200. Вулых П. В. Морфогенез *Janetella* gen. nov. нового семейства гелиолитоид.—Палеонтол. журн., 1980, № 4, с. 39—44.

201. Вялов О. С. Следы жизнедеятельности организмов и их палеонтологическое значение. Киев, Наукова думка, 1966.

202. Вялов О. С. О звездчатых проблематиках.—Ежегодник Всесоюз. палеонтол. об-ва, 1968, т. 18, с. 326—343.

203. Вялов О. С. Ископаемые остатки свидетельств размножения и рождения.—Палеонтол. сб., 1971, № 8, вып. 2, с. 42—57.

204. Вялов О. С. О копролитах.—Палеонтол. сб., 1974, № 10, вып. 2, с. 88—100.

205. Вялов О. С. Ископаемые следы питания насекомых.—Палеонтол. сб., 1975, № 12, с. 147—155.

206. Вялов О. С. О нижних и верхних биоглифах.—Изв. АН СССР. Сер. геол., 1976, № 10, с. 130—132.

207. Вялов О. С. Фавреины (копролиты ракообразных) из турона низовьев р. Амударьи.—Палеонтол. сб., 1978, № 15, с. 58—67.

208. Вялов О. С. Ископаемые следы жизнедеятельности рептилий.—Ежегодник Всесоюз. палеонтол. об-ва, 1982, т. 25, с. 214—227.

209. Вялов О. С. Новая находка яйцевых капсул эласмобранхий *Palaeoxyris*.—В кн.: Палеонтология и стратиграфия фанерозоя Украины. Киев, 1984, с. 99—102.

210. Габуния Л. К. Следы динозавров. М., Изд-во АН СССР, 1958.

211. Габуния Л. К. Луи Долло. М., Наука, 1974.

212. Габуния Л. К., Меладзе Г. К. Внутривидовая изменчивость у *Hirpation*.—В кн.: XI науч. сессия ин-та палеобиол. План работы и тезисы докл. Тбилиси, 1965, с. 20, 21.

213. Габуния Л. К., Мчелидзе Г. А. Об изменчивости некоторых групп ископаемых организмов и ее связи с воздействием факторов среды.—В кн.: Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980, с. 73—77.

214. Галл Я. М. И. И. Шмальгаузен и проблема факторов эволюции. Историко-биол. исслед. М., 1980, № 8, с. 106—123.
215. Гамбарян П. П. Бег млекопитающих. Приспособительные особенности органов движения. Л., Наука, 1972.
216. Гарутт В. Е., Метельцева Е. П., Тихомиров Б. А. Новые данные о пище шерстистого носорога в Сибири.—В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., 1970, с. 113—125.
217. Гатцук Л. Е. Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения.—Тр. МОИП. Отд. биол., 1976. Т. 42, с. 55—130.
218. Гаузе Г. Ф., Смарагдова Н. П. Потеря в весе и смертность у правозавитых и левозавитых особей улитки *Fruticicola lantzi*.—Зоол. журн., 1939, т. 18, № 2, с. 154—161.
219. Гаффрен Г. Происхождение предбиологических систем. М., Мир, 1966.
220. Геккель Э. Основной биогенетический закон.—В кн.: Э. Геккель, Ф. Мюллер. Избранные работы. М.—Л., 1939, с. 169—187.
221. Геккер Р. Ф. Палеобиологические наблюдения над нижнесилурийскими беспозвоночными.—Ежегодник Русск. палеонтол. об-ва, 1928, т. 7, с. 47—86.
222. Геккер Р. Ф. Положение и инструкция для исследований по палеоэкологии. М.—Л.—Новосибирск, 1933, 40 с.
223. Геккер Р. Ф. Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного девонского поля: Очерки по эволюции и экологии населения палеозойских морей Русской платформы.—Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, 1935, т. 4, с. 159—280.
224. Геккер Р. Ф. Отложения, фауна и флора Главного девонского поля.—В кн.: Фауна Главного девонского поля. М., 1941, т. 1, с. 17—84.
225. Геккер Р. Ф. Наставление для исследований по палеоэкологии. М., Изд-во АН СССР, 1954.
226. Геккер Р. Ф. Введение в палеоэкологию. М., Гостеолтехиздат, 1957.
227. Геккер Р. Ф. Направления развития и методы палеоэкологических исследований в СССР.—Congr. Geol. Intern. XX Sess., Mexico, 1956. Mexico, 1958, Sect. VII, p. 11—24.
228. Геккер Р. Ф. О направлениях и методах палеоэкологических исследований водных фаун.—Изв. вузов. Геология и разведка, 1959, № 1, с. 3—12.
229. Геккер Р. Ф. Ископаемая фация гладкого каменного морского дна.—Тр. Ин-та геол. АН ЭССР, 1960, вып. 5, с. 199—227.
230. Геккер Р. Ф. За полное использование палеонтологии в геологической практике.—В кн.: Значение биосферы в геологических процессах. Вопросы взаимосвязи палеонтологии и тектоники. М., 1962, с. 51—62 (Тр. V и VI сессий Всесоюз. палеонтол. об-ва.)
231. Геккер Р. Ф. Современное состояние изучения следов вымерших беспозвоночных (палеоихнология беспозвоночных).—В кн.: Вопросы закономерностей и форм развития органического мира. М., 1964, с. 178—192.
232. Геккер Р. Ф. О прижизненных связях организмов геологического прошлого.—В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М., 1966, с. 14—30.
233. Геккер Р. Ф. Экологический аспект в палеонтологии и экологическая систематика.—В кн.: 23 сессия Междунар. геол. конгр. Докл. сов. геологов. Проблемы палеонтологии. М., 1968, с. 7—17.
234. Геккер Р. Ф. История и содержание палеоэкологии.—В кн.: Очерки по истории экологии. М., 1970, с. 218—284.
235. Геккер Р. Ф., Осипова А. И., Бельская Т. Н. Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии. М., Изд-во АН СССР, 1962.
236. Геологический словарь. М., Гостеолтехиздат, 1955, т. 2.
237. Гептнер В. Г. Предисловие.—В кн.: Кэйн А. Вид и его эволюция. М. Изд-во иностр. лит., 1958, с. 5—11.
283. Герасименко Л. М., Крылов И. Н. Посмертные изменения цианобактерий в водорослево-бактериальных пленках термальных источников Камчатки.—Докл. АН СССР, 1983, т. 272, № 1, с. 201—203.
239. Герасимов М. М. Восстановление лица по черепу (современный и ископаемый человек). М., Изд-во АН СССР, 1955 (Тр. Ин-та этнографии АН СССР. Нов. сер., т. 28).

240. Герман Т. Н., Тимофеев Б. В. Митоз у древних водорослей.— В кн.: Микрофитофоссилии протерозоя и раннего палеозоя СССР. Л., 1974, с. 5—6.
241. Герцен А. И. Письма об изучении природы. М., Госполитиздат, 1944.
242. Гершензон С. М. «Мобилизационный резерв» внутривидовой изменчивости.— Журн. общ. биол., 1941, т. 2, № 1, с. 85—107.
243. Гершензон С. М. Экспериментальное исследование естественного отбора в мутантных популяциях *Drosophila viriles*.— Журн. общ. биол., 1941, т. 2, № 3, с. 395—415.
244. Гершензон С. М. Роль естественного отбора в распространении и динамике меланизма у хомяков (*Cricetus cricetus* L.).— Журн. общ. биол., 1946, т. 7, № 2, с. 97—127.
245. Гершкович И. Генетика. М., Наука, 1968.
246. Гинзбург А. И., Лапо А. В., Летушова И. А. Рациональный комплекс петрографических и химических методов исследования углей и горючих ископаемых. Л., Недра, 1977.
247. Глесснер М. Ф. Эдиакарская фауна и ее место в эволюции.— В кн.: Корреляция докембрия. М., 1977, т. 1, с. 257—261.
248. Гликман Л. С. Эволюция меловых и кайнозойских ламноидных акул. М., Наука, 1980.
249. Гниловская М. Б. Древнейшие Metaphyta.— В кн.: Междунар. геол. конгр. 25 сессия. Докл. сов. геологов. Палеонтология. Морская геология. М., 1976, с. 10—14.
250. Годри А. Палеонтология. СПб., 1896.
251. Голованов Н. Г. Ископаемые тритериеноиды.— Природа, 1969, № 7, с. 59—61.
252. Голубев С. Н. Онтогенетические изменения и эволюционные тенденции раннекембрийских спиральных гастропод Pelagiellacea.— Палеонтол. журн., 1976, № 2, с. 34—50.
253. Голубев С. Н. Реальные кристаллы в скелетах кокколитофорид. М., Наука, 1981.
254. Голубев С. Н. Двойникование кристаллов в скелетах организмов.— Палеонтол. журн., 1983, № 2, с. 3—11.
255. Голубовский М. Д. Некоторые аспекты взаимодействия генетики и теории эволюции.— В кн.: Методологические и философские проблемы биологии. Новосибирск, 1981, с. 69—92.
256. Голубовский М. Д. Критические исследования в области генетики.— В кн.: Александр Александрович Любищев. Л., 1982, с. 52—65.
257. Гольдшмидт Р. Механизм и физиология определения пола. М.—Пг., 1923.
258. Горбаренко С. А., Николаев С. Д., Попов С. В. Факторы, влияющие на изотопный состав кислорода карбоната раковин каспийских моллюсков.— Сб. работ Ин-та биол. моря Дальневост. науч. центра АН СССР, 1975, № 4, с. 159—166.
259. Горбачик Т. Н. Изменчивость и микроструктура стенки раковины *Globigerinelloides algeriana*.— Палеонтол. журн., 1964, № 4, с. 32—37.
260. Горбачик Т. Н. Развитие раннемеловых планктонных фораминифер.— В кн.: Стратиграфия и палеонтология мезо-кайнозойских отложений юга СССР и Средиземноморья. М., 1978, с. 95—114 (Геология и полезные ископаемые Азии, Африки и Латинской Америки, вып. 3).
261. Горбачик Т. Н. Основные закономерности развития среднеюрских — раннемеловых планктонных фораминифер.— В кн.: Закономерности исторического развития ископаемых организмов. М., 1982, с. 53—68.
262. Горбачик Т. Н., Манцурова В. Н. Внутреннее строение раковины и онтогенез раннемеловых представителей рода *Globospirillina* (Foraminifera).— Вестн. Моск. гос. ун-та. Сер. геол., 1979, № 2, с. 33—44.
263. Горленко В. М., Дубинина Г. А., Кузнецов С. И. Экология водных микроорганизмов. М., Наука, 1977.
264. Горючие сланцы. Л., Недра, 1980.
265. Грамм М. Н. К изучению онтогенеза ископаемых остракод.— Палеонтол. журн., 1966, № 3, с. 51—73.

266. Грамм М. Н. Отпечатки аддуктора триасовых интереллид (Ostracoda) Приморья и некоторые вопросы теории филэмбриогенеза.— Палеонтол. журн., 1970, № 1, с. 88—103.
267. Грамм М. Н. Неотения и направленность эволюции отпечатка аддуктора остракод.— В кн.: Материалы эволюц. семинара. Дальневост. научн. центр АН СССР. Т. 1. Владивосток, 1973, с. 31—41.
268. Грамм М. Н., Познер В. М. Морфология и онтогенез отпечатков аддуктора палеозойских остракод *Scrobicula scrobiculata*.— Палеонтол. журн., 1972, № 3, с. 99—105.
269. Грант В. Эволюция организмов. М., Мир, 1980.
270. Грегори В. К., Кольберт Э. Г. О принципах эволюции, иллюстрируемых на примере отрядов млекопитающих.— В кн.: Памяти академика А. Н. Северцова. М.—Л., 1939, т. 1, с. 114—136.
271. Григорьева А. Д. Продуктиды казанского яруса Русской платформы и условия их существования. М., Изд-во АН СССР, 1962 (Тр. ПИН АН СССР, т. 92).
272. Григорьева А. Д. Фенетические исследования ископаемых популяций.— В кн.: Фенетика популяций. М., 1982, с. 24—29.
273. Григорьева А. Д., Грунт Т. А., Сарычева Т. Г. Палеонтология и фенетика.— Физиол. и популяцион. экол. животных. 1978, № 5/7, с. 22—28.
274. Гриценко В. П. Известковые капсулы планул силурийских гелиолитидей.— В кн.: Тез. докл. IV Всес. симпози. по ископ. кораллам. Тбилиси 17—21.IV.78 г. Тбилиси, 1978, с. 24.
275. Громова В. Н. К вопросу о виде в палеонтологии.— Палеонтол. журн., 1959, № 1, с. 6—14.
276. Грубов В. И., Улзийхутаг Н. *Selaginella sanguinolenta* (L.) Spring.— эдификатор.— Ботан. журн., 1973, т. 58, № 12, с. 1807—1808.
277. Грунт Т. А. Микроструктура раковины брахиопод отряда Athyridida.— Палеонтол. журн., 1982, № 4, с. 21—35.
278. Гуляева Н. Д., Арефьев О. А., Петров А. А. Пентациклические углеводороды C_{27} — O_{39} в бурых углях.— В кн.: Накопление и преобразование органического вещества современных и ископаемых осадков. М., 1978, с. 158—162.
279. Гуляева Н. Д., Арефьев О. А., Петров А. А. Реликтовые углеводороды твердых каустобиолитов.— В кн.: Сидихахиты на разных этапах литогенеза. М., 1982, с. 184—190.
280. Гурвич А. Г. Теория биологического поля. М., Сов. наука, 1944.
281. Гурьянова Е. Ф. Закономерности распределения современной морской фауны и принципы районирования Мирового океана.— В кн.: Вопросы палео-биогеографии и биостратиграфии. М., 1957, с. 15—24 (Тр. I сессии Всесоюз. палеонтол. об-ва).
282. Гурьянова Е. Ф. К вопросу об упорядочении принципов районирования морской фауны и биогеографической номенклатуры.— В кн.: Вопросы гидро-биологии. I съезд Всес. гидробиол. об-ва. Москва, 1—6 февр. 1965 г. Тез. докл. М., 1965, с. 115, 116.
283. Гусев А. К. Тафономический анализ (на примере ископаемых остатков неморских двустворок в верхнепермских осадочных бассейнах Восточной Европы).— В кн.: Стратиграфия и палеонтология востока Русской платформы. Казань, 1977, с. 127—153.
284. Гусева А. Н., Лейфман И. Е. О процессах изменения биомолекул при fossilлизации органического вещества.— В кн.: Накопление и преобразование сидихахитов. М., 1979, с. 95—104.
285. Гусева А. Н., Лейфман И. Е. Молекулярные формы fossilлизации органического вещества и их эволюция.— Тез. докл. VII Всес. семинара «Органическое вещество и современные ископаемые в осадках». Ташкент, 1982, с. 42—44.
286. Гусева А. Н., Лейфман И. Е. Образование и эволюция молекулярных ископаемых (хемофоссилий).— В кн.: Палеонтология и эволюция биосферы. Л., 1983, с. 69—78.
287. Гусева А. Н., Лейфман И. Е. Место нефтеобразования в круговороте углерода в стратифере.— В кн.: Успехи в развитии осадочно-миграционной теории нефтегазообразования. М., 1983, с. 47—56.

288. Давиташвили Л. Ш. Дарвинизм и проблема накопления горючих ископаемых.— Вестн. Гос. Музея Грузии, 1943, т. XII—А.
289. Давиташвили Л. Ш. Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.
290. Давиташвили Л. Ш. В. О. Ковалевский. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946.
291. Давиташвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М., Изд-во АН СССР, 1948.
292. Давиташвили Л. Ш. Наши задачи в области теоретических основ палеонтологии.— Тр. Сектора палеобиол. АН ГрузССР, 1956, вып. 3, с. 3—38.
293. Давиташвили Л. Ш. Очерки по истории учения об эволюционном прогрессе. М., Изд-во АН СССР, 1956.
294. Давиташвили Л. Ш. Проблемы видообразования и его факторов.— В кн.: Основы палеонтологии. Общая часть. Простейшие. М., 1959, с. 46—50.
295. Давиташвили Л. Ш. К вопросу о классификации ценозов организмов и органических остатков.— В кн.: Общие вопросы эволюционной палеонтологии. Тбилиси, 1964, т. 1, с. 3—18.
296. Давиташвили Л. Ш. Некоторые вопросы изменчивости и видообразования в свете палеобиологической истории населения Паратетиса.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1965, т. 40, № 1, с. 28—44.
297. Давиташвили Л. Ш. Современное состояние эволюционного учения на Западе. М., Наука, 1966.
298. Давиташвили Л. Ш. Вопросы методологии в изучении эволюции органического мира. Тбилиси, Мецниереба, 1968.
299. Давиташвили Л. Ш. Причины вымирания организмов. М., Наука, 1969.
300. Давиташвили Л. Ш. Изменение организмов в геологическом прошлом. Тбилиси, Мецниереба, 1970.
301. Давиташвили Л. Ш. Эволюция условий накопления горючих ископаемых в связи с развитием органического мира. М., Наука, 1971.
302. Давиташвили Л. Ш. Учение об эволюционном прогрессе (теория ароморфоза). Тбилиси, Мецниереба, 1972.
303. Давиташвили Л. Ш. Эволюционное учение. Тбилиси, Мецниереба, 1977, т. 1.
304. Давиташвили Л. Ш., Китовани Т. Г. О филогенезе некоторых Cardidae из гурийских и чаудинских отложений.— Сообщ. АН ГрузССР, 1964, т. 36, № 2, с. 385—392.
305. Дазис А. А. О генетической связи родов *Tiltoniceras*, *Eleganticeras* и *Narposceras*.— Палеонтол. журн., 1971, № 2, с. 41—46.
306. Дазис А. С. Постэмбриональное развитие брахидия позднепалеозойских и раннемезозойских *Terebratulida*.— В кн.: Морфологические и филогенетические вопросы палеонтологии. Новосибирск, 1972, с. 22—58 (Тр. ИГиГ и СО АН СССР, вып. 112).
307. Дакс Э. Палеонтология, систематика и эволюционное учение.— В кн.: Новые идеи в биологии, сб. 8. Общие вопросы эволюции, I, Пг., 1915, с. 40—72.
308. Данилевский Н. Я. Дарвинизм. СПб., Комаров, 1885—1889, 2 т.
309. Дарвин Ч. Очерк 1842.— Сочинения, т. III. М.—Л., 1939, с. 82—112.
310. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М., Сельхозгиз, 1952.
311. Действие повышенной концентрации ионов магния и натрия на трансляционном и посттрансляционном уровнях у дрожжей. *Socharomyces cerevisiae* Н. Н. Михайлова, В. В. Симаров, В. Л. Тихомирова и др.— Исследования по генетике, 1981, № 9, с. 65—76.
312. Демин Б. М., Рязанов Г. Ф. Диагностик родов фузулинид.— В кн.: Тезисы докладов XV сессии Всес. палеонтол. об-ва. Л., 1969, с. 22.
313. Денере Ш. Превращения животного мира. Изд. 2-е. Пг., Изд-во М. и С. Сабашниковых. 1921.
314. Деятельность межсекционного семинара по проблемам эволюции с октября 1965 г. по апрель 1966 г.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1967, т. 72, вып. 4, с. 136—138.

315. Джалилов М. Р. О половом диморфизме меловых брюхоногих Средней Азии.— Палеонтол. журн., 1979, № 3, с. 29—32.
316. Джанелидзе О. И. Полиморфиниды миоцена Грузии. Тбилиси, Мецниереба, 1977.
317. Джапаридзе П. Н. Происхождение органических веществ и жизни на Земле (Опыт обобщения). Тбилиси, Изд-во АН ГрузССР, 1959.
318. Дмитриев А. Н., Журавлев Д. И., Кренделев Ф. П. О математических принципах классификации предметов и явлений.— Дискретный анализ, 1966, вып. 7, с. 3—15.
319. Добродеев О. П. Баланс и ресурсы свободного кислорода биосферы.— Вестн. Моск. гос. ун-та. Сер. геогр., 1977, № 2, с. 58—62.
320. Добролюбова Т. А. Одиночные кораллы мячковского и подольского горизонтов среднего карбона Подмосковского бассейна — (Тр. ПИН АН СССР, 1937, т. 6, вып. 3).
321. Добролюбова Т. А. Нижнекаменноугольные колониальные четырехлучевые кораллы Русской платформы. М., Изд-во АН СССР, 1958 (Тр. ПИН АН СССР, т. 70).
322. Добролюбова Т. А. Историческое развитие некоторых четырехлучевых кораллов в нижнем карбоне Подмосковского бассейна.— В кн.: Сб. тр. по геол. и палеонтол. Сыктывкар, 1960, с. 330—351.
323. Добролюбова Т. А., Кабакович Н. В. Четырехлучевые кораллы нижнего карбона Кузнецкой котловины. М., Наука, 1966 (Тр. ПИН АН СССР, т. 111).
324. Добрускина И. А. Соотношение в развитии флоры и фауны при переходе от палеозоя к мезозою.— В кн.: Проблемы стратиграфии и исторической геологии. М., 1978, с. 127—139.
325. Добрускина И. А. Триасовые флоры Евразии. М., Наука, 1982.
326. Догель В. А. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Л., Учпедгиз, 1938.
327. Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М., Высшая школа, 1975.
328. Догужаева Л. А. Внутреннее строение раковин рода *Megaphyllites*.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1973, т. 48, № 6, с. 161.
329. Догужаева Л. А. Периодичность роста раковины аммоноидей и геохронометрия.— В кн.: 27 Междунар. геол. конгр. Москва, 4—14 авг. 1984 г. Тезисы докл. Т. 1. М., 1984, с. 253—254.
330. Догужаева Л. А., Михайлова И. А. Ранний онтогенез меловых гетероморфных аммоноидей.— Докл. АН СССР, 1982, т. 263, № 5, с. 1233—1237.
331. Долицкая И. В. Особенности распределения фораминифер в верхне-меловых отложениях Горного Крыма.— Изв. АН СССР. Сер. геол., 1972, № 4, с. 123—135.
332. Долуденко М. П. Развитие позднеюрских флор Юго-Западной Евразии. Автореф. докт. дис. М., ГИН АН СССР, 1981.
333. Дондуа А. К. Репрограммирование контроля над развитием в раннем онтогенезе многоклеточных животных.— Журн. общ. биол., 1979, т. 40, № 4, с. 530—543.
334. Дорн А. Происхождение позвоночных животных и принцип смены функции. М.—Л., Биомедгиз, 1937.
335. Дорощев П. И. О палеокарпологическом методе в палеоботанике.— Палеонтол. журн., 1960, № 1, с. 128—141.
336. Дриш Г. Витализм. Его история и система. М., Наука, 1915.
337. Дроздова Т. В. Аминокислоты как показатели геохимической эволюции органического вещества древних пород.— В кн.: Литология и осадочная геология докембрия. М., 1973 (Тез. докл. X Всесоюз. литол. совещ., 16—19 апр., 1973 г.).
338. Дроздова Т. В. Аминокислоты как показатели геологической эволюции органического вещества древних отложений.— В кн.: Проблемы осадочной геологии докембрия. М., 1975. Вып. 4, кн. 2, с. 194—199.
339. Дроздова Т. В. Органическое вещество скелетных тканей ископаемых беспозвоночных.— Вопросы палеобиогеохимии. Баку, 1981, с. 18—31.
340. Дроздова Т. В., Соколов Б. С. Палеобиогеохимия.— Тр. биогеохим. лаб. Ин-т геохимии и аналитич. химии АН СССР, 1979, т. 17, с. 37—45.

341. Друщиц В. В. Прижизненные повреждения раковины нижнемеловых аммонитов.— Природа, 1954, № 1, с. 110—112.
342. Друщиц В. В. Палеонтология беспозвоночных. М., Изд-во МГУ, 1974.
343. Друщиц В. В., Богословская М. Ф., Догужаева Л. А. Эволюция септальных трубок у аммоноидей.— Палеонтол. журн., 1976, № 1, с. 41—56.
344. Друщиц В. В., Догужаева Л. А. Аммониты под электронным микроскопом. М., Изд-во МГУ, 1981.
345. Друщиц В. В., Догужаева Л. А., Михайлова И. А. Строение аммонителлы и прямое развитие аммонитов.— Палеонтол. журн., 1977, № 2, с. 57—69.
346. Друщиц В. В., Зевина Г. Б. Новые представители усоногих раков из нижнемеловых отложений Северного Кавказа.— Палеонтол. журн., 1969, № 2, с. 73—85.
347. Друщиц В. В., Меннер В. В. О некоторых современных проблемах палеонтологии.— Вестник МГУ. Сер. геол., 1977, № 5, с. 45—56.
348. Друщиц В. В., Михайлова И. А. Онтогенетическое развитие некоторых раннемеловых тетрагонитид (Ammonoidea).— Палеонтол. журн., 1976, № 2, с. 51—63.
349. Друщиц В. В., Хиами Н. Особенности ранних стадий онтогенеза некоторых раннемеловых аммонитов.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1969, т. 44, № 2, с. 156, 157.
350. Друщиц В. В., Хиами Н. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловых аммонитов.— Палеонтол. журн., 1970, № 1, с. 35—47.
351. Дубатов В. Н. Табуляты, гелиолитиды и хететиды силура и девона Кузнецкого бассейна. М.—Л., Гостехиздат, 1959.
352. Дубатов В. Н., Спасский Н. Я. О принципах палеобиогеографического районирования морей.— Тр. ИГиГ СО АН СССР, 1973, вып. 169, с. 11—18.
353. Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М., Атомиздат, 1966.
354. Дубинин Н. П. О сущности явлений наследственности.— Журн. общ. биол., 1973, т. 34, № 1, с. 3—12.
355. Дубинин Н. П. Общая генетика. М., Наука, 1976.
356. Дуранте М. В. Палеоботаническое обоснование стратиграфии карбона и перми Монголии. М., Наука, 1976.
357. Дэвидсон Э. Действие генов в раннем развитии. М., Мир, 1972.
358. Ежиков И. И. К теории рекапитуляции.— Зоол. журн., 1933, т. 12, вып. 4, с. 57—76.
359. Ежиков И. И. Соотношение онтогенеза и филогенеза.— Успехи совр. биол., 1939, т. 11, вып. 2, с. 217—240.
360. Ефремов И. А. Выпадение переходных форм в условиях захоронения древнейших четвероногих.— Тр. ПИН АН СССР, 1935, т. 4, с. 281—288.
361. Ефремов И. А. Тафономия — новая отрасль палеонтологии.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1940, № 3, с. 405—413.
362. Ефремов И. А. Тафономия и геологическая летопись. М., Изд-во АН СССР, 1950 (Тр. ПИН АН СССР, т. 24, кн. 1).
363. Жамойда А. И., Тепехина В. Г. Малоизученные группы древних растений и беспозвоночных животных — потенциальный резерв палеонтологии.— Палеонтол. журн., 1974, № 3, с. 3—9.
364. Жгенти Е. М. Значение изучения экогенеза и изменчивости для расчленения среднемиоценовых отложений Черноморско-Каспийской области.— В кн.: Общие вопросы эволюционной палеобиологии. Тбилиси, 1968, вып. 4, с. 97—113.
365. Жегалло В. И. Гиппарионы Центральной Азии. М., Наука, 1978.
366. Жемчужников Ю. А. Общая геология каустобиолитов. Л.—М., ОНТИ, 1935.
367. Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и канозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М., Наука, 1978 (Тр. ПИН АН СССР, т. 165).
368. Жерихин В. В. Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании.— В кн.: Экологическое прогнозирование. М., 1979, с. 113—132.

369. Журавлев Е. К. Основы ихтиологии. Л., Советская наука, 1948.
370. Журавлева З. А. Онколиты и катаграфии рифей и нижнего кембрия Сибири и их стратиграфическое значение. М., Наука, 1964 (Тр. ГИН АН СССР, вып. 114).
371. Журавлева И. Т. Археоциты Сибирской платформы. М., Изд-во АН СССР, 1960.
372. Журавлева И. Т., Елкина В. Н. Археоциты Сибири. Этнофиллоидные археоциты. Новосибирск, Наука, 1974 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 230).
373. Журавлева И. Т., Мякова Е. И. Материалы к изучению Archaeata.— В кн.: Проблематики фанерозоя. М., 1981, с. 41—74.
374. Журавлева И. Т., Окунева О. Г. О природе крибрициат.— В кн.: Проблематики фанерозоя. М., 1981, с. 23—30.
375. Завадский К. М. Учение о виде. Л., Изд-во АН СССР, 1961.
376. Завадский К. М. Вид и видообразование. Л., Наука, 1968.
377. Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина. Л., Наука, 1973.
378. Завадский, К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Л., Наука, 1977.
379. Заварзин А. А. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы. М.—Л., Медгиз, 1941.
380. Заварзин А. А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. М.—Л., Медгиз, 1945, вып. 1.
381. Заварзин А. А. Очерки по эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. М.—Л., Медгиз, 1947, вып. 2.
382. Заварзин Г. А. Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей. М., Наука, 1974.
383. Заварзин Г. А. Прокариотные системы в связи с филогенной бактерий.— Журн. общ. биол., 1979, т. 40, № 1, с. 5—16.
384. Заварзин Г. А. Роль бактерий в геохимическом прошлом Земли.— В кн.: Сравнительная планетология. М., 1984, с. 129—135 (27-й Междунар. геол. конгр. Секция С 19, Докл., т. 19).
385. Заварзин Г. А., Крылов И. Н. Циано-бактериальные сообщества — колодец в прошлое.— Природа, 1983, № 3, с. 59—68.
386. Зайко В. А., Зайко Н. Н., Краснов Е. В. Скульптура раковины морского двустворчатого моллюска как индикатор солености среды их обитания.— В кн.: Палеобиогеохимия морских беспозвоночных. Новосибирск, 1980, с. 106—112.
387. Зайко Н. Н., Краснов Е. В., Недава О. И. Об определении солености древних водоемов по химическому составу раковин моллюсков.— Биология моря, 1976, № 6, с. 61, 62.
388. Закономерности размещения и формирования залежей нефти и газа в палеозое Волго-Уральской области/Н. С. Ерофеев, Г. П. Ованесов, Н. А. Еременко и др.— Междунар. геол. конгр. 24 сессия. Докл. сов. геол. Проблема 5. Горючие ископ. М., 1972, с. 62—69.
389. Залесский М. Д. Очерк по вопросу образования угля. Пг., 1914.
390. Заренков Н. А. Лекции по теории систематики. М., Изд-во МГУ, 1976.
391. Захаров В. А. Палеоэкологические наблюдения над ферганскими палеогеновыми устричниками (в районе Адрасмана).— Записки Ленингр. горн. ин-та, 1962, т. 42, вып. 2, с. 98—102.
392. Захаров В. А. Беспозвоночные, прижизненно захороненные в валанжинских песках Хатангской впадины.— В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М., 1966, с. 31—54.
393. Захаров В. А. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски Севера Сибири и условия их существования (отряд Anisomyagia). М., Наука, 1966.
394. Захаров В. А. Значение полевых литолого-палеоэкологических наблюдений для исследований по систематике.— В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом. Новосибирск, 1974, с. 8—15 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 84).
395. Захаров В. А. Понятие популяции в палеонтологии морских беспозвоночных.— Биология моря, 1975, № 3, с. 3—12.

396. Захаров В. А. Бухиды и биостратиграфия бореальной верхней юры и неокома. М., Наука, 1981 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 458).
397. Захаров В. А. Тафономия и палеоэкология морских беспозвоночных. Новосибирск, изд. Новосибирск. ун-та, 1984.
398. Захаров В. А., Месежников М. С. Волжский ярус Приполярного Урала. Новосибирск, Наука, 1974.
399. Захаров В. А., Радостев И. Н. Соленость раннемелового моря на севере Сибири по палеобиохимическим данным.—Геол. и геофиз., 1975, № 2, с. 37—43.
400. Захаров В. А., Радостев И. Н., Базавлук И. М. Палеопротейны в раковинах моллюсков как показатели фаций в раннемеловых морях на севере Средней Сибири.—Геол. и геофиз., 1976, № 10, с. 17—24.
401. Захаров В. А., Турбина А. С. Раннеэокомские иноцерамиды Северной Сибири и их роль в донных сообществах.—В кн.: Условия существования мезозойских морских бореальных фаун. Новосибирск, 1979, с. 22—36.
402. Захаров В. А., Шурыгин Б. Н. Биогеография, фации и стратиграфия средней юры Советской Арктики (по двустворчатым моллюскам). Новосибирск, Наука, 1978 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 352).
403. Захаров В. А., Юдовный Е. Г. Условия осадконакопления и существования фауны в раннемеловом море Хатангской впадины.—В кн.: Палеобиогеография севера Евразии в мезозое. Новосибирск, 1974, с. 127—173 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 80).
404. Захаров Ю. Д. Новые данные о внутреннем строении раковины каменноугольных, триасовых и меловых аммоидей.—Палеонтол. журн., 1974, № 1, с. 27—36.
405. Захаров Ю. Д. Онтогенез цератитов рода *Pinacoceras* и особенности развития подотряда *Pinacosceratina*.—Палеонтол. журн., 1977, № 4, с. 59—66.
406. Зезина О. Н. О распределении брахиопод в современном океане в связи с вопросами зоогеографического районирования.—Палеонтол. журн., 1970, № 2, с. 3—17.
407. Зенкевич Л. А. Очерки по эволюции двигательного аппарата животных.—Журн. общ. биол., 1944, т. 5, № 3, с. 129—171.
408. Зенкевич Л. А. Некоторые проблемы биогеографии моря как части общей географии.—В кн.: Физическая география. М., 1951, с. 234—250.
409. Золкина А. И. Онтогенетическое развитие *Acanthogyra columnaris* Ogilvie.—Тр. МГРИ, 1947, т. 22, с. 169—193.
410. Зоогеография палеогена Азии. М., Наука, 1974 (Тр. ПИН АН СССР, т. 146).
411. Иванов А. В. Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. Л., Наука, 1968.
412. Иванов А. Н. К вопросу о так называемой профетической фазе в эволюции.—Бюл. МОИП. Отд. геол. 1945, т. 20, № 1, 2, с. 11—32.
413. Иванов В. К. Членистоногое (?) из раннетриасовых (?) отложений Донбасса.—В кн.: Новые направления исследований в палеонтологии. Л., 1976, с. 193—195.
414. Иванов П. П. Эмбриональные черты в строении человека.—Человек, 1928, № 2—4, с. 117—133.
415. Иванов П. П. Общая и сравнительная эмбриология. М.—Л., Биомедгиз, 1937.
416. Иванов С. А. Опыт реставрации химических особенностей растительного покрова прошлых геологических эпох на основе современной фитохимии.—Пробл. физ. географии, 1934, № 1, с. 113—142.
417. Иванова В. А. Половой диморфизм и вопросы систематики палеозойских остракод.—В кн.: Итоги науки и техники. Стратиграфия, палеонтология. М., 1968, с. 181—194.
418. Иванова Е. А. К палеоэкологии брахиопод рифовых образований.—Докл. АН СССР, 1947, т. 55, № 9, с. 865—866.
419. Иванова Е. А. Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949 (Тр. ПИН АН СССР, т. 21).

420. *Иванова Е. А.* К вопросу о связи этапов эволюции органического мира с этапами эволюции земной коры.— Докл. АН СССР, 1955, т. 105, № 1, с. 154—157.
421. *Иванова Е. А.* Развитие фауны в связи с условиями существования.— В кн.: Развитие фауны средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с его историей. М., Изд-во АН СССР, 1958, кн. 3 (Тр. ПИН АН СССР, т. 69).
422. *Иванова Е. А.* Экология и развитие брахиопод силура и девона Кузнецкого, Минусинского и Тувинского бассейнов. М., Изд-во АН СССР, 1962 (Тр. ПИН АН СССР, т. 88).
423. *Иванова Е. А.* Введение в изучение спириферид. М., Наука, 1971 (Тр. ПИН АН СССР, т. 126).
424. *Иванова Е. Ф., Захаров В. А.* К экологии валанжинских цементно-прикреплявшихся фораминифер с р. Боярки (Хатангская впадина).— Геол. и геофиз., 1964, № 7, 107—110.
425. *Иванова-Казас О. М.* Формы полиэмбрионии у животных.— Зоол. журн., 1964, т. 43, № 6, с. 641—646.
426. *Иванова-Казас О. М.* Бесполое размножение животных, его происхождение и эволюционные тенденции.— Зоол. журн., 1970, т. 49, № 5, с. 601—620.
427. *Иванова-Казас О. М.* Бесполое размножение. Tunicata, его происхождение и эволюция.— Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт., 1972, т. 78, вып. 4, с. 267—311.
428. *Иванова-Казас О. М.* Бластогенез и эмбриогенез.— Зоол. журн., 1976, т. 55, № 1, с. 174—184.
429. *Иванова-Казас О. М.* Бесполое размножение животных. Л., Изд-во ЛГУ, 1977.
430. *Иванова-Казас О. М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Трохофорные, щупальцевые, щетинкочелюстные, погонофоры. М., Наука, 1977.
431. *Ивановский А. Б.* Морфогенез септального аппарата ордовикских и силурийских ругоз.— В кн.: Новые данные по биостратиграфии нижнего палеозоя Сибирской платформы. М., 1967, с. 117—143.
432. *Ивановский А. Б.* Палеонтология и систематика.— Палеонтол. журн., 1976, № 3, с. 14—21.
433. *Ивановский А. Б.* Палеонтология и теория эволюции. Новосибирск, Наука, 1976 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 331).
434. *Ивахненко М. Ф.* Дискосавриды из перми Таджикистана.— Палеонтол. журн., 1981, № 1, с. 114—128.
435. *Ильина Л. Б.* История гастропод Черного моря. М., Наука, 1966 (Тр. ПИН АН СССР, т. 110).
436. *Ильина Л. Б.* Особенности развития гастропод в опресненных бассейнах Восточного Паратетиса.— Палеонтол. журн., 1979, № 3, с. 33—41.
437. *Ильина Л. Б., Невеская Л. А., Парамонова Н. П.* Закономерности развития моллюсков в опресненных бассейнах неогена Евразии. М., Наука, 1976 (Тр. ПИН АН СССР, т. 155).
438. *Ильина Т. Г.* Новые данные о происхождении шестилучевых кораллов.— Докл. АН СССР, 1963, т. 148, № 1, с. 194—196.
439. *Ильина Т. Г.* Четырехлучевые кораллы поздней перми и раннего триаса Закавказья. М., Наука, 1965 (Тр. ПИН АН СССР, т. 107).
440. *Ильина Т. Г.* Морфология и основные этапы развития подотряда Polyscoelipina.— В кн.: Древние Cnidaria, т. 1, Новосибирск, 1974, с. 211—219 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 201).
441. *Инге-Вечтомов С. Г.* Система генотипа.— В кн.: Физиологическая генетика. Л., 1976, с. 57—113.
442. *Инге-Вечтомов С. Г., Сойдла Т. Р.* Эволюционные аспекты проблемы доминирования и молекулярные взаимодействия.— В кн.: Итоги науки и техники. Общая генетика, М., 1978, т. 3, с. 7—37.
443. *Иогансен В.* Элементы точного изучения наследственности и изменчивости. М.—Л., Сельхозгиз, 1933.
444. *Иорданский Н. Н.* Неравномерность темпов макроэволюции и ключевые ароморфозы.— Природа, 1977, № 6, с. 36—46.

445. Иорданский Н. Н. Основы теории эволюции. М., Просвещение, 1979.
446. Иорданский Н. Н. Форма, функция и биологическая роль органов и структур. К методологии морфофункционального анализа.—В кн.: Проблемы развития морфологии животных. М., 1982, с. 112—121.
447. Иорданский Н. Н. Эволюционный прогресс.—В кн.: Современные проблемы эволюционной морфологии. М., 1988.
448. Ископаемое юрское озеро в хребте Каратау. М., Изд-во АН СССР, 1948 (Тр. ПИН АН СССР, т. 15, № 1).
449. Исследование синхронных и параллельных изменений генофондов в природных популяциях плодовых мух *Drosophila melanogaster*/М. Д. Голубовский, Ю. Н. Иванов, И. К. Захаров и др.—Генетика, 1974, т. 10, № 4, с. 73—81.
450. Историческое развитие класса насекомых. М., Наука, 1980 (Тр. ПИН АН СССР, т. 175).
451. Ищенко Т. А., Ищенко А. А. Среднедевонская флора Воронежской антеклизы. Киев, Наукова думка, 1981.
452. К вопросу о причинах вымирания больших групп организмов/Ф. М. Дыса, П. Г. Нестеренко, М. В. Стовас и др.—Докл. АН СССР, 1960, т. 131, № 1, с. 183—185.
453. К методике составления палеобиогеографических карт/В. А. Вахрамеев, Г. Я. Крымгольц, М. С. Месежников и др.—Тр. ИГиГ СО АН СССР, 1972, вып. 111, с. 19—33.
454. Кабанов К. А. Был ли ростр белемнита твердым при жизни животного? — Палеонтол. журн., 1959, № 2, с. 30—40.
455. Калабушкин Б. А., Алтухов Ю. П. Стабильный полиморфизм в изолированной популяции моллюска *Littorina squalida* лагуны Буссе от голоценового климатического оптимума до наших дней.—В кн.: Биология морских моллюсков и иглокожих. Владивосток, 1974, с. 61.
456. Калабушкин Б. А., Животовский Л. А. Пространственная неоднородность популяции брюхоногих моллюсков *Littorina squalida*.—В кн.: Новые экспериментальные подходы к изучению работы биологических систем. М., 1981, с. 98, 99.
457. Каландадзе Н. Н., Раутиан А. С. Место Центральной Азии в зоогеографической истории мезозоя.—В кн.: Ископаемые рептилии Монголии. М., 1983, с. 6—44.
458. Калугина Н. С. Комары Chaokoridae и Chironomidae из нижнемеловых отложений Манлай.—В кн.: Раннемеловое озеро Манлай. М., 1980, с. 62—65.
459. Калугина Н. С. Хиროномиды юры Забайкалья (Diptera, Chironomidae).—В кн.: Двукрылые насекомые, их систематика, географическое распространение и экология. Л., 1985, с. 58—60.
460. Кальвин М. Химическая эволюция. М., Мир, 1971.
461. Камшилов М. М. Генотип как целое.—Успехи совр. биол., 1934, т. 3, № 2, с. 181—207.
462. Камшилов М. М. Является ли плейотропия свойством гена? — Биол. журн., 1935, т. 4, № 1, с. 113—144.
463. Камшилов М. М. Изменчивость и проявление. Проблема нормального фенотипа.—Докл. АН СССР, 1940, т. 29, № 3, 239—243.
464. Камшилов М. М. К вопросу об отборе на холодоустойчивость.—Журн. общ. биол., 1941, т. 2, № 2, с. 211—227.
465. Камшилов М. М. Эволюция биосферы. М., Наука, 1979.
466. Камышан В. П. Уровни организации ракового вещества, структуры и тектуры раковин мезозойских и кайнозойских брахиопод.—В кн.: III Всесоюз. конф. по мезозойским и кайнозойским брахиоподам. Харьков, 1977, с. 21—24.
467. Камышова-Елпатьевская В. Г. О прижизненных повреждениях раковин юрских аммонитов.—Уч. зап. Саратовского гос. ун-та, вып. геол., 1951, т. 28, с. 212—223.
468. Канаев И. И. Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина. Развитие проблемы морфологического типа в зоологии. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.

469. Канаев И. И. Очерки из истории проблемы морфологического типа от Дарвина до наших дней. М.—Л., Наука, 1966.
470. Канаев И. И. Жорж Кювье. Л., Наука, 1976.
471. Каратайте-Талимаа В. Н. Строение и систематическое положение чешуй *Polymerolepis whitci* Karatajute-Talimaa.— В кн.: Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных. М., 1977, с. 46—60.
472. Каратайте-Талимаа В. Н. Телодонты силура и девона СССР и Шпицбергена. Вильнюс, Мокслас, 1978.
473. Карлсен А. Г., Марфенин Н. Н. Упорядоченность перемещения гидроплазмы в колониальном гидроеде *Dynadena pumila* (L.).— Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 6, с. 917—923.
474. Карпинская Р. С. Редукционизм и понятие элементарного биологического акта.— В кн.: Философские проблемы биологии. М., 1973, с. 143—151.
475. Карпинский А. П. Собрание сочинений. Т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1945.
476. Карцев А. А. Геохимическая эволюция нефти.— Тр. МИНГ, 1960, вып. 27, с. 53—64.
477. Карцев А. А. Основы геохимии нефти и газа. М., Недра, 1969.
478. Кастлер Г. Возникновение биологической организации. М., Мир, 1967.
479. Кафанов А. И. Определение палеотемператур неогеновых морских бассейнов по продолжительности жизни морских моллюсков.— Биол. моря, 1981, № 5, с. 15—20.
480. Кац Ю. И. Новые данные о биотических взаимоотношениях позднемеловых брахиопод и использование их для целей палеогеографии. В кн.: Материалы Харьковского отд. геогр. о-ва СССР. Харьков, 1967, вып. 4, с. 61—71.
481. Кац Ю. И., Полов А. М. Новые данные о структуре раковин петлеопорных брахиопод.— Вестн. Харьковского ун-та, 1974, № 108. Геология и география Левобережной Украины, с. 33—42, вып. 5.
482. Келлер Б. М., Семихатов М. А. Опорные разрезы рифея материков.— В кн.: Итоги науки и техники. Стратиграфия, палеонтология. М., 1968, с. 5—108.
483. Келлер Б. М., Федонкин М. А. Новые находки окаменелостей в валдайской серии докембрия по р. Сюзьме.— Изв. АН СССР. Сер. геол., 1976, № 3, с. 38—44.
484. Кеньон Д., Стейнман Т. Биохимическое предопределение. М., Мир, 1972.
485. Кизильштейн Л. Я., Шпицглюз А. Л. Под микроскопом — клеточные структуры палеозойских растений.— Природа, 1984, № 6, с. 77—85.
486. Киреева Г. Д. Некоторые экологические морфы швагерины Бахмутской котловины Донецкого бассейна.— Вopr. микропалеонтологии, 1958, № 2, с. 91—104.
487. Кирпичников В. С. У истоков теории стабилизирующего отбора.— История и теория эволюционного учения, 1974, № 2, с. 61—67.
488. Киселев С. В. Позднекайнозойские жесткокрылые северо-востока Сибири. М., Наука, 1981.
489. Кискин П. Х. Ключ для определения основных сортов винограда МССР. Кишинев, Штиинца, 1961.
490. Кискин П. Х., Печерская И. Н., Печерский Ю. Н. Автоматизация диагностического поиска сортов винограда на ЭВМ «Минск-1».— Виноделие и виноградарство СССР, 1965, № 1, с. 21—22.
491. Кияшко С. И. Изотопный состав кислорода и углерода в карбонатных скелетах современных и ископаемых моллюсков (его биологическое и палео-океанологическое значение). Автореф. канд. дис. ПИН АН СССР, М., 1984.
492. Киященко Н. К., Кринчик Е. П. К вопросу об оптимальном кодировании сложных сообщений.— В кн.: Проблемы инженерной психологии. Л., 1965, вып. 2, с. 145—150.
493. Клесмент И. Р. Алифатические структуры в составе керогена горючих сланцев.— В кн.: Исследование органического вещества современных и ископаемых осадков. М., 1976, с. 187—195.
494. Ковалевский В. О. Палеонтология лошадей. М., Изд-во АН СССР, 1948.

495. Ковалевский В. О. Собрание научных трудов. М., Изд-во АН СССР, 1956—1960, т. 2, 3.
496. Коваленко А. Л. К онтогенезу *Eucypris virens* (Crustacea, Ostracoda).— В кн.: Четвертичные и неогеновые фауны и флоры Молдавской ССР. Кишинев, 1980, с. 75—89.
497. Коган И. М. Прикладная теория информации. М., Радио и связь, 1981.
498. Кожанчиков И. В. Об условиях возникновения биологических форм.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1941, т. 6, № 4, с. 16—32.
499. Козо-Полянский Б. М. Введение в филогенетическую систематику высших растений. Воронеж, Природа и культура, 1922.
500. Кокшайский Н. В. О соотношениях между формой и функцией и их преобразованиях в филогенезе.— В кн.: Морфологические аспекты эволюции. М., 1980, с. 37—52.
501. Колесников Ч. М. Палеобиогеохимические и микроструктурные исследования в палеолимнологии (теоретические и методологические аспекты). Л., Наука, 1974.
502. Колесников Ч. М., Сочава А. В. Особенности мультиканальной скорлупы яиц меловых динозавров Гоби.— Палеонтол. журн., 1972, № 2, с. 101—112.
503. Кольцов Н. К. Организация клетки. М.—Л., Биомедгиз, 1936.
504. Кондаков Н. И. Логический словарь-справочник. М, Наука, 1975
505. Конюхов Б. В., Нончев С. Г. Экспрессия доминантных и рецессивных признаков в онтогенезе млекопитающих.— Журн. общ. биол., 1981, т. 42, № 3, с. 325—334.
506. Копаевич Г. В. Формы внутривидовой изменчивости вида *Fistulipora catena* sp. nov.— Палеонтол. журн., 1978, № 1, с. 94—102.
507. Копаевич Л. Ф. Направление навивания раковин планктонных фораминифер как показатель температурных условий.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1978, т. 53, № 4, с. 67—72.
508. Корде К. Б. Hydrozoopozoa — новый класс кишечнополостных животных.— Палеонтол. журн., 1963, № 2, с. 20—25.
509. Кордюм В. А. Перенос информации в биосфере и возможное эволюционное значение этого процесса.— Успехи соврем. биол., 1976, т. 81, № 1, с. 51—57.
510. Кордюм В. А. Эволюция и биосфера. Киев, Наукова думка, 1982.
511. Корн Г., Корн Т. Справочник по математике для научных работников и инженеров. М., Наука, 1973.
512. Коробков А. И. О возможности установления родственных связей на основании орнамента регенерировавших частей раковины двустворок.— Докл. АН СССР, 1950, т. 73, № 6, с. 1279—1282.
513. Косевич А. М. Физическая механика реальных кристаллов. Киев, Наукова думка, 1981.
514. Костина И. Л., Раутиан А. С., Раутиан Г. С. Сравнительная и эволюционная морфология окраски оперения птиц по материалам аберративной изменчивости из фондов Государственного Дарвиновского музея. М., Изд. Дарвиновского музея, 1982.
515. Красилов В. А. Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. М., Наука, 1967.
516. Красилов В. А. О реконструкции вымерших растений.— Палеонтол. журн., 1969, № 1, с. 3—12.
517. Красилов В. А. К вопросу о происхождении и гомологии репродуктивных органов цветковых растений.— Журн. общ. биол., 1970, т. 31, № 6, с. 679—689.
518. Красилов В. А. Палеоэкосистемы.— Изв. АН СССР. Сер. геол., 1970, № 4, с. 144—150.
519. Красилов В. А. Палеоклиматы и корреляция нижнемеловых отложений Дальнего Востока и Арктики.— Геол. и геофиз., 1971, № 8, с. 11—18.
520. Красилов В. А. Палеоэкология наземных растений. Владивосток, изд. ДВНЦ АН СССР, 1972.

521. Красилов В. А. К вопросу об общем законе эволюции живых систем.— В кн.: Материалы эволюционного семинара. Владивосток, 1973, вып. 1, с. 42—49.
522. Красилов В. А. Палеоэкологический метод корреляции континентальных толщ.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1973, т. 48, № 4, 37—51.
523. Красилов В. А. Датский ярус в континентальных толщах.— Геология и геофизика, 1974, № 11, с. 22—30.
524. Красилов В. А. Палеонтология и мобилизм.— Геотектоника, 1974, № 1, с. 18—28.
525. Красилов В. А. Современные проблемы соотношения филогении и систематики.— В кн.: Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М., 1975, т. 7, с. 118—147.
526. Красилов В. А. Предки покрытосеменных.— В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1975, т. 4, с. 76—106.
527. Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. М., Наука, 1977.
528. Красилов В. А., Расницын А. П. Уникальная находка: пыльца в кишечнике раннемеловых пилильщиков.— Палеонтол. журн., 1982, № 4, с. 83—96.
529. Краснов Е. В. О направленности эволюции на примере некоторых групп морских беспозвоночных.— В кн.: Материалы эволюционного семинара. Владивосток, 1973, вып. 1, с. 7—26.
530. Краснов Е. В., Позднякова Л. А. Кальций-магнесевый метод в морской биологии. М., Наука, 1982.
531. Красовский В. И., Шкловский И. С. Возможные влияния всплеск сверхновых на эволюцию жизни на Земле.— Докл. АН СССР, 1957, т. 116, № 2, с. 197—199.
532. Крашенинников Г. Ф. Учение о фациях. М., Высшая школа, 1971.
533. Кренке Н. П. Соматические показатели и факторы формообразования.— В кн.: Феногенетическая изменчивость. М., 1933—1935, с. 11—415.
534. Кривошапкина В. С. Онтогенез лопастной линии позднемеловых тетрагонитид Сахалина.— Палеонтол. журн., 1978, № 1, с. 69—77.
535. Криштофович А. Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы.— Материалы по истории флоры и растительности СССР, вып. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946, с. 21—85.
536. Криштофович А. Н. История палеоботаники в СССР. М., Изд-во АН СССР, 1956.
537. Криштофович А. Н. Палеоботаника. Л., Гостоптехиздат, 1957.
538. Крумбигель Г., Вальтер Х. Ископаемые: сбор, препарирование, определение, использование. М., Мир, 1980.
539. Круть И. В. Исследование оснований теоретической геологии. М., Наука, 1973.
540. Крыжановский С. Г. Принцип рекапитуляции и условия исторического понимания развития.— В кн.: Памяти академика А. Н. Северцова. М.—Л., 1939, с. 281—366.
541. Крылов И. Н. Строматолиты рифея и фанерозоя СССР. М., Наука, 1975 (Тр. ГИН АН СССР, вып. 274).
542. Крылов И. Н., Орлеанский В. К. Окремнелые микроорганизмы в водорослево-бактериальных пленках термальных источников Камчатки.— Докл. АН СССР, 1983, т. 268, № 6, с. 1483—1485.
543. Крымгольц Г. Я., Эйнон О. Л. Вопросы биогеографии в Атласе литолого-палеогеографических карт СССР.— Изв. АН СССР. Сер. геол., 1972, № 1, с. 149—158.
544. Кузнецов В. Г. Геология рифов и их нефтегазоносность. М., Недра, 1978.
545. Кузнецова К. И. Стратиграфия и палеобиогеография поздней юры бо-реального пояса по фораминиферам. М., Наука, 1979 (Тр. ГИН АН СССР, вып. 332).
546. Кузьмичева Е. И. Новые виды ранневаланжинских одиночных склерактиний Горного Крыма.— Палеонтол. журн., 1963, № 3, с. 18—26.
547. Кузьмичева Е. И. К морфологии раннемеловых склерактиний.— Палеонтол. журн., 1967, № 4, с. 46—55.

548. Кузьмичева Е. И. О берриасских склерактиниях Горного Крыма.— Палеонтол. журн., 1972, № 2, с. 47—52.
549. Кузьмичева Е. И. Новые данные по экологии раннемеловых склерактиний Крыма, Малого Кавказа и Средней Азии.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1972, т. 47, № 6, с. 112—120.
550. Кузьмичева Е. И. Бесполое размножение у склерактиний и его таксономическое значение.— В кн.: Древние *Spidaria*. Новосибирск, 1974, т. 1, с. 228—235 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 201).
551. Кузьмичева Е. И. Закономерности развития эпитеки у одиночных склерактиний.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1980, т. 55, № 1, с. 85—92.
552. Кузьмичева Е. И. Пути развития колониальности и морфогенез склерактиний.— В кн.: Морфогенез и пути развития ископаемых организмов. М., 1982, с. 26—44.
553. Кузьмичева Е. И. Кораллы как «геологические часы».— Природа, 1982, № 10, с. 19—25.
554. Кун Т. Структура научных революций. М., Прогресс, 1977.
555. Кэйн А. Вид и его эволюция. М., Изд-во иностр. лит., 1958.
556. Кювье Ж. Рассуждения о переворотах на поверхности Земного шара. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1937.
557. Лаврентьев Г. А., Егоров И. А. К вопросу интерпретации результатов исследований молекулярных ископаемых.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1978, № 2, с. 278—284.
558. Лазарев С. С. Морфология и развитие брахиопод (надсемейство энтелетачеа). М., Наука, 1976 (Тр. ПИН АН СССР, т. 154).
559. Ламарк Ж.-Б. Философия зоологии.— В кн.: Избранные произведения. М., 1955, т. 1, с. 171—775.
560. Ланге А. Б. Подтип трилобиты. Подтип хелицероветы.— В кн.: Жизнь животных. М., 1969, т. 3, с. 7—134.
561. Лапо А. В. Новые данные о витрините и других микрокомпонентах ископаемых углей (на примере углей Украины и Сибири).— В кн.: Исследования органического вещества современных и ископаемых осадков. М., 1976, с. 176—186.
562. Лапо А. В. Сравнительная характеристика химического состава микрокомпонентов ископаемых углей.— В кн.: Накопление и преобразование органического вещества современных и ископаемых осадков. М., 1978, с. 163—169.
563. Лапчинская Л. В. К вопросу о биогеохимических исследованиях раковин поздне меловых брахиопод.— Вестн. Харьковск. ун-та, 1970, № 55, сер. геол., вып. 1, с. 62—76.
564. Лапчинская Л. В., Смылова Л. И., Кокунько В. К. Вещественный состав раковин мезозойских и кайнозойских брахиопод.— В кн.: 27 Междунар. геол. конгр. Москва, 4—14 авг. 1984 г. Тез. докл. Т. 1. М., Наука, 1984, с. 281—283.
565. Лебедкин С. И. Биягенетичны закон I теория рэкапитуляций.— Минск, Изд-во Бел. АН, 1936. 386 с.
566. Лебедкина Н. С. Эволюция черепа амфибий. М., Наука, 1979.
567. Левен Э. Я., Шербовет С. Ф. Фузуллииды и стратиграфия ассельского яруса Дарваза. М., Наука, 1978.
568. Левина Р. Е. Очерки по систематике растений. Ульяновск, Ульяновск. пед. ин-т, 1971, 192 с.
569. Левонтин Р. К. Адаптация.— В кн.: Эволюция. М., 1981, с. 241—264.
570. Леворсен А. И. Геология нефти и газа. М., Мир, 1970.
571. Лейфман И. Е. Биогеохимия горючих ископаемых.— В кн.: Ресурсы энергетического сырья. Горючие ископаемые. М., 1980, с. 161—168.
572. Лейфман И. Е. О молекулярных механизмах фоссилизации органического вещества.— В кн.: Сидихахиты на разных этапах литогенеза. М., 1982, с. 72—78.
573. Лейфман И. Е., Гусева А. Н. Об изменении состава органического вещества, исходного для образования горючих ископаемых, в ходе эволюции растительного мира.— В кн.: Накопление и преобразование органического вещества современных и ископаемых осадков. М., 1978, с. 9—17.

574. Лелешус В. Л. Палеозоогеография ордовика, силура и раннего девона по табулятоморфным кораллам и границы силурийской системы.— Изв. АН СССР. Серг. геол., 1970, № 9, с. 84—92.
575. Леонов Г. П. Основы стратиграфии. М., Изд-во МГУ, 1973, 1974, т. 1, 2.
576. Лепехина В. Г. Пикноксилические голосеменные позднего палеозоя Кузнецкого бассейна. Автореф. канд. дис. Л., 1965.
577. Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М., Мир, 1978.
578. Липина О. А. Примеры применения закона гомологических рядов Н. И. Вавилова к фораминиферам.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1971, т. 46, № 2, с. 156.
579. Липина О. А. Зональная стратиграфия и палеобиогеография турне по фораминиферам.— Вopr. микропалеонтол., 1973, вып. 16, с. 3—35.
580. Липина О. А. Некоторые принципы и методы палеобиогеографического районирования.— В кн.: Вопросы палеобиогеографии. Уфа, 1978, с. 26—30.
581. Личиков Б. Л. Геологические периоды и эволюция живого вещества.— Журн. общ. биол., 1945, т. 6, № 3, с. 157—182.
582. Личков Б. Л. К основам современной теории Земли. Л., Изд-во ЛГУ, 1965.
583. Ломинадзе Т. А., Кванталиани И. В., Шарикадзе М. З. Морфогенез раковины волжских родов аммонитов *Pavlovina* Ilovaisky и *Laugeites* Spath (*Ammonoidea*, *Cephalopoda*).— В кн.: Ископаемые головоногие моллюски. Основные направления изучения. М., 1985, с. 121—131.
584. Лоуэнстам Х. Процессы и продукты биоминерализации и эволюция биоминерализации.— В кн.: 27 Междунар. геол. конгр. Москва, 4—14 авг. 1984 г. Доклады, т. 2. Палеонтология. М., Наука, 1984, с. 51—56.
585. Любер А. А., Вальц И. Э. Атлас микроспор и пыльцы палеозоя СССР. Л., 1941, 75 с. (Тр. ВСЕГЕИ, вып. 139).
586. Любищев А. А. О форме естественной системы организмов.— Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермск. ун-те, 1923, т. 2, вып. 3, с. 99—110.
587. Любищев А. А. Систематика и эволюция.— В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1965, с. 45—57.
588. Любищев А. А. Проблемы систематики.— В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1968, т. 1, с. 7—29.
589. Любищев А. А. К логике систематики.— В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1972, т. 2, с. 45—68.
590. Любищев А. А. О постулатах современного селектогенеза.— В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1973, т. 3, с. 31—56.
591. Любищев А. А. Редукционизм и развитие морфологии и систематики.— Журн. общ. биол., 1977, т. 38, № 2, с. 245—263.
592. Любищев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М., Наука, 1982.
593. Ляпунов А. А. Проблемы теоретической и практической кибернетики. М., Наука, 1980.
594. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., Мир, 1968.
595. Майр Э. Принципы зоологической систематики. М., Мир, 1971.
596. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. Мир, 1974.
597. Майр Э. Эволюция.— В кн.: Эволюция. М., 1981, с. 11—32.
598. Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М., Изд-во иностр. лит., 1956.
599. Майсурадзе Л. С. Фораминиферы сармата западной Грузии. Тбилиси, Мецниереба, 1971.
600. Макарова И. В. О жизненных формах у морских диатомовых водорослей.— В кн.: Новости систематики низших растений. Л., 1974, т. 11, с. 3—19.
601. Мак-Лоун Р. Р. Математическое моделирование — искусство применения математики.— В кн.: Математическое моделирование. М., 1979, с. 9—20.
602. Макридин В. П. Брахиподы верхнеюрских отложений Донецкого края. Харьков, Изд-во ХГУ, 1952.
603. Макридин В. П. О проблеме вида в палеонтологии.— Уч. зап. Харьк. ун-та, 1955, т. 57, с. 17—29.

604. Макридин В. П. Политипическая концепция вида и опыт ее применения при изучении мезозойских брахиопод.— Палеонтол. журн., 1962, № 1, с. 7—18.
605. Макридин В. П. Брахиоподы юрских отложений Русской платформы и некоторых прилежащих к ней областей. М., Недра, 1964.
606. Макридин В. П. Принципы выделения и номенклатура подразделений палеозоогеографического районирования морских бассейнов.— Палеонтол. журн., 1973, № 2, с. 3—9.
607. Макридин В. П. Основы учения о палеозоогеографическом районировании морских бассейнов.— Зап. Српског геолошког друштва за 1973 годину. Београд, 1974, с. 11—18.
608. Макридин В. П. Палеобиогеографическое районирование и его значение для биостратиграфии.— В кн.: 27 Междунар. геол. конгр. Москва, 4—14 авг. 1984 г. Тезисы докл. Т. 1. М., Наука, 1984, с. 111—112.
609. Макридин В. П. Успехи и проблемы исследований структуры (гистологии) экзоскелета беспозвоночных организмов.— В кн.: Ископаемые организмы и стратиграфия осадочного чехла Украины. Киев, 1985, с. 11—16.
610. Макридин В. П. Основные направления палеобиогеографии.— Журн. общ. биол., 1985, т. 46, № 3, с. 309—316.
611. Макридин В. П., Кац Ю. И. Некоторые вопросы методики палеобиогеографических исследований.— В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М., 1966, с. 98—115.
612. Макридин В. П., Кац Ю. И., Лапчинская Л. В. Геологическое распространение и палеобиогеохимическая характеристика мезозойских и кайнозойских брахиопод.— В кн.: III Всесоюз. конф. по мезозойским и кайнозойским брахиоподам. Харьков, 1977, с. 34—35.
613. Макридин В. П., Месежников М. С. Палеобиогеографическое районирование и его значение для биостратиграфии.— Советская геология, 1987, № 1, с. 59—65.
614. Максимова З. А. Трилобиты среднего и верхнего девона Урала и Северных Мугоджар. М., Госгеолтехиздат, 1955.
615. Максимова З. А. Значение продуктов линьки трилобитов-факопид для установления характера залегания пластов.— В кн.: Значение биосферы в геологических процессах. Вопросы взаимосвязи палеонтологии и тектоники. М., 1962, с. 193—195 (Тр. V и VI сессий Всесоюз. палеонтол. об-ва).
616. Максимова С. В. Очерки по прикладной палеоэкологии. М., Наука, 1984.
617. Макфедьен Э. Экология животных. М., Мир, 1965.
618. Мамедова Т. А., Бабаев Ш. А. Об аномальном развитии крупных фораминифер из эоценовых отложений Азербайджана.— Докл. АН Аз.ССР, 1965, т. 21, № 4, с. 41—46.
619. Мамкаев Ю. В. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола.— Журн. общ. биол., 1968, т. 29, № 1, с. 48—56.
620. Манская С. М. Успехи органической геохимии.— Успехи химии, 1970, т. 39, № 5, с. 902—918.
621. Манская С. М., Дроздова Т. В. Органическое вещество осадочных пород.— В кн.: Органическое вещество современных и ископаемых осадков. М., 1971, с. 143—168.
622. Марковский Б. П. Методы биофациального анализа. М., Недра, 1966.
623. Марфенин Н. Н. Полимеризация и целостность у колониальных гидроидов.— В кн.: Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л., 1977, с. 35—36.
624. Марфенин Н. Н. Морфология колонии и распределительная система у двух видов герматипных кораллов рода *Acropora*.— Зоол. журн., 1983, т. 62, № 1, с. 5—13.
625. Мархинин Е. К. Вулканы и жизнь (Проблемы биовулканологии). М., Мысль, 1980.
626. Мяслакова Н. И. Глоботрунканиды и их стратиграфическое значение для верхнемеловых отложений Крыма, Кавказа и Северных Карпат. Автореф. докт. дис. М., МГУ, 1967.

627. Маслакова Н. И. Индивидуальное развитие глоботрунканид.—Вопр. микропалеонтологии, 1969, № 12, с. 95—107.
628. Маслакова Н. И. Глоботрунканиды юга Европейской части СССР. М., Наука, 1978.
629. Маслакова Н. И. Некоторые особенности морфогенеза раковин меловых планктонных фораминифер семейства Globotruncanidae.—В кн.: Закономерности исторического развития ископаемых организмов. М., 1982, с. 35—52.
630. Матвеев Б. С. О соотношении между скелетообразующей и железистой функциями кожи рыб в онтогенезе и филогенезе.—Докл. АН СССР, 1945, т. 49, № 7, с. 549—552.
631. Матвеев С. Д. Биогеографическое районирование, его этапы и критерии.—Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1971, № 5, с. 22—28.
632. Машковцев А. А. Смена эндогенных и экзогенных факторов эмбрионального развития в онтогенезе и филогенезе.—Изв. АН СССР. Сер. биол., 1936, № 5, с. 945—997.
633. Медведева М. Г., Некрята Н. С., Пискун Л. В. Микрофоссилии подземных вод северо-восточной части Белоруссии.—В кн.: Новые данные по геологии БССР. Минск, 1977, с. 82—91.
634. Медников Б. М., Меншуткин В. В. Опыт моделирования эволюции нуклеотидной последовательности ДНК на ЭВМ.—Журн. общ. биол., 1977, т. 38, № 2, с. 193—203.
635. Международный стратиграфический справочник. М., Мир, 1978.
636. Мейен С. В. Материалы к познанию морфологии вегетативного побега ангарских кордаитов.—Палеонтол. журн., 1962, № 2, с. 133—144.
637. Мейен С. В. О классификации дисперсных кутикул.—Палеонтол. журн., 1965, № 4, с. 75—87.
638. Мейен С. В. Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии. М., Наука, 1966 (Тр. ГИН АН СССР, вып. 150).
639. Мейен С. В. Об общих принципах палеофлористического районирования.—В кн.: XIV сессия Всес. палеонтол. об-ва 22—26 января 1968 г. Тез. докл. Л., 1968, с. 28—30.
640. Мейен С. В. О возрасте острогской свиты Кузбасса и об аналогах намюра в континентальных отложениях Северной Азии.—Докл. АН СССР, 1968, т. 180, № 4, с. 186—189.
641. Мейен С. В. О гипотезе перемещения континентов с точки зрения палеофлористики карбона и перми.—Геотектоника, 1969, № 5, с. 3—16.
642. Мейен С. В. Понятие о флоре и растительности геологического прошлого. Принципы палеофлористического районирования. Девонская флора. Каменноугольные флоры. Пермские флоры.—В кн.: Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М., 1970, с. 7—157 (Тр. ГИН АН СССР, вып. 208).
643. Мейен С. В. Некоторые теоретические вопросы современной палеоботаники.—Палеонтол. журн., 1970, № 4, с. 3—15.
644. Мейен С. В. Современная палеоботаника и эволюционная теория.—Природа, 1971, № 2, с. 48—57.
645. Мейен С. В. Жизнь в «безжизненную эру».—Природа, 1973, № 4, с. 115—117.
646. Мейен С. В. Введение в теорию стратиграфии. Геол. ин-т АН СССР. М., 1974, 186 с. (рукопись деп. в ВИНТИ, № 1749—74 Деп).
647. Мейен С. В. О соотношении номогенетического и тахогенетического аспектов эволюции.—Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 3, с. 353—364.
648. Мейен С. В. Проблема направленности эволюции.—В кн. Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М., 1975, т. 7, с. 66—117.
649. Мейен С. В. Принципы палеобиогеографического районирования.—В кн.: Междунар. геол. конгр. 25 сессия. Докл. сов. геологов. Палеонтология. Морская геология. М., Наука, 1976, с. 18—24.
650. Мейен С. В. Таксономия и мерономия.—В кн.: Вопросы методологии в геологических науках. Киев, 1977, с. 25—33.
651. Мейен С. В. Проблема редукционизма в биологии.—В кн.: Диалектика познаний в природе и научном познании. М., 1978, с. 135—169.

652. Мейен С. В. Систематика, филогения и экология проптеридофитов.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1978, т. 83, вып. 4, с. 72—84.
653. Мейен С. В. Основные аспекты типологии организмов.— Журн. общ. биол., 1978, т. 39, № 4, с. 495—508.
654. Мейен С. В. О наиболее общих принципах исторических реконструкций в геологии.— Изв. АН СССР. Сер. геол., 1978, № 11, с. 79—91.
655. Мейен С. В. Экосистемы и принцип взаимозаменяемости признаков.— В кн.: Экосистемы в стратиграфии. Владивосток, 1980, с. 16—21.
656. Мейен С. В. Следы трав индейских. М., Мысль, 1981.
657. Мейен С. В. Геоисторическая периодизация и геохронологическая шкала.— В кн.: Развитие учения о времени в геологии. Киев, 1982, с. 19—30.
658. Мейен С. В. Палеоэкосистемный подход.— В кн.: Развитие учения о времени в геологии. Киев, 1982, с. 286—305.
659. Мейен С. В. Проблема геохронологических границ.— В кн.: Развитие учения о времени в геологии. Киев, 1982, с. 209—219.
660. Мейен С. В. Органы размножения голосеменных и их эволюция (по палеоботаническим данным).— Журн. общ. биол., 1982, т. 43, № 3, с. 303—323.
661. Мейен С. В. Сравнение принципов систематики ископаемых и современных организмов.— В кн.: Математика и ЭВМ в палеонтологии. Кишинев, 1983, с. 10—27.
662. Мейен С. В. Систематика пельтаспермовых птеридоспермов и их место в филогении голосеменных.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1983, т. 88, № 1, с. 3—14.
663. Мейен С. В. Филогения высших растений и флорогенез.— В кн.: 27 Междунар. геол. конгр. Москва, 4—14 авг. 1984 г. Доклады, т. 2. Палеонтология. М., 1984, с. 75—80.
664. Мейен С. В. Принципы исторических реконструкций в биологии.— В кн.: Системность и эволюция. М., 1984, с. 7—32.
665. Мейен С. В., Гоманьков А. В. Новые данные о систематике филладодерм и их географическом распространении.— Докл. АН СССР, 1971, т. 198, № 3, с. 676—679.
666. Мейен С. В., Налимов В. В. Вероятностный мир и вероятностный язык.— Химия и жизнь, 1979, № 6, с. 22—27.
667. Мейен С. В., Шрейдер Ю. А. Методологические аспекты теории классификации.— Вопр. философии, 1976, № 12, с. 67—79.
668. Мейер К. И. Морфогения высших растений. М., Изд-во МГУ, 1958.
669. Мейнард-Смит Дж. Эволюция полового размножения. М., Мир, 1981.
670. Мейстер Г. К. Критический анализ основных понятий генетики. М.—Л., Сельхозгиз, 1934.
671. Меледина С. В. Некоторые вопросы систематики кардиоцератид.— Палеонтол. журн., 1981, № 2, с. 48—55.
672. Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. М., Наука, 1965.
673. Меннер В. В. Советская микропалеонтология (1930—1949).— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1950, т. 25, № 2, с. 24—43.
674. Меннер В. В. Биостратиграфические основы сопоставления морских, лагунных и континентальных свит. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962 (Тр. ГИН АН СССР, вып. 65).
675. Меннер В. В. Пространственное значение стратиграфических подразделений.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1971, т. 46, № 2, с. 9—16.
676. Меннер В. В. Задачи стратиграфии и палеогеографические методы.— Изв. АН СССР. Сер. геол., 1979, № 12, с. 20—29.
677. Меништин В. В. Опыт имитации эволюционного процесса на вычислительной машине.— Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1977, т. 13, № 5, с. 545—555.
678. Мерклин Р. Л. Пластинчатожаберные спириалисовых глин, их среда и жизнь. М., Изд-во АН СССР, 1950 (Тр. ПИН АН СССР, т. 28).
679. Мерклин Р. Л. Жизненные формы и их значение для палеоэкологического анализа.— В кн.: Междунар. геол. конгр. 22 сессия. Докл. сов. геологов. Проблемы палеонтологии. М., Наука, 1968, с. 18—26.

680. Месежников М. С. Соотношение степени детальности и размеров ареалов биостратиграфических подразделений.— В кн.: 27 Междунар. геол. конгр. Москва, 4—14 авг. 1984 г. Доклады, т. 1. Стратиграфия. М., 1984, с. 38—43.
681. Месежников М. С., Шульгина Н. И. К экологии позднеюрских и неокомских бореальных аммонитов.— В кн.: Палеобиология донных беспозвоночных прибрежных зон моря. Владивосток, 1975, с. 66—82.
682. Методика локального прогноза нефтегазоносности юрских карбонатных отложений Узбекистана/В. Д. Ильин, В. П. Строганов, Л. Н. Смирнов и др.— Сов. геология, 1981, № 4, с. 15—27.
683. Методика палеонтологических исследований. М., Мир, 1973.
684. Методические вопросы палинологии. М., Наука, 1973 (Тр. III Междунар. палинологич. конф.).
685. Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. М., Мир, 1972.
686. Мешкова Н. П. О личинках *Ephemeropsis trisetalis* Eichw.— Палеонтол. журн., 1961, № 4, с. 164—168.
687. Мешкова Н. П., Сысоев В. А. Находки слепков пищеварительного аппарата нижнекембрийских хилоитов.— В кн.: Проблематики фанерозоя. М., 1981, с. 82—85 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 481).
688. Миклин А. М. Критерии прогрессивного развития в живой природе и технике.— В кн.: Проблемы прогрессивного развития в живой природе и технике. Л., 1969, с. 27—28 (Тез. докл. на симпозиуме 28—30 окт. 1969 г.).
689. Миклин А. М. Критерии прогрессивной эволюции.— В кн.: Развитие эволюционной теории в СССР. Л., 1983, с. 358—364.
690. Микрофоссилии в стратолитовых породах докембрия СССР/Дж. Шопф, Т. А. Дольник, И. Н. Крылов и др.— В кн.: Палеонтология докембрия и раннего кембрия. Л., 1979, с. 104—109 (Тр. Всесоюз. симпозиума, Ленинград, 1976).
691. Микулинский С. Р., Полянский Ю. И. Развитие эволюционной теории в СССР. Л., Наука, 1983.
692. Милановский Е. Е. Развитие и современное состояние проблемы расширения и пульсаций Земли.— Изв. вузов. Геол. и разведка, 1982, № 7, с. 3—29.
693. Миллер Р., Кан Дж. Статистический анализ в геологических науках. М., Мир, 1965.
694. Мильн-Эдвардс А. Краткий очерк анатомии и физиологии человека и других животных. СПб., тип. Гл. Штаба, 1856.
695. Миничев Ю. С., Старобогатов Я. И. Проблема торсионного процесса и морфологические перестройки у личинок трохофорных животных.— Зоол. журн., 1972, т. 51, с. 1437—1449.
696. Мирзоев Г. Г., Мельникова Т. П. Онтогенетическое развитие альбских аммонитов рода *Anahoplites*.— Палеонтол. журн., 1971, № 3, с. 116—119.
697. Мирзоян Э. Н. Развитие основных концепций эволюционной гистологии. М., Наука, 1980.
698. Миркин Г. Р., Багдасарян Л. А. О принципиальной возможности определения палеонтологических объектов с помощью оптических анализирующих устройств.— Палеонтол. журн., 1972, № 1, с. 119—125.
699. Михайлова И. А. Об онтогенезе некоторых представителей семейства Hoplitidae (Ammonoidea).— Палеонтол. журн., 1975, № 2, с. 46—54.
700. Михайлова И. А. Особенности морфогенеза семейства Phylloceratidae.— Докл. АН СССР, 1978, т. 242, № 1, с. 207—210.
701. Михайлова И. А. Эволюция аптских аммоноидей.— Палеонтол. журн., 1979, № 3, с. 3—11.
702. Михайлова И. А. Об онтогенезе представителей рода *Anahoplites*.— Вестн. Моск. гос. ун-та. Сер. геол., 1980, № 3, с. 79—95.
703. Михайлова И. А. Соотношение онтогенеза и филогенеза на примере меловых аммоноидей.— В кн.: Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. М., 1982, с. 125—148.
704. Михайлова И. А. Система и филогения меловых аммоноидей. М., Наука, 1983.
705. Михайлова И. А., Догужаева Л. А. Морфогенез и система меловых

гетероморфных аммоноидей.— В кн.: Ископаемые головоногие моллюски. Основные направления изучения. М., 1985, с. 104—120.

706. Молекулярная микробиология. М., Мир, 1977.

707. Морган Т. Г. Структурные основы наследственности. М.—Л., Госиздат, 1924.

708. Морган Т. Г. Значение генетики для физиологии и медицины (Нобелевская лекция).— В кн.: Избранные работы по генетике. М.—Л., 1937, с. 256—271.

709. Морган Т. Г. Развитие и наследственность. М.—Л., Биомедгиз, 1937.

710. Морозова И. П. Девонские мшанки Минусинских и Кузнецкой котловин. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1960 (Тр. ПИН АН СССР, т. 86).

711. Морозова И. П. Мшанки поздней перми. М., Наука, 1970 (Тр. ПИН АН СССР, т. 122).

712. Морозова И. П. Основные направления исторического развития типа Вгуюзоа.— В кн.: Вопросы морфологии, терминологии, экологии и этапности развития ископаемых и современных мшанок. М., 1976, с. 23—27 (Тез. докл.).

713. Морозова И. П. Колониальность в историческом развитии мшанок.— В кн.: Всесоюз. колл. по ископ. и совр. мшанкам. Хабаровск, 1979, с. 38—41 (Тез. докл.).

714. Морозова И. П., Вискова Л. А. Историческое развитие морских мшанок Естогоста.— Палеонтол. журн., 1977, № 4, с. 3—20.

715. Морозова О. Н. Ультраструктура раковины *Hemithyris psittacea* (Brachiopoda).— Докл. АН СССР, 1982, т. 263, № 4, с. 991, 992.

716. Морфогенез симбирскитов/В. В. Друщиц, И. А. Михайлова, Г. К. Кабанов и др.— Палеонтол. журн., 1980, № 1, с. 55—71.

717. Мухелишвили Л. В. К вопросу об изменчивости сарматских нассид.— В кн.: Общие вопросы эволюционной палеобиологии. Тбилиси, 1968, вып. 4, с. 21—29.

718. Мутвей Г. Ультраструктурное исследование перламутра моллюсков.— В кн.: 27 Междунар. геол. конгр. Москва 4—14 авг. 1984 г. Доклады, т. 2. Палеонтология. М., 1984, с. 56—61.

719. Мюллер Ф. За Дарвина.— В кн.: Мюллер Ф., Геккель Э. Основной биогенетический закон. М.—Л., 1940, с. 61—166.

720. Назаров В. И. Реконструкции ландшафтов Белоруссии по палеоэнтомологическим данным (антропоген). М., Наука, 1984.

721. Назаров В. И. Финализм в современном эволюционном учении. М., Наука, 1984.

722. Найдин Д. П. О границах вида на ископаемом материале.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1957, т. 32, № 3, с. 55—63.

723. Найдин Д. П. О соотношении биостратиграфических и палеобيوгеографических подразделений низшего ранга.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1973, т. 48, № 6, с. 50—63.

724. Найдин Д. П., Алексеев А. С. Значение данных океанского бурения для интерпретации обстановки накопления и условий обитания фауны сеномана Горного Крыма.— В кн.: Эволюция организмов и биостратиграфия середины мелового периода. Владивосток, 1981, с. 7—21.

725. Наливкин Б. В. Экология и систематика некоторых девонских двусторчатых моллюсков.— В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом (палеоэкологические проблемы) Новосибирск, 1974, с. 72—77.

726. Наливкин Д. В. Моллюски горы Бакинского яруса.— Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 116, 1914, 32 с.

727. Наумов Г. В. Краткая история биогеографии. М., Наука, 1969.

728. Наумов Д. В. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1960 (Определители по фауне СССР, вып. 70).

729. Наумова С. Н. Споры и пыльца углей СССР.— В кн.: Междунар. геол. конгр. 17 сессия. Труды, т. 1. М., 1939, с. 355—366.

730. Невеская Л. А. Об онтогенетическом развитии замка у черноморских Veneridae.— Палеонтол. журн., 1960, № 2, с. 58—62.

731. Невеская Л. А. Об онтогенетическом развитии замка у некоторых видов черноморских двустворчатых моллюсков.— Палеонтол. журн., 1962, № 2, с. 49—70.
732. Невеская Л. А. Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология. М., Наука, 1965 (Тр. ПИН АН СССР, т. 105).
733. Невеская Л. А. Проблема вида в палеонтологии в свете полиитипической концепции.— В кн.: Итоги науки и техники. Стратиграфия. Палеонтология. М., 1967, с. 5—53.
734. Невеская Л. А. Вопросы видообразования в свете палеонтологических данных.— Палеонтол. журн., 1967, № 4, с. 17—34.
735. Невеская Л. А. К классификации древних замкнутых и полузамкнутых водоемов на основании характера их фаун.— В кн.: Современные проблемы палеонтологии. М., 1971, с. 258—278 (Тр. ПИН АН СССР, т. 130).
736. Невеская Л. А. Онтогенетическое развитие раковины и некоторые пути видообразования двустворчатых моллюсков.— В кн.: Палеобиология донных беспозвоночных прибрежных зон моря. Владивосток, 1975, с. 17—34.
737. Неймайр М. История Земли, т. 2. СПб., тип. Т-ва «Просвещение», 1904, 848 с.
738. Неймайр М. Корни животного царства. Введение в науку о происхождении животных. М., М. и С. Сабашниковы, 1919, 298 с.
739. Нероденко В. М. О прижизненных повреждениях ростров белемнитов.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1981, т. 56, № 4, с. 117.
740. Неручев С. Г. Эпохи радиоактивности в истории Земли и развитие биосферы.— Геол. и геофиз., 1976, № 2, с. 3—13.
741. Неручев С. Г., Бекетов В. М. Эволюция обстановок в накоплении богатых сапропелевым органическим веществом сланцевых отложений.— В кн.: Эволюция осадочного процесса на континентах и в океанах. Новосибирск, 1981, с. 243—245.
742. Несис К. Н. Экологическая эволюция головоногих моллюсков.— В кн.: Моллюски. Их система, эволюция и роль в природе. Л., 1976, с. 152—155.
743. Несис К. Н. Зоогеография мирового океана: сравнение зональности пелагиали и регионального членения шельфа по головоногим моллюскам.— В кн.: Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М., 1982, с. 114—134.
744. Нестор Х. Э. О филогении палеозойских строматопороидей.— В кн.: Древние Spidaria. Новосибирск, 1974, с. 27—38 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 201).
745. Нехорошев В. П. Палеонтология и палеоклиматология — решающие факторы при доказательстве правильности гипотезы Вегенера о перемещении континентов (мобилизме).— В кн.: Палеонтология, палеобиогеография и мобилизм. Магадан, 1981, с. 9—21 (Тр. 21-й сессии Всесоюз. палеонтол. об-ва).
746. Никитин Е. П. Метод познания прошлого.— Вопр. философии, 1966, № 8, с. 34—44.
747. Николис Г., Пригожин И. Р. Самоорганизация в неравновесных системах. От диссипативных структур к упорядоченности через флуктуации. М., Мир, 1979.
748. Никольский Г. В. О диалектике взаимоотношений организма и среды.— В кн.: Философские вопросы естествознания. М., 1958, с. 112—126.
749. Новик Е. О., Фисуненко О. П. К вопросу о фитогеографии карбона. Киев, 1979.
750. Новицкий Ч. Теория эволюции как теория процесса самоорганизации.— В кн.: Проблемы взаимосвязи организации и эволюции в биологии. М., 1978, с. 72—102.
751. Новицкая Л. И. Микростроение некоторых Psammosteida.— В кн.: Псаммостейды (Agnatha, Psammosteidae) девона СССР. Таллин, 1965, с. 257—282.
752. Новицкая Л. И. Морфология древних бесчелюстных. М., Наука, 1983.
753. Новицкая Л. И. Об использовании микростроения экзоскелета бесче-

люстных в систематике и филогенетике.— В кн.: Проблемы современной палеонтологии. М., 1983, с. 10—21.

754. Новосельцев В. Н. Теория управления и биосистемы. М., Наука, 1978.

755. Новые данные по стратиграфии рифейской группы (верхний протерозой)/Б. М. Келлер, Г. А. Казаков, И. Н. Крылов и др.— Изв. АН СССР. Сер. геол., 1960, № 12, с. 26—41.

756. Новые находки Metazoa в вендомии Русской платформы/Б. М. Келлер, В. В. Меннер, В. А. Степанов и др.— Изв. АН СССР. Сер. геол., 1974, № 12, с. 130—134.

757. О возрасте кислородной атмосферы/В. И. Виноградов, И. Б. Иванов, М. А. Лищарев и др.— Докл. АН СССР, 1969, т. 188, № 5, с. 1144—1147.

758. О деятельности Научного совета по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов».— В кн.: Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов» в 1979 г. М., 1980, с. 6—25.

759. О значении исследований структуры и вещественного состава раковин, палеоэкологии и хорологии мезозойских и кайнозойских брахиопод/В. П. Макридин, Ю. И. Кац, В. П. Камышан и др.— В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Новые данные о развитии фауны. М., 1975, с. 103—117.

760. О трехчленном делении рифея по строматолитам/Вл. А. Комар, И. Н. Крылов, С. В. Нужнов и др.— В кн.: Междунар. геол. конгр. 22 сессия. Докл. сов. геологов. Проблема 10. Геология декабря. М., 1964, с. 172—185.

761. Обручев Д. В. Эволюция Agnatha.— Зоол. журн., 1945, т. 24, № 5, с. 257—272.

762. Обручев Д. В. Бесчелюстные.— В кн.: Основы палеонтологии. Бесчелюстные рыбы. М., 1964, с. 34—116.

763. Обручев Д. В. Ископаемые яйцевые капсулы химер.— Палеонтол. журн., 1966, № 3, с. 117—124.

764. Обручев Д. В. Современные теории эволюции низших позвоночных.— В кн.: Современные проблемы палеонтологии. М., 1971, с. 332—346 (Тр. ПИН АН СССР, т. 130).

765. Обручев Д. В. Некоторые критерии филогенетических исследований на примере низших позвоночных.— Палеонтол. журн., 1972, № 3, с. 56—71.

766. Обручев Д. В., Марк-Курик Э. Ю. Псаммостенды (Agnatha, Psammosteidae) девона СССР. Таллин, Изд. Ин-та геол. АН ЭССР, 1965.

767. Одум Ю. Основы экологии. М., Мир, 1975.

768. Окунева О. Г. Новые данные по морфологии археоциат и систематике отряда Monoscyathida.— В кн.: Материалы к III коллоквиуму по археоциатам. М., 1970, с. 22.

769. Олейников А. Н. Диспропорциональность пространства и проблема выбора классификационных порогов.— В кн.: Симметрия в природе. Л., 1971, с. 51—53.

770. Олейников А. Н. Метод суперпозиции при изучении структуры связей в сложных таксономических группировках.— В кн.: Всесоюзный коллоквиум по математическим методам в палеонтологии. Таллин, 1971, с. 32—34 (Тез. докл.).

771. Олейников А. Н. К алгоритмизации процедур биогеографического картирования.— В кн.: 17 сессия Всесоюз. палеонтол. об-ва. Л., 1971, с. 61—63 (Тез. докл.).

772. Олейников А. Н. Кодирование таксономических признаков в палеонтологии.— Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер., 1973, т. 180, с. 120—149.

773. Олейников А. Н. Палеонтология и математика.— В кн.: Отечественная палеонтология за сто лет (1870—1970 гг.). Л., 1977, с. 133—142 (Тр. 16 сессии Всесоюз. палеонтол. об-ва).

774. Олейников А. Н., Жамойда А. И. О перспективах применения математических методов в палеонтологии и биостратиграфии.— Ежегод. Всесоюз. палеонтол. об-ва, т. 17. Л., Недра, 1965, с. 282—291.

775. Олейников А. Н., Михайлов Ю. И. Применение перфокарт в геологии. Л., Недра, 1968.

776. Олейников А. Н., Романовский С. И. Проективный метод контроля корреляции осадочных пород. Л., изд. ВСЕГЕИ, 1973.
777. Оленов Ю. М., Хармац И. С. Динамика генного состава природной популяции *Drosophila melanogaster*.— Докл. АН СССР, 1938, т. 19, № 5, с. 409—415.
778. Опарин А. И. Происхождение жизни. М., Московский рабочий, 1924.
779. Опарин А. И. Возникновение жизни на Земле. М., Изд-во АН СССР, 1957.
780. Опарин А. И. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М., Наука, 1968.
781. Опарин А. И. Состояние и задачи исследований по проблеме происхождения жизни.— В кн.: Абиогенез и начальные стадии эволюции жизни. М., 1968, с. 5—10.
782. Опарин А. И. Проблема происхождения жизни. М., Знание, 1976.
783. Опорный разрез верхнеюрских отложений бассейна р. Хеты (Хатангская впадина). Л., Наука, 1969.
784. Органическая геохимия. М., Мир, 1974.
785. Органическое вещество и цикличность процессов нефтеобразования/ С. П. Максимов, Т. А. Бтиева, Н. А. Еременко и др.— Сов. геология, 1979, № 4, с. 3—17.
786. Орлов Ю. А. *Peruniinae*, новое подсемейство куниц из неогена Евразии (к филогении куниц). М.—Л., Изд-во АН СССР, 1947 (Тр. ПИН АН СССР, т. 10, вып. 3).
787. Орлов Ю. А. В мире древних животных. М., Наука, 1968.
788. Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. М., Изд-во АН СССР, 1963.
789. Оспанова Н. К. Явления внутриколонияльной конкуренции в колониях гелиолитонидей.— Докл. АН ТаджССР, 1980, т. 23, № 12, с. 722—725.
790. Очев В. Г., Шишкин М. А. Кладбище древних земноводных в Оренбуржье.— Природа, 1967, № 1, с. 79—85.
791. Ошуркова М. В. Фациально-палеоэкологический подход к изучению фоссилизированных остатков растений.— Палеонтол. журн., 1974, № 3, с. 87—96.
792. Ошуркова М. В. Детальное расчленение угленосных отложений по палеофитологическим данным. Методические рекомендации. Л., изд. ВСЕГЕИ, 1981.
793. Паавер К. Л. Изменчивость остеонной организации млекопитающих. Опыт динамического подхода к морфологической структуре. Таллин, Валгус, 1973.
794. Паавер К. Л. Проблемы развития теоретической морфологии.— В кн.: Проблемы развития морфологии животных. М., 1982, с. 32—40.
795. Паевская Е. Б. Алгоритмизация разработки политомических информационных систем в палеонтологии.— В кн.: Автоматизированные системы в геологических исследованиях. Л., 1977, с. 78—94 (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер., т. 290).
796. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени/ В. А. Вахрамеев, И. А. Добрускина, Е. Д. Заклинская и др. М., Наука, 1970 (Тр. ГИН АН СССР, вып. 208).
797. Палеозоогеография морей Бореального пояса в юре и неокоме/ В. Н. Сакс, В. А. Басов, А. А. Дагис и др. Новосибирск, 1971.
798. Палеонтологи Советского Союза. Л., Наука, 1968.
799. Палеонтологический словарь. М., Наука, 1965.
800. Палеонтология верхнедокембрийских и кембрийских отложений Восточно-Европейской платформы. М., Наука, 1979.
801. Палеонтология, палеобιοгеография и мобилизм. Магадан. Книжное изд-во, 1981 (Тр. 21 сессии Всесоюз. палеонтол. об-ва).
802. Палій В. М. Про знахідку сліду життєдіяльності в рифейських відкладах Овруцького кряжу.— Доп. АН УРСР. Сер. Б., 1974, № 1, с. 34—37.
803. Палій В. М. Остатки бесскелетной фауны и следы жизнедеятельности из отложений верхнего докембрия и нижнего кембрия Подольи.— В кн.: Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Европейской платформы. Киев, 1976, с. 63—77.

804. *Парамонов А. А.* Курс дарвинизма. М., Сов. наука, 1945.
805. *Парамонов А. А.* Пути и закономерности эволюционного процесса (Основные принципы филогенетики).— В кн.: Современные проблемы эволюционной теории. Л., 1967, с. 342—441.
806. *Парамонов А. А.* Дарвинизм. М., Просвещение, 1978.
807. *Парамонова Н. П.* О внутривидовой изменчивости некоторых ранне-сарматских кардиумов юга СССР.— В кн.: Современные проблемы палеонтологии. М., 1971, с. 246—257 (Тр. ПИН АН СССР, т. 130).
808. *Парамонова Н. П.* К систематике сарматских и ачкагыльских кардинд (Bivalvia).— Палеонтол. журн., 1977, № 3, с. 65—75.
809. *Парамонова Н. П.* О фенетической изменчивости и возможных путях микроэволюции некоторых сарматских кардинд.— В кн.: Физиология и популяционная экология животных. Саратов, 1978, № 5/7, с. 151—157.
810. *Парамонова Н. П.* О классификации явлений внутривидовой изменчивости.— Палеонтол. журн., 1979, № 3, с. 12—21.
811. *Парушин О. Б., Свиточ А. А.* Радиоуглеродный анализ по карбонату раковин моллюсков.— В кн.: Комплексное изучение моллюсков для целей стратификации и палеогеографии плейстоцена (на примере рода *Didacna* Eichw.). М., 1981, с. 104—121.
812. *Пегета В. П.* Ранние этапы развития трубчатых костей у некоторых низших позвоночных.— В кн.: Морфологические адаптации в онтогенезе. Киев, 1967, с. 36—45.
813. *Пегета В. П.* Доказана ли потеря энхондральной оссификации в филогенезе низших позвоночных?— В кн.: Закономерности клеточной дифференцировки производных мезенхимы. Киев, 1968, с. 99—101.
814. *Пегета В. П.* Параллелизм и преемственность в развитии преформированных хрящом костей.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии. М., 1979, с. 200.
815. *Пегета В. П.* Формирование и эволюция элементов костного экзоскелета.— В кн.: Макроэволюция. Матер. I Всес. конф. по проблемам эволюции. М., 1984, с. 137.
816. *Пергамент М. А.* Климатическая зональность, биогеографические провинции и стратиграфия мела.— В кн.: Вопросы палеобиогеографии. Уфа, 1978, с. 115—120.
817. *Петров А. А.* Нефть и природные соединения.— Вестн. АН СССР, 1968, № 2, с. 49—56.
818. *Петров А. А.* Реликтовые углеводороды нефти и их геохимическое значение.— В кн.: Происхождение нефти и газа, их миграция и закономерности образования и размещения нефтяных и газовых залежей. Львов, 1981, с. 41, 42 (Тез. докл. Республикан. совещ., ч. 1).
819. *Петров Ю. Е.* Принципы выделения жизненных форм у морских водорослей.— В кн.: Новости систематики низших растений. Л., 1974, т. 11, с. 19—28.
820. *Петросьянц М. А., Овнатанова Н. С.* Роль микрофоссилий в определении степени катагенеза органического вещества.— В кн.: Итоги науки и техники. Общая геология. М., 1985, т. 19, с. 5—92.
821. *Пламядяла Г. С.* Изменчивость и систематическое значение отдельных морфологических признаков сарматских церитов.— В кн.: Палеонтология и стратиграфия мезокайнозоя южных окраин Русской платформы. Кишинев, 1973, с. 33—42.
822. *Плохинский Н. А.* Биометрия. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1961.
823. *Позднякова Л. А., Силина А. В.* Кальций-магниевый метод определения температурных условий обитания морских двустворчатых моллюсков.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1985, № 3, с. 423—434.
824. *Познанин Л. П.* Проблемы биологических координаций и некоторые вопросы экологической морфологии позвоночных животных.— Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 1, с. 87—102.
825. *Покровский М. П.* О «генетическом» и «морфологическом» подходах в изучении геологических объектов.— Тр. Свердл. горн. ин-та, 1972, вып. 88 (3), с. 16—34.

826. Полтева Д. Г. Регенерация и соматический эмбриогенез у актиний.— Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт., 1972, т. 78, № 4, с. 171—232.
827. Поляков Д. М. Особенности сезонного формирования кораллитов у массивных кораллов.— Биол. моря, 1982, № 5, с. 41—48.
828. Поннамперума С. Происхождение жизни. М., Мир, 1977.
829. Пономарев Я. А. Психология творчества. М., Наука, 1976.
830. Пономаренко А. Г. *Coptoclava* (Coleoptera) — своеобразный раннемеловой водный жук из Восточной Азии.— В кн.: Ископаемая фауна и флора Монголии. М., 1975, с. 122—139.
831. Пономаренко А. Г. Новое насекомое из мела Забайкалья — возможный паразит летающих ящеров.— Палеонтол. журн., 1976, № 3, с. 102—106.
832. Пономаренко А. Г., Расницын А. П. О фенетической и филогенетической системах.— Зоол. журн., 1971, т. 50, № 1, с. 5—14.
833. Попов П. А. Микроскопические грибы как объект палеонтологических исследований.— Микология и фитопатология, 1967, т. 1, № 2, с. 158—163.
834. Попов С. В. Микроструктура раковины и систематика кардиид. М., Наука, 1977 (Тр. ПИН АН СССР, т. 153).
835. Поппер К. Логика и рост научного знания. М., Прогресс, 1983.
836. Потонье Г. Происхождение каменного угля и других каустобиолитов. Л., ОНТИ, 1944.
837. Поярков Б. В. Развитие и распространение девонских фораминифер. М., Наука, 1979.
838. Правила палеозоологической номенклатуры. Л.—М., Гостеолиздат, 1932.
839. Практическая стратиграфия. Разработка стратиграфической базы крупномасштабных геологосъемочных работ. Л., Недра, 1984.
840. Преображенский Б. В. Значение зональных явлений в скелете табулятоморфных кораллов.— Палеонтол. журн., 1967, № 3, с. 3—8.
841. Преображенский Б. В. О номенклатуре жизненных форм кораллов.— Биол. моря, 1975, № 1, с. 23—30.
842. Преображенский Б. В. Морфология и палеоэкология табулятоморфных кораллов. М., Наука, 1982.
843. Проблематики палеозоя и мезозоя. М., Наука, 1984. (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 597).
844. Проблематики фанерозоя. М., Наука, 1981 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 481).
845. Проблемы кибернетики/В. В. Парин, Б. В. Бирюков, Е. С. Геллер и др. М., Знание, 1969.
846. Проблемы палинологии. М., Наука, 1973. (Труды III Международной палинологической конференции).
847. Происхождение иридиевой аномалии на границе маастрихтского и датского ярусов/М. А. Назаров, Л. Д. Барсукова, Г. М. Колесов и др.— Геохимия, 1983, № 8, с. 1160—1178.
848. Промтов А. Н. Ген и признак в онтогенезе.— Успехи совр. биол., 1934, т. 3, № 2, с. 145—180.
849. Равикович А. И. Развитие основных теоретических направлений в геологии XIX века. М., Наука, 1969 (Тр. ГИН АН СССР, вып. 189).
850. Равикович А. И. Чарлз Лайель. М., Наука, 1976.
851. Радченко Г. П. Критерии и методы палеогеографических реконструкций прежних условий в областях древней суши по палеонтологическим данным.— В кн.: Летоны палеогеографических исследований. М., 1964, с. 167—183.
852. Радченко О. А. Гесхимические закономерности размещения нефтеносных областей мира. Л., Недра, 1965.
853. Раковский В. Е. Биогехимические основы генезиса топлив.— Изв. АН БССР, 1954, № 6, с. 37—54.
854. Раннемеловое озеро Манлай. М., Наука, 1980.
855. Расницын А. П. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. М., Наука, 1969 (Тр. ПИН АН СССР, т. 123).
856. Расницын А. П. К вопросу о виде и видообразовании.— В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1975, т. 4, с. 221—230.

857. Расницын А. П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М., Наука, 1980 (Тр. ПИН АН СССР, т. 174).
858. Расницын А. П. Филогения и систематика.— В кн.: Теоретические проблемы современной биологии. Пушино, 1983, с. 41—49.
859. Расницын А. П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса).— В кн.: Эволюция и биоэкологические кризисы. М., 1987, с. 46—64.
860. Растительные микрофоссилии/Н. А. Волкова, В. В. Кирьянов, Л. В. Пискун и др.— В кн.: Палеонтология верхнедокембрийских и кембрийских отложений Восточно-Европейской платформы. М., 1979, с. 4—38.
861. Раузер-Черноусова Д. М. Об онтогенезе некоторых палеозойских фораминифер.— В кн.: Памяти академика А. А. Борисяка. М.—Л., 1949, с. 339—353 (Тр. ПИН АН СССР, т. 20).
862. Раузер-Черноусова Д. М. О низших таксономических единицах в систематике фораминифер.— Вopr. микропалеонтол., 1956, вып. 1, с. 5—22.
863. Раузер-Черноусова Д. М., Герке А. А. Терминологический справочник по стенкам раковин фораминифер. М., Наука, 1971.
864. Раун Д., Стэнли С. Основы палеонтологии. М., Мир, 1974.
865. Раутиан А. С. Уникальное перо птицы из отложений юрского озера в хребте Каратау.— Палеонтол. журн., 1978, № 4, с. 106—114.
866. Раутиан А. С., Раутиан Г. С. Морфологическое обоснование гомологических рядов в наследственной изменчивости (на примере хроматических абераций тетеревиных).— Журн. общ. биол., 1985, т. 46, № 3, с. 375—388.
867. Региональная схема стратиграфии докембрийских образований/К. О. Кратц, К. А. Шуркин, С. Б. Лобач-Жученко и др.— В кн.: Стратиграфия и изотопная геохронология докембрия восточной части Балтийского щита. Л., 1971, с. 120—129.
868. Ремизов И. Н. О находках костяных брекчий в слоях полтавского яруса Украины.— Уч. зап. Харьковск. ун-та, 1956, т. 13, № 46, с. 165—171.
869. Родендорф Б. Б. Эволюция и классификация летательного аппарата насекомых. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949 (Тр. ПИН АН СССР, т. 16).
870. Родионов Д. А., Забелина Т. М., Родионова М. К. Полуколичественный анализ в биостратиграфии и палеоэкологии. М., Недра, 1973.
871. Рождественский А. К. Возрастная изменчивость и некоторые вопросы систематики динозавров Азии.— Палеонтол. журн., 1965, № 3, с. 95—109.
872. Рождественский А. К. Новые игуанодонты из Центральной Азии. Филогенетические и таксономические взаимоотношения поздних Iguanodontidae и Hadrosauridae.— Палеонтол. журн., 1966, № 3, с. 103—116.
873. Розанов А. Ю. Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М., Наука, 1973 (Тр. ГИН АН СССР, вып. 241).
874. Розанов А. Ю. Вольбортеллы.— В кн.: Палеонтология верхнедокембрийских и кембрийских отложений Восточно-Европейской платформы. М., 1979, с. 93—94.
875. Розанов А. Ю., Ганглофф Р. О некоторых случаях патологических изменений скелета у археоциат.— Тр. ИГиГ СО АН СССР, 1979, вып. 406, с. 57—58.
876. Розман Х. С. Ярусное расчленение верхнего ордовика и биогеографические особенности развития позднеордовикских фаун.— В кн.: Стратиграфия нижнего палеозоя Центральной Европы. М., 1968, с. 95—103.
877. Розман Х. С. Биостратиграфия и палеобиогеография верхнего ордовика Северо-Востока СССР.— В кн.: Биостратиграфия верхнего ордовика Северо-Востока СССР. М., 1970, с. 212—270 (Тр. ГИН АН СССР, вып. 205).
878. Розман Х. С. Зоогеографическая поясная зональность Северной Азии по ордовикским брахиоподам.— В кн.: Междунар. геол. конгр. 25 сессия. Докл. сов. геологов. Палеонтология. Морская геология. М., Наука, 1976, с. 72—85.
879. Розов С. Н. Морфология, терминология и систематическое положение стенокеоид.— В кн.: Проблематики палеозоя и мезозоя. М., 1984, с. 117—132 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 597).
880. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск, Вышэйшая школа, 1967.

881. Роль микроорганизмов в образовании железо-марганцевых озерных руд. М.—Л., Наука, 1964.
882. Рольф В. Д. Я. Применение инфракрасных лучей. Применение ультрафиолетовых лучей.— В кн.: Методы палеонтологических исследований. М., 1973, с. 292—303.
883. Ромер А. Ш. Палеонтология позвоночных. М.—Л., ОНТИ, 1939.
884. Ронов А. Б. Эволюция осадкообразования в истории Земли.— В кн.: Эволюция осадочного процесса в океанах и на континентах, М., 1983, с. 49—74.
885. Рубель М. П. Об изменчивости брахиопод на примере *Lycoperia Lahusen*.— В кн.: Вопросы закономерностей и форм развития органического мира. М., 1964, с. 63—71.
886. Рубель М. П. Эволюция рода *Stricklandia* (Pentamerida, Brachiopoda) в лландовери Эстонии.— В кн.: Фации и фауна силура Прибалтики. Таллин, 1977, с. 193—211.
887. Руженцев В. Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1960 (Тр. ПИН АН СССР, т. 83).
888. Руженцев В. Е. Некоторые вопросы классификации аммоноидей.— Палеонтол. журн., 1960, № 1, с. 16—28.
889. Руженцев В. Е. Проблема перехода в палеонтологию.— Палеонтол. журн., 1963, № 2, с. 3—16.
890. Руженцев В. Е., Богословская М. Ф. Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Ранненамюрские аммоноидей. М., Наука, 1971 (Тр. ПИН АН СССР, т. 133).
891. Руженцев В. Е., Богословская М. Ф. Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Поздненамюрские аммоноидей. М., Наука, 1977 (Тр. ПИН АН СССР, т. 167).
892. Руженцев В. Е., Шиманский В. Н. Нижнепермские свернутые и согнутые наутилоидеи Южного Урала, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954 (Тр. ПИН АН СССР, т. 50).
893. Рудь К. Ф. Избранные биологические произведения. М., Изд-во АН СССР, 1954.
894. Рудянец А. В. Опыт исследования эволюции хрящевой и костной тканей. М., Изд-во АН СССР, 1958.
895. Рутген М. Происхождение жизни (естественным путем). М., Мир, 1973.
896. Рухин Л. Б. Основы общей палеогеографии. Л., Гостоптехиздат, 1962.
897. Рухин Л. Б. Основы литологии. Л., Недра, 1969.
898. Рьюз М. Философия биологии. М., Прогресс, 1977.
899. Савельев А. А. Нижнемеловые тригониды Мангышлака и Западной Туркмении. Л., 1958 (Тр. ВНИГРИ, вып. 125).
900. Савельев А. А. Внутривидовые подразделения и некоторые вопросы видообразования.— Палеонтол. сб., 1960, № 2, с. 11—37.
901. Садов И. А. О строении скорлупы ископаемых рептилий и птиц.— Палеонтол. журн., 1970, № 4, с. 84—91.
902. Садыков А. М. Идея рациональной стратиграфии (на примере Центрального Казахстана). Алма-Ата, Наука, 1974.
903. Сакс В. Н. Некоторые общие вопросы палеогеографии и палеобиогеографии мезозойской эры.— В кн.: Проблемы палеозоогеографии мезозоя Сибири. Новосибирск, 1972, с. 5—18 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 111).
904. Сакс В. Н., Нальняева Т. И. Редкий случай прижизненного повреждения роста белемнита.— В кн.: Проблемы палеозоогеографии мезозоя Сибири. Новосибирск, 1972, с. 114—118 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 111).
905. Салин Ю. С. Количественные методы в палеоэкологии и биостратиграфии. Новосибирск, Наука, 1972 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 161).
906. Самойлов Я. В. Эволюция минерального состава скелетов организмов. М.—Л., Гостеолитиздат, 1923 (Тр. Ин-та прикладн. минерал. и петрографии, вып. 4).
907. Самойлов Я. В. Биолиты. Л., Научн. хим.-техн. изд-во, 1929, 140 с.
908. Самойлов Я. В. Палеофизиология (палеобиохимия), ее геологическое значение.— В кн.: Биолиты, Л., 1929, с. 77—92.
909. Самохвалова Г. В. Получение наследственных изменений у тлей при

перемене кормовых растений.— Журн. общ. биол., 1951, т. 12, № 3, с. 176—191.

910. Самылина В. А. Раннемеловые флоры Северо-Востока СССР. К проблеме становления флор кайнофита. Л., 1972.

911. Санин В. Я. Раннемеловые ктенодонтиды (*Bivalvia*) севера Сибири. Новосибирск, Наука, 1976 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 310).

912. Сапунов В. Б. Адаптация к перемене экологических условий и фенотипическая изменчивость тлей.— Журн. общ. биол., 1983, т. 44, № 4, с. 557—567.

913. Сарычева Т. Г. Морфология, экология и эволюция подмосковных продуктовид (роды *Diclyoclostus*, *Pugilis* и *Antiquatonia*). М.—Л. Изд-во АН СССР, 1949 (Тр. ПИН АН СССР, т. 18).

914. Сарычева Т. Г., Яблоков А. В. Палеонтология и микроэволюция (К 100-летию со дня рождения крупнейшего советского палеонтолога-эволюциониста академика Алексея Алексеевича Борисяка).— Журн. общ. биол., 1973, т. 34, № 3, с. 348—359.

915. Сафонова Г. И. Реликтовые структуры в углеводородах нефтей различных стратиграфических подразделений. М., Недра, 1980.

916. Саютина Т. А. Об изменчивости некоторых североуральских клизидофилл (*Rugosa*).— Палеонтол. журн., 1970, № 2, с. 33—42.

917. Саютина Т. А. О роде *Sychnoelasma* из нижнекаменноугольных отложений Северного Урала.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1976, т. 51, № 1, с. 111—123.

918. Саютина Т. А. Раннекембрийское семейство *Khastaktiidae* fam. nov.— возможные строматопораты.— Палеонтол. журн., 1980, № 4, с. 13—28.

919. Светлов П. Г. Проблемы патогенеза наследственных и ненаследственных нарушений нормы развития в свете общих закономерностей онтогенеза.— Вестн. АМН СССР, 1962, № 11, с. 13—18.

920. Светлов П. Г. О целостном и элементаристическом методах в эмбриологии.— Архив анат., гист. и эмбриол., 1964, т. 46, № 4, с. 3—26.

921. Светлов П. Г. Онтогенез как целенаправленный (телеономический) процесс.— Архив анат., гист. и эмбриол., 1972, т. 63, № 8, с. 5—16.

922. Светлов П. Г. Физиология (механика) развития. Л., Наука, 1978.

923. Севергин В. М. Первые основания минералогии или естественная история ископаемых тел. СПб, 1798.

924. Северцов А. Н. Исследования об эволюции низших позвоночных. 2. Организация ближайших предков современных позвоночных.— Русск. арх. анат., гист. и эмбриол., 1917, т. I. вып. 2, с. 503—656.

925. Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. М., Думнов, 1925.

926. Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.

927. Северцов А. Н. Эволюция и эмбриология.— В кн.: Северцов А. Н. Собр. соч., т. 3. М.—Л., 1945, с. 7—18.

928. Северцов А. Н. Этюды по теории эволюции.— В кн.: Северцов А. Н. Собр. соч., т. 3. М.—Л., 1945, с. 19—216.

929. Северцов А. Н. Современные проблемы эволюционной теории.— В кн.: Северцов А. Н. Собр. соч., т. 3. М.—Л., 1945, с. 217—282.

930. Северцов А. Н. О соотношениях между онтогенезом и филогенезом у животных.— В кн.: Северцов А. Н. Собр., соч., т. 3. М.—Л., 1945, с. 316—452.

931. Северцов А. Н. Этюды по редукции органов позвоночных животных.— В кн.: Северцов А. Н. Собр. соч., т. 3. М.—Л., 1945, с. 453—515.

932. Северцов А. С. К вопросу об эволюции онтогенеза.— Журн. общ. биол., 1970, т. 31, № 2, с. 222—234.

933. Северцов А. С. Становление ароморфоза.— Журн. общ. биол., 1972, т. 34, № 1, с. 21—35.

934. Северцов А. С. Факторы, ограничивающие адаптивную зону филогенеза амфибий.— Журн. общ. биол., 1978, т. 39, № 1, с. 66—75.

935. Северцов А. С. Введение в теорию эволюции. М., Изд-во МГУ, 1981.

936. Северцов А. С. Специализация как основа происхождения таксонов надвидового ранга.— Журн. общ. биол., 1984, т. 45, № 5, с. 586—595.

937. Седлецкий В. И. По следам динозавров.— Природа, 1983, № 8, с. 94—99.

938. Семенов В. Н. Типы ареалов донных беспозвоночных и биогеография южноамериканских умеренных вод.— Тр. ВНИРО, 1972, т. 77, вып. 2, с. 120—152.
939. Семенов В. Н. Биогеографическая широтно-зональная номенклатура прибрежной морской биоты.— Океанология, 1977, т. 17, № 1, с. 142—152.
940. Семенов В. Н. Хорология бентоса южноамериканского шельфа в зависимости от распространения прибрежных водных масс.— Океанология, 1978, т. 18, № 1, с. 118—136.
941. Семенов В. Н. Зоогеографическое районирование шельфа Южной Америки на основе классификации видовых ареалов бентоса. Автореф. канд. дис. М., ВНИРО, 1979.
942. Семенов-Тянь-Шанский А. Таксономические границы вида и его подразделений.— Зап. Академии Наук, сер. 8, 1910, т. 25, № 1, с. 1—29.
943. Семихатов М. А. Стратиграфия и геохронология протерозоя. М., Наука, 1974 (Тр. ГИН АН СССР, вып. 256).
944. Серавин Л. Н. Теория информации с точки зрения биолога. Л., Изд-во ЛГУ, 1973.
945. Сергиенко И. З., Бобылева М. И. Изучение аминокислот и углеводов в древнейших отложениях (на примере кианитовых сланцев Кольского полуострова).— В кн.: Литология и осадочная геология докембрия. М., 1973, с. 298, 299 (Тез. докл. X Всесоюз. литол. совещ., 16—19 апр. 1973 г.).
946. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., Сов. наука, 1952.
947. Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах на современном этапе.— В кн.: Итоги науки и техники. Ботаника, М., 1972, т. 1, с. 84—169.
948. Сидоренко Св. А. Главнейшие возрастные «эпохи» и основные геотектонические условия накопления биогенного органического вещества в докембрии.— В кн.: Палеонтология докембрия и раннего кембрия. Новосибирск, 1976, с. 26—28.
949. Сидоренко Св. А., Теняков В. А. О глобальных «эпохах» накопления в докембрии высокоуглеродистых формаций.— Докл. АН СССР, 1978, т. 242, № 1, с. 172—175.
950. Сидорова Н. П. К вопросу об эволюции замка сарматских мактрид.— Палеонтол. журн., 1960, № 3, с. 7—14.
951. Сидорова Н. П. К систематике сарматских мактрид.— Палеонтол. журн., 1960, № 2, с. 85—96.
952. Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М., Изд-во иностр. лит. 1948.
953. Симпсон Дж. Г. Великолепная изоляция. История млекопитающих Южной Америки. М., Мир, 1983.
954. Синицын В. М. Введение в палеоклиматологию. Л., Недра, 1967.
955. Синиценок Н. Д. Личинки поденок семейства Hexagenitidae (Insecta, Ephemeroptera).— Палеонтол. журн., 1975, № 1, с. 82—87.
956. Синиценок Н. Д. Новые юрские веснянки (Perlida) из Забайкалья.— Палеонтол. журн., 1983, № 1, с. 94—101.
957. Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Филогенетика и принципы построения естественной системы.— В кн.: Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л., 1974, с. 30—46 (Тр. ЗИН АН СССР, т. 53).
958. Скриган А. И. О превращениях терпенов и смоляных кислот в растительной ткани в зависимости от возраста.— В кн.: Вопросы химии терпенов и терпеноидов. Вильнюс, 1960, с. 235—242.
959. Сладков А. Н. Введение в спорово-пыльцевой анализ. М., Наука, 1967.
960. Слюсарева А. Д. Спирифериды казанского яруса Русской платформы и условия их существования. М., Изд-во АН СССР, 1960 (Тр. ПИН АН СССР, т. 80).
961. Слюсаренко А. Г., Антонов А. С., Белозерский А. Н. Гомологические последовательности в ДНК некоторых лилиецветных.— Докл. АН СССР, 1973, т. 209, № 5, с. 1223—1226.
962. Смирнов Е. С. Таксономический анализ. М., Изд-во МГУ, 1969.
963. Смирнов С. В. Морфофункциональное исследование оперкулы и сред-

него уха бесхвостных амфибий.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1984, т. 89, № 3, с. 3—12.

964. Смирнов С. В., Воробьева Э. И. Звукопроводящий аппарат Апига и *Urodella* и проблема их происхождения.— В кн.: Морфология и эволюция животных. М., 1986, с. 156—179.

965. Смирнова Т. Н. Некоторые особенности филогенетического развития семейства *Dalliniidae* Beecher.— В кн.: Закономерности развития органического мира по данным палеонтологии. Л., 1968, с. 63—73 (Тр. XII сессии Всесоюз. палеонтол. об-ва).

966. Смирнова Т. Н. Оитогенез и филогения раннемеловых брахиопод подотряда *Thesideidina*.— Палеонтол. журн., 1969, № 1, с. 74—89.

967. Смирнова Т. Н. Раннемеловые брахиоподы Крыма и Северного Кавказа. М., Наука, 1972.

968. Смирнова Т. Н. Микроструктура раковин некоторых раннемеловых тецидеидных брахиопод.— Палеонтол. журн., 1979, № 3, с. 79—86.

969. Смирнова Т. Н. Пути морфогенеза скелета длиннопетельных теребратулид и тецидеоидей.— В кн.: Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. М., 1982, с. 165—179.

970. Смит Х. Качественный и количественный состав нефти.— В кн.: Органическая геохимия. М., 1971, вып. 3, с. 5—141.

971. Собецкий В. А. Опыт тафономической классификации местонахождений конхилиофауны верхнего мела Юго-Запада СССР.— Уч. зап. Тирасп. гос. пед. ин-та, 1970, вып. 20, с. 22—43.

972. Собецкий В. А. О некоторых понятиях тафономии морских беспозвоночных.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1977, т. 52, № 1, с. 154.

973. Собецкий В. А. Донные сообщества и биогеография позднемеловых платформенных морей Юго-Запада СССР. М., Наука, 1978 (Тр. ПИН АН СССР, т. 166).

974. Собецкий В. А. Некоторые вопросы палеобиогеографии и методики палеобиогеографического районирования.— В кн.: Вопросы палеобиогеографии. Уфа, 1978, с. 17—25.

975. Соболев Д. Н. Начала исторической биогенетики. Симферополь, Госиздат Украины, 1924.

976. Соболев С. Л. Возникновение и развитие материалистической традиции в русской эволюционной мысли XVIII и первой половины XIX века.— Тр. Ин-та истории естествознания, 1953, т. 5, с. 11—50.

977. Советский энциклопедический словарь. М., Сов. энциклопедия, 1980.

978. Созинов Н. А. Малые элементы в формациях углеродистых сланцев докембрия и фанерозоя.— В кн.: Палеонтология докембрия и раннего кембрия. Л., 1979, с. 250—255.

979. Сойдла Т. Р., Вахтин Ю. Б. Генетические основы дифференцировки.— В кн.: Физиологическая генетика. Л., 1976, с. 191—253.

980. Соколов Б. С. Комменсализм у фавозитид.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1948, № 1, с. 101—110.

981. Соколов Б. С. Табуляты палеозоя Европейской части СССР. Введение. Общие вопросы систематики и истории развития табулят (с характеристикой близких групп). Л.—М., Гостехиздат, 1955 (Тр. ВНИГРИ. Нов. сер., вып. 85).

982. Соколов Б. С. Биохронология и стратиграфические границы.— В кн.: Проблемы общей и региональной геологии. Новосибирск, 1971, с. 155—178.

983. Соколов Б. С. Вендский этап в истории Земли.— В кн.: Междунар. геол. конгр. 24 сессия. Докл. сов. геологов. Проблема 7. Палеонтология. М., 1972, с. 114—124.

984. Соколов Б. С. Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации. Докл. на Юбилейной сессии Академии наук СССР, посвященной 250-летию АН СССР. М., 1975, 20 с.

985. Соколов Б. С. Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации.— Вестн. АН СССР, 1976, № 1, с. 126—143.

986. Соколов Б. С. *Metazoa* докембрия и вендо-кембрийский рубеж.— В кн.: Междунар. геол. конгр. 25 сессия. Докл. сов. геологов. Палеонтология. Морская геология. М., 1976, с. 5—9.

987. Соколов Б. С. Metazoa докембрия и вендо-кембрийский рубеж.— Палеонтол. журн., 1976, № 1, с. 3—18.
988. Соколов Б. С. Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации.— В кн.: 250 лет Академии наук СССР. Документы и материалы юбилейных торжеств. М., 1977, с. 423—444.
989. Соколов Б. С. Палеонтология докембрия.— В кн.: Палеонтология докембрия и раннего кембрия. Л., 1979, с. 5—16.
990. Соколов Б. С. Стратисфера Земли и история жизни.— В кн.: Методологические и философские проблемы геологии. Новосибирск, 1979, с. 44—54.
991. Соколов Б. С. Вендская система: предкембрийская геобиологическая среда.— В кн.: Междунар. геол. конгр. 26 сессия. Докл. сов. геологов. Палеонтология. Стратиграфия. М., Наука, 1980, с. 9—21.
992. Соколов Б. С. Палеонтология, геология и эволюция биосферы.— В кн.: Проблемы эволюции геологических процессов. Новосибирск, 1981, с. 156—166 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 517).
993. Соколов Б. С. Палеонтология и эволюция биосферы.— В кн.: Палеонтология и эволюция биосферы. Л., 1983, с. 5—17 (Тр. 25 сессии Всесоюз. палеонтол. об-ва).
994. Соколов Б. С. Вендская система: положение в стратиграфической шкале.— В кн.: 27 Междунар. геол. конгр. Москва, 4—14 авг. 1984 г. Доклады, т. I. Стратиграфия. М., 1984, с. 111—127.
995. Соколов Б. С. О проблематиках в палеонтологии.— В кн.: Проблематики палеозоя и мезозоя. М., 1984, с. 4—7 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 597).
996. Соколов Б. С., Бурзин М. Б. Древнейшая биосфера Земли: ее происхождение и эволюция.— Изв. АН СССР. Сер. геол., 1985, № 7, с. 136—140.
997. Соколов В. А., Бестужев М. А., Тихомолова Т. В. Химический состав нефтей и природных газов в связи с их происхождением. М., Недра, 1972.
998. Соколов В. Е., Воробьева Э. И. Эволюционная морфология позвоночных и ее задачи.— В кн.: Проблемы развития морфологии животных. М., 1982, с. 4—31.
999. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М., Мир, 1982.
1000. Соловьев А. Н. Паразит *Canceripustula nocens* у позднеюрского морского ежа.— Палеонтол. журн., 1961, № 4, с. 115—119.
1001. Соловьева В. В. Некоторые новые мезозойские хететиды и их микроструктура.— Палеонтол. журн., 1980, № 4, с. 29—38.
1002. Состав, структура и распределение биоценозов в прибрежных водах залива Посыет (Японское море)/О. А. Скарлато, А. Н. Голиков, Е. Н. Грузов и др.— В кн.: Исследования фауны морей. Л., 1967, с. 5—61.
1003. Соцава А. В. Яйца динозавров из верхнего мела Гоби.— Палеонтол. журн., 1969, № 4, с. 76—88.
1004. Соцава А. В. Два типа скорлупы яиц сенонских динозавров.— Палеонтол. журн., 1971, № 3, с. 80—83.
1005. Соцава А. В. Скелет эмбриона в яйце динозавра.— Палеонтол. журн., 1972, № 4, с. 88—92.
1006. Соцава А. В. Изменение состава земной атмосферы и появление многоклеточных животных.— В кн.: Палеонтология докембрия и раннего кембрия. Л., 1979, с. 255—265.
1007. Сошкина Е. Д. Девонские кораллы *Rugosa* Урала. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949, (Тр. ПИН АН СССР, т. 15, вып. 4).
1008. Старобогатов Я. И. О соотношении биологической и типологической концепций вида.— Журн. общ. биол., 1977, т. 38, № 2, с. 157—166.
1009. Старобогатов Я. И. Систематическое положение конокардий и система палеозойских *Septibranchia* (*Bivalvia*)— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1977, т. 52, № 4, с. 125—139.
1010. Степанов В. Н. Мировой океан. Динамика и свойства вод. М., Знание, 1974.
1011. Степанов Д. Л. Некоторые важные вопросы палеонтологической систематики.— Вестн. ЛГУ, 1953, № 7, с. 137—151.
1012. Степанов Д. Л. Неотенические явления и их значение для эволюции.— Вестн. ЛГУ. Сер. геол. и геогр., № 18, 1957, вып. 3, с. 14—28.

1013. Степанов Д. Л. Диморфизм и неотения у палеозойских брахиопод.— В кн.: Ежегод. Всес. палеонтол. об-ва, М., 1957, т. 16, с. 3—10.
1014. Степанов Д. Л. Принципы и методы биостратиграфических исследований. Л., Гостоптехиздат, 1958.
1015. Степанов Д. Л. Политипическая концепция вида в палеонтологии.— Палеонтол. журн., 1959, № 3, с. 3—14.
1016. Степанов Д. Л. Об основных принципах стратиграфии.— Изв. АН СССР. Сер. геол., 1967, № 10, с. 103—114.
1017. Степанов Д. Л., Мессежников М. С. Общая стратиграфия (принципы и методы стратиграфических исследований). Л., Недра, 1979.
1018. Стратиграфический кодекс СССР. Временный свод правил и рекомендаций. Л., Недра, 1979.
1019. Страхов Н. М. Основы теории литогенеза. М., Изд-во АН СССР, 1962. Т. 2 (Закономерности состава и размещения гумидных отложений).
1020. Стрельченко В. И. Диалектика снятия в органической эволюции. Л., Наука, 1980.
1021. Строение ДНК и положение организмов в системе. М., Изд-во МГУ, 1972.
1022. Сукачева И. Д. Эволюция строительного поведения личинок ручейников (Trichoptera).— Журн. общ. биол., 1980, т. 41, № 3, с. 457—469.
1023. Суханов В. Б. Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных и особенности передвижения низших тетрапод. Л., Наука, 1968.
1024. Сушкин П. П. Обратим ли процесс эволюции?— В кн.: Новые идеи в биологии, сб. 8. Общие вопросы эволюции I. Пг., 1915, с. 1—39.
1025. Сушкин П. П. Эволюция наземных позвоночных и роль геологических изменений климата.— Природа, 1922, № 3, с. 3—32.
1026. Сысоев В. А. Из истории изучения хиолитов (к дискуссии о систематическом положении).— В кн.: Проблематики фанерозоя. М., 1981, с. 85—92 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 481).
1027. Табоjackова В. Я. Биометрическое изучение рода *Viviparus* из понтических отложений Керченского полуострова и юга Бессарабии.— Палеонтол. журн., 1959, № 1, с. 71—77.
1028. Табоjackова В. Я. Биометрическое изучение киммерийских представителей рода *Viviparus*.— Палеонтол. журн., 1960, № 2, с. 97—109.
1029. Табоjackова В. Я. Опыт биометрического изучения плиоценовых вивипарусов юга СССР. М., Наука, 1964 (Тр. ПИН АН СССР, т. 99).
1030. Татаринов Л. П. Проблемы эволюции териодонтов. Автореф. докт. дис. М., 1969.
1031. Татаринов Л. П. Некоторые проблемы филогенетических исследований по низшим тетраподам.— В кн.: Материалы по эволюции наземных позвоночных. М., 1970, с. 8—29.
1032. Татаринов Л. П. Палеонтология и закономерности филогенеза низших наземных позвоночных.— Палеонтол. журн., 1972, № 3, с. 121—134.
1033. Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М., Наука, 1976.
1034. Татаринов Л. П. Эволюционные исследования на палеонтологическом материале.— В кн.: Основные проблемы палеонтологических исследований в СССР. М., 1983, с. 5—28.
1035. Татаринов Л. П. Палеонтология и теория эволюции.— Вестн. АН СССР, 1983, № 12, с. 40—49.
1036. Татаринов Л. П. Кладистический анализ и филогенетика.— Палеонтол. журн., 1984, № 3, с. 3—16.
1037. Татаринов Л. П. Кладистический анализ, морфология и палеонтология в реконструкции палеонтологической истории позвоночных.— В кн.: 27 Междунар. геол. конгр. Москва, 4—14 авг. 1984 г. Доклады. т. 2. Палеонтология М., 1984, с. 41—45.
1038. Татаринов Л. П. Направленность филогенетических процессов и прогнозируемость эволюции.— Журн. общ. биол., 1985, т. 46, № 1, с. 3—19.
1039. Татаринов Л. П. Палеонтология и эволюционное учение. М., Знание, 1985.

1040. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.—Л., Наука, 1966.
1041. Тахтаджян А. Л. Основные фитохории позднего мела и палеоцена на территории СССР и сопредельных стран.— Ботан. журн., 1966, т. 51, № 9, с. 1217—1230.
1042. Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., Наука, 1970.
1043. Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., Наука, 1978.
1044. Твердохлебов В. П., Цыбин Ю. И. Генезис верхнемеловых местонахождений динозавров Тугрикин-Ус и Алаг-Тэг.— В кн.: Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М., 1974, с. 314—319.
1045. Тейс Р. В., Найдин Д. П. Палеотермометрия и изотопный состав кислорода органических карбонатов. М., Наука, 1973.
1046. Термье А., Термье Ж. Эдиакальская фауна и эволюция животного мира.— Палеонтол. журн., 1976, № 3, с. 22—29.
1047. Тесаков Ю. И. Табуляты: популяционный, биоценотический и биостратиграфический анализ. М., Наука, 1978 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 409).
1048. Тимирязев К. А. Исторический метод в биологии.— В кн.: Тимирязев К. А. Сочинения, т. VI. М., 1939, с. 9—470.
1049. Тимофеев Б. В. Микропалеоботаническое исследование древних свит. М.—Л., Наука, 1966.
1050. Тимофеев Б. В. Сфероморфиды протерозоя. Л., Наука, 1969.
1051. Тимофеев Б. В. Микрофитофоссилии докембрия Украины. Л., Наука, 1973.
1052. Тимофеев Б. В. Микрофитофоссилии докембрия и кембрия Северной Евразии (история открытия и основные результаты изучения).— В кн.: Палеонтология докембрия и раннего кембрия. Л., 1979, с. 112—118.
1053. Тимофеев Б. В., Герман Т. Н., Гниловская М. Б. Докембрийская биота Евразии.— В кн.: Междунар. геол. конгр. 26 сессия. Докл. сов. геологов. Докембрий. М., 1980, с. 170—177.
1054. Тимофеев-Ресовский Н. В. К теории вида.— Тр. Ин-та биол. Уральск. филиала АН СССР, 1965, вып. 44, с. 11—25.
1055. Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., Наука, 1969.
1056. Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., Наука, 1977.
1057. Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И. Некоторые вопросы фенететики.— В кн.: Актуальные вопросы современной генетики. М., 1966, с. 114—130.
1058. Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяциях. М., Наука, 1973.
1059. Тиссо Б., Вельте Д. Образование и распространение нефти. М., Мир, 1981.
1060. Тихомиров В. В., Хаин В. Е. Краткий очерк истории геологии. М., Гостехиздат, 1956.
1061. Тихомирова А. Л. Дезэмбрионизация как механизм филогенетического преобразования в отряде жуков.— Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 4, с. 620—630.
1062. Тихомирова А. Л. Изменение уровня дифференцировки свободных стадий жесткокрылых как механизм филогенетических преобразований.— Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 4, с. 584—599.
1063. Тихомирова А. Л. Роль процессов перестройки онтогенеза в эволюции насекомых.— В кн.: Вопросы общей энтомологии. Л., 1981, с. 4—6 (Тр. Всесоюз. энтомол. об-ва, т. 63).
1064. Товбина С. З. Об онтогенезе аммонитов рода *Colchidites*.— Палеонтол. журн., 1965, № 3, с. 40—48.
1065. Токин Б. П. Регенерация и соматический эмбриогенез. Л., Изд-во ЛГУ, 1959.
1066. Токин Б. П. Клетка и организм.— Тр. Ленингр. об-ва естествоисп., 1972, т. 78, вып. 4, с. 5—42.
1067. Толкачев О. Н., Шретер А. И. Роль стереохимических признаков

в хемотаксономическом изучении алкалоидоносных растений.— Растительные ресурсы, 1979, т. 15, вып. 3, с. 321—343.

1068. Толковый словарь английских геологических терминов. М., Мир. 1977—1979, т. 1—3.

1069. Толмачев А. И. Основы учения об ареалах (введение в хорологию растений). Л., Изд-во ЛГУ, 1962.

1070. Томсон Д. Дух науки. М., Знание, 1970.

1071. Трошкина О. Б. Использование данных абсолютного возраста по фторовому методу для стратиграфических построений.— В кн.: Тез. докл. V научн. конф. молодых геологов Украины. Киев, 1968, с. 136, 137.

1072. Тхоржевский Э. С. Структурно-функциональный анализ раковин юрских Terebratulida.— В кн.: Ископаемые организмы и стратиграфия осадочного чехла Украины. Киев, 1985, с. 80—84.

1073. Тютюников Б. Н. Химия жиров. М., Пищевая промышленность, 1966.

1074. Уилсон Дж. Л. Карбонатные фации в геологической истории. М., Недра, 1980.

1075. Улитина Л. М. Рост массивных колоний ругоз (на примере *Hexagonaria* Gürich, 1896).— В кн.: Древние Cnidaria. Новосибирск, 1974, с. 172—179 (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 201).

1076. Улитина Л. М. Некоторые закономерности колониального развития ругоз.— Палеонтол. журн., 1980, № 2, с. 32—43.

1077. Уоддингтон К. Х. Морфогенез и генетика. М., Мир, 1964.

1078. Уоддингтон К. Х. Зависит ли эволюция от случайного поиска? — В кн.: На пути к теоретической биологии. М., 1970, с. 11—38.

1079. Уоддингтон К. Х. Основные биологические концепции.— В кн.: На пути к теоретической биологии. М., 1970, с. 108—115.

1080. Урбах В. Ю. Биометрические методы. М., Наука, 1964.

1081. Урманцев Ю. А. Поли- и изоморфизм в живой и неживой природе.— Вопр. философии, 1968, № 12, с. 77—88.

1082. Урманцев Ю. А. Что может дать биологу представление объекта как системы в системе объектов того же рода.— Журн. общ. биол., 1978, т. 39, № 5, с. 699—718.

1083. Уров К. Э., Клессмент И. Р. Сравнительная геохимическая характеристика органического вещества докембрийских и нижнепалеозойских сланцев.— Геохимия, 1979, № 11, с. 1679—1685.

1084. Урсул А. Д. Проблема информации в современной науке. Философские очерки. М., Наука, 1975.

1085. Успенский В. А. Химический метод разрешения одной из проблем палеоботаники.— Природа, 1939, № 7, с. 25—29.

1086. Устрицкий В. И. О биполярности фаун позднего палеозоя.— Палеонтол. журн., 1974, № 2, с. 33—37.

1087. Уэйли У. Аппарат Гольджи. М., Мир, 1978.

1088. Файзулина Е. М., Лапо А. В. К вопросу о структуре витринитов разновозрастных углей (по данным инфракрасной спектроскопии).— Химия твердого топлива, 1982, № 1, с. 9—16.

1089. Федонкин М. А. Следы многоклеточных из валдайской серии.— Изв. АН СССР. Сер. геол., 1976, № 4, с. 129—132.

1090. Федонкин М. А. Следы жизнедеятельности беспозвоночных валдайской серии.— В кн.: Палеонтология докембрия и раннего кембрия. Новосибирск, 1976, с. 127—130 (Тез. докл. Всесоюз. симпозиума).

1091. Федонкин М. А. Древнейшие ископаемые следы и пути эволюции поедения грунтоедов.— Палеонтол. журн., 1978, № 2, с. 106—112.

1092. Федонкин М. А. Новое местонахождение бесскелетных Metazoa в венде Зимнего берега.— Докл. АН СССР, 1978, т. 239, № 6, с. 1423—1426.

1093. Федонкин М. А. Новые представители докембрийских кишечнополостных на севере Русской платформы.— Палеонтол. журн., 1980, № 2, с. 7—15.

1094. Федонкин М. А. Вендская фауна севера Русской платформы.— В кн.: Междунар. геол. конгр. 26 сессия. Докл. сов. геологов. Палеонтология. Стратиграфия. М., Наука, 1980, с. 21—30.

1095. Федонкин М. А. Ранние этапы эволюции Metazoa по палеонтологическим данным.— Журн. общ. биол., 1980, т. 41, № 2, с. 226—233.

1096. Федонкин М. А. Беломорская биота венда. М., Наука, 1981 (Тр. ГИН АН СССР, вып. 342).
1097. Федонкин М. А. Органический мир венда.— В кн.: Итоги науки и техники. Стратиграфия. Палеонтология, М., 1983, т. 12.
1098. Федонкин М. А. Проморфология вендских Radialia.— В кн.: Стратиграфия древнейшего фанерозоя, М., 1984, с. 30—58.
1099. Федонкин М. А. Архитектоника вендских кишечнорастных.— В кн.: 27 Междунар. геол. конгр. Москва, 4—14 авг. 1984 г. Тез. докл., т. 1, М., 1984, с. 256—257.
1100. Федотов Д. М. О проблеме вида в палеонтологии и в зоологии.— Палеонтол. обозрение, 1940, вып. 2, с. 3—9.
1101. Федотов Д. М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М., Наука, 1966.
1102. Фейман Р. Характер физических законов. М., Мир, 1968.
1103. Филин В. Р. О внутривидовом полиморфизме спор папоротникообразных. I. Виды, обнаруживающие отклонения при видообразовании.— Вестн. Моск. гос. ун-та. Сер. биол., почвовед., 1967, № 4, с. 65—73.
1104. Филипенко Ю. А. Эволюционная идея в биологии. М., М. и С. Сабашниковы, 1926.
1105. Филипенко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения. М., Наука, 1978.
1106. Философский энциклопедический словарь. М., Советская энциклопедия, 1983.
1107. Финанс Д. Биологические ультраструктуры. М., Мир., 1970.
1108. Фисуненко О. П. Закономерности развития каменноугольной флоры и фито-стратиграфическое расчленение среднего карбона Донецкого бассейна.— В кн.: Геология угленосных формаций и стратиграфия карбона СССР. М., 1965, с. 199—208.
1109. Флейшман Б. С. Основы системологии. М., Радио и связь, 1982.
1110. Флеров К. К. Некоторые вопросы палеозоогеографии.— Палеонтол. журн., 1964, № 3, с. 15—22.
1111. Флоренский П. В., Соловьева М. Н. Белый камень белокаменных сооружений.— Природа, 1972, № 9, с. 48—55.
1112. Фокс С., Дозе К. Молекулярная эволюция и возникновение жизни. М., Мир. 1975.
1113. Хабаков А. В. Очерки по истории геологоразведочных знаний в России (Материалы для истории геологии). Часть I. М., Изд-во МОИП, 1950.
1114. Хабаков А. В. Упорядоченное залегание раковин эндоцератитов в аренигских слоях кунда в Прибалтике и некоторые проблемы динамической палеогеографии ордовика.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1964, т. 39, № 5, с. 48—76.
1115. Хаин В. Е. Рифы и тектоника.— В кн.: Значение биосферы в геологических процессах. Вопросы взаимосвязи палеонтологии и тектоники. М., 1962, с. 162—170 (Тр. V и VI сессий Всесоюз. палеонтол. об-ва).
1116. Хакен Г. Синергетика. М., Мир, 1980.
1117. Халфин Л. Л. Принцип Никитина — Чернышева — теоретическая основа стратиграфической классификации.— Тр. СНИИГГИМС. 1969, вып. 94, с. 7—42.
1118. Халымбаджа В. Г., Урасин М. А. Использование коэффициента сходства при палеозоогеографических построениях.— В кн.: Мат. II-го Всес. колл. по мат. методам в палеонтол. М., 1976, с. 17—18.
1119. Халымбаджа В. Г., Урасин М. А. Использование коэффициента сходства при палеозоогеографических построениях.— В кн.: Стратиграфия и палеонтология палеозоя востока Русской платформы. Казань, 1977, с. 163—168.
1120. Ханминчун В. М. Сообщества *Selaginella sanguinolenta* (L.) Spring в Южной Туве.— Ботан. журн., 1975, т. 60, № 9, с. 1325—1327.
1121. Хант Дж. Геохимия и геология нефти и газа. М., Мир, 1982.
1122. Химишашвили Н. Г. К вопросу об изменчивости некоторых келловейских аммонитов.— В кн.: XI научн. сессия ин-та палеобиол. План работы и тезисы докл. Тбилиси, 1965, с. 23—25.

1123. Хитт У. Д. Оценка пяти абстрактных методов кодирования.— В кн.: Инженерная психология. М., 1964, с. 372—388.
1124. Хлопин Н. Т. Общебиологические и экспериментальные основы гистологии. М., Изд-во АН СССР, 1946.
1125. Хозацкий Л. И. О некоторых сторонах направленности эволюции.— В кн.: Некоторые философские вопросы современного естествознания. Л., 1973, вып. 1, с. 109—122.
1126. Худолей К. М. Палеобиогеографические провинции титонского века и пути миграции аммоноидей.— Палеонтол. журн., 1984, № 3, с. 17—26.
1127. Хэллем Э. Интерпретация фаций и стратиграфическая последовательность. М., Мир, 1983.
1128. Хэллем А. Связь между биостратиграфией, магнитостратиграфией и «событийной» стратиграфией в юрском и меловом периодах.— В кн.: 27 Международный. геол. конгр. Москва, 4—14 авг. 1984 г. Доклады, т. I. Стратиграфия. М., 1984, с. 87—97.
1129. Хэм А., Кромак Д. Гистология. М., Мир, 1983, т. 3.
1130. Циттель К. А. Первобытный мир. Очерки из истории мироздания. СПб., изд. Т-ва Общественная польза, 1873.
1131. Циттель К. Основы палеонтологии. Палеозоология. Часть 1. Беспозвоночные. Л., Горгеолнефтеиздат, 1934.
1132. Цифровое кодирование систематических признаков древних организмов. М., Наука, 1972.
1133. Цонев В. Активность биологического отражения.— В кн.: Ленинская теория отражения и современная наука, т. II. София, 1973, с. 227—238.
1134. Чайковский Ю. В. Естественный отбор как процесс переработки генетической информации.— В кн.: Теоретическая и экспериментальная биофизика. Калининград, 1976, с. 148—164 (Межвузовск. сб. Вып. 6).
1135. Чайковский Ю. В. Дарвин $\pm$ 120.— Химия и жизнь, 1979, № 12, с. 74—86.
1136. Чайковский Ю. В. «Происхождение видов». Загадки первого перевода.— Природа, 1984, № 7, с. 88—96.
1137. Чайковский Ю. В. Анализ эволюционных концепций.— В кн.: Системность и эволюция. М., 1984, с. 32—53.
1138. Чельцов Ю. Г. Явления конвергенции у ачкагыльских мактрид и кардинид.— Палеонтол. журн., 1964, № 4, с. 72—77.
1139. Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М., Мысль, 1975.
1140. Чернова О. А. Своеобразные новые личинки поденок (Ephemeroptera, Palingeniidae, Behningiidae) из юры Забайкалья.— Палеонтол. журн., 1977, № 2, с. 91—96.
1141. Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики.— Журн. эксперимент. биол., 1926, сер. А, № 2, с. 3—54.
1142. Численко Л. Л. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. М., Изд-во МГУ, 1981.
1143. Чудинов П. К. Кладбище древних зверообразных.— Природа, 1962, № 4, с. 78—84.
1144. Чудинов П. К. Об ископаемом кожном покрове позднермского дейноцефала.— В кн.: Материалы по эволюции наземных позвоночных. М., 1970, с. 45—50.
1145. Чэни Р. В. Третичные флоры северного обрамления Тихого океана и связь их с климатом.— В кн.: Проблемы палеоклиматологии. М., 1968, с. 42—46.
1146. Шамов Д. Ф., Геккер Р. Ф. Окаменелости-ватерпасы и полости-ватерпасы.— В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М., 1966, с. 255—262.
1147. Шапошников Г. Х. Специфичность и возникновение адаптаций к новым хозяевам у тлей (Homoptera, Aphidoidea) в процессе естественного отбора (экспериментальные исследования).— Энтомол. обзор, 1961, т. 40, № 4, с. 739.
1148. Шапошников Г. Х. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (Homoptera, Aphideneae).— Энтомол. обзор., 1965, т. 44, № 1, с. 3—25.

1149. Шапошников Г. Х. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции критерий вида.— Энтомол. обзор., 1966, т. 45, № 1, с. 3—35.
1150. Шапошников Г. Х. Динамика клонов, популяций и видов и эволюция.— Журн. общ. биол., 1978, т. 39, № 1, с. 15—33.
1151. Шарпов И. П. Логический анализ некоторых проблем геологии. М., Недра, 1977.
1152. Шарбатян Т. А. О длительном хранении палеонтологических коллекций.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1983, т. 58, № 2, с. 94—101.
1153. Шаров А. Г. Монофилия и полифилия в эволюции.— Журн. общ. биол., 1971, т. 32, № 6, с. 667—678.
1154. Шаров А. Г. Новые летающие рептилии из мезозоя Казахстана и Киргизии.— В кн.: Современные проблемы палеонтологии. М., 1971, с. 104—113 (Тр. ПИН АН СССР, т. 130).
1155. Шафрановский И. И. Николай Стенон (Нильс Стенсен) — кристаллограф, геолог, палеонтолог, анатом. Л., Наука, 1972.
1156. Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Свердловск, 1969 (Тр. Ин-та экол. растений и животн., вып. 65).
1157. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М., Наука, 1980.
1158. Шварцбах М. Великие памятники природы. М., Мир, 1973.
1159. Шевелев А. С. Возможная роль вирусов в онтогенезе высших организмов.— Природа, 1977, № 4, с. 40—51.
1160. Шевырев А. А. Онтогенетическое развитие некоторых анизийских цефратитов Кавказа.— Палеонтол. журн., 1961, № 4, с. 69—85.
1161. Шевырев А. А. Развитие лопастной линии и терминология ее элементов у мезозойских аммоноидей.— Палеонтол. журн., 1962, № 2, с. 21—33.
1162. Шевырев А. А. Проблема древнейших организмов.— В кн.: Итоги науки и техники. Стратиграфия. Палеонтология. М., 1967, с. 54—79.
1163. Шеннон К. Работы по теории информации и кибернетике. М., Изд-во иностр. лит., 1963.
1164. Шеннэрд Ф. М. Естественный отбор и наследственность. М., Просвещение, 1970.
1165. Шилейко А. В., Кочнев В. Ф., Химушин Ф. Ф. Введение в информационную теорию систем. М., Радио и связь, 1985.
1166. Шиманский В. Н. Проблемы и задачи палеонтологических исследований (конспект лекций). М., изд. МГУ, 1956, 95 с.
1167. Шиманский В. Н. Надотряд Nautiloidea. Наутилоидеи.— В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. М., 1962, с. 33—170.
1168. Шиманский В. Н. Некоторые проблемы систематики вымерших беспозвоночных.— В кн.: Современные проблемы палеонтологии. М., 1971, с. 309—332 (Тр. ПИН АН СССР, т. 130).
1169. Шиманский В. Н. Меловые наутилоидеи. М., Наука, 1975 (Тр. ПИН АН СССР, т. 150).
1170. Шиманский В. Н. Палеонтологические музеи Академии наук СССР и академий союзных республик.— В кн.: Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов» в 1974 г. М., 1975, с. 71—82.
1171. Шиманский В. Н. О неполноте палеонтологической летописи.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1984, т. 59, № 6, с. 3—10.
1172. Шиманский В. Н. О состоянии и некоторых вопросах систематики в палеозоологии.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1985, т. 60, № 5, с. 8—18.
1173. Шиманский В. Н., Журавлева Ф. А. Основные вопросы систематики наутилоидей и родственных им групп. М., Изд-во АН СССР, 1961 (Тр. ПИН АН СССР, т. 90).
1174. Шимкевич В. М. Уродства и происхождение видов. СПб.— М., Вольф, 1907.
1175. Шиндевольф О. Стратиграфия и стратотип. М., Мир., 1975.
1176. Шишкин М. А. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. М., Наука, 1973 (Тр. ПИН АН СССР, т. 137).
1177. Шишкин М. А. О роли модификаций в микроэволюции.— В кн.: Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980, с. 136—139.

1178. Шишкин М. А. Закономерности эволюции онтогенеза.— Журн. общ. биол., 1981, т. 42, № 1, с. 38—54.
1179. Шишкин М. А. Морфологическая эволюция онтогенеза.— В кн.: Современные проблемы эволюционной морфологии животных. 1981, с. 119—120 (Тез. докл. междунар. симпозиума).
1180. Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и естественный отбор.— Онтогенез, 1984, т. 15, № 2, с. 115—136.
1181. Шишкин М. А. Фенотипические реакции и эволюционный процесс.— В кн.: Экология и эволюционная теория. Л., 1984, с. 196—216.
1182. Шишкин М. А. Эпигенетическая система и менделевский фактор.— В кн.: Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту, 1984, с. 74—76.
1183. Шмальгаузен И. И. Антон Дорн и его роль в развитии эволюционной морфологии.— В кн.: А. Дорн. Принцип смены функций. М., Биомедгиз, 1937, с. 9—78.
1184. Шмальгаузен И. И. Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции.— Журн. общ. биол., 1940, т. 1, № 4, с. 509—528.
1185. Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.
1186. Шмальгаузен И. И. Стабилизирующий отбор и его место среди факторов эволюции.— Журн. общ. биол., 1941, т. 2, № 3, с. 307—354.
1187. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1942.
1188. Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии. М., Сов. наука, 1947.
1189. Шмальгаузен И. И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1961, т. 66, № 2, с. 104—134.
1190. Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. М., Наука, 1964.
1191. Шмальгаузен И. И. Эволюция в свете кибернетики.— Проблемы кибернетики, 1965, вып. 13, с. 195—199.
1192. Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М., Наука, 1968.
1193. Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, Наука, 1968.
1194. Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., Наука, 1969.
1195. Шмальгаузен И. И. Происхождение видов и современные проблемы дарвинизма.— В кн.: История и теория эволюционного учения. М., 1973, с. 5—15.
1196. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., Наука, 1982.
1197. Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М., Наука, 1983.
1198. Шмитхюзен И. Общая география растительности. М., Прогресс, 1966.
1199. Шпеманн Г. Наследственность и механика развития.— Журн. эксперим. биол., 1925, Сер. Б., т. 1, № 3—4, с. 119—144.
1200. Шпинар З. Ревизия моравских дискозаврисцид.— *Rozpr ústředn. Ústavu Geol.*, 1953, t. 15, S. 1—130.
1201. Шуменко С. И. Известковый нанопланктон мезозоя Европейской части СССР. М., Наука, 1976.
1202. Шуменко С. И., Каплан М. Е. Первая находка кокколитов в отложениях нижнего триаса.— Докл. АН СССР, 1978, т. 240, № 6, с. 1438—1439.
1203. Щеголев А. К. Флора на рубеже карбона и перми в Донском бассейне.— В кн.: Геология угленосных формаций и стратиграфия карбона СССР. М., 1965, с. 234, 244.
1204. Эбелинг В. Образование структур при необратимых процессах. Введение в теорию диссипативных структур. М., Мир, 1979.
1205. Эберзин А. Г. Солоноватоводные кардиниды плиоцена СССР. Ч. IV. Род *Didasna* Eichwald. М., Изд-во АН СССР, 1962, (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 91).
1206. Эллингтон Дж. Органическая геохимия (подход химика-органика).— В кн.: Органическая геохимия. М., 1974, с. 13—61.

1207. Эглингтон Дж., Кальвин М. Химические ископаемые (хемофосси-
ли).— В кн.: Органическая геохимия. М., 1972, вып. 3, с. 195—217.
1208. Эйбелсон Ф. Г. Палеобиохимия.— В кн.: V Междунар. биохим.
конгр. Труды. Эволюционная биохимия. М., 1962, с. 13—14.
1209. Эйген М. Самоорганизация материи и эволюция биологических макро-
молекул. М., Мир, 1973.
1210. Эйген М., Винклер Р. Игра жизни. М., Наука, 1979.
1211. Эйноор О. Л. Некоторые вопросы палеонтологической систематики,
существенные для биостратиграфии.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1955, т. 30,
№ 6, с. 3—18.
1212. Эйхвальд Э. Палеонтология России. Древний период. I. Флора грау-
вакковой, горноизвестковой и медистосланцеватой формаций России. СПб., 1854,
521 с.
1213. Экман Г., Линдман Р., Вильям-Олсон В. Психофизиологическое изу-
чение картографических символов.— В кн.: Инженерная психология. М., 1964,
с. 336—351.
1214. Эпштейн В. М. Об изучении эволюции в таксонах различного ранга.—
В кн.: Проблемы паразитологии. Тр. VII научн. конф. паразитологов УССР.
Киев, 1972, ч. 2, с. 460—462.
1215. Эпштейн В. М. Изучение филогенетических преобразований формы
тела пиявок методом математического моделирования.— В кн.: IX конферен-
ция Украинского паразитологического общества. Тезисы докладов, ч. 4. Киев,
Наукова думка, 1980, с. 191—192.
1216. Эпштейн В. М. Изучение жизненных форм пиявок методом матема-
тического моделирования.— В кн.: IV съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва. Тез. докл.
Киев, 1981, ч. 3, с. 150—151.
1217. Эпштейн В. М. Кибернетические аспекты таксономии и филогене-
тики.— В кн.: Макроэволюция. М., 1984, с. 73—74 (Мат. I Всесоюз. конф. по
проблемам эволюции).
1218. Эпштейн В. М. Количественная оценка совершенства организации
таксонов.— Вестн. зоол., 1984, № 2, с. 3—7.
1219. Эпштейн В. М. Образные связи между различными органами и
центральной нервной системой пиявок.— В кн.: Эволюционные исследования.
Макроэволюция. Владивосток, 1984, с. 37—43.
1220. Эпштейн В. М. Классификация и взаимосвязь методов таксономии
и филогенетики.— Вестн. зоол., 1985, № 5, с. 3—7.
1221. Эпштейн В. М., Шелевая С. М. Методика изучения формы тела
рыбных пиявок.— В кн.: II Всесоюз. симпозиум по паразитам и болезням мор-
ских животных. Краткие тез. докл. Калининград, 1976, с. 79—80.
1222. Эрлангер О. А. Структура стенки раковины позднемеловоугольной
Wellerella Dunbar et Condra, 1932 (Rhynchonellida, Brachiopoda).— Докл. АН
СССР, 1982, т. 263, № 5, с. 1239—1240.
1223. Эшби У. Р. Введение в кибернетику. М., Изд-во иностр. лит., 1959.
1224. Эшби У. Р. Конституция мозга. М., Изд-во иностр. лит., 1962.
1225. Юдин Э. Г. Развитие.— В кн.: Философский энциклопедический сло-
варь. М., 1983, с. 561.
1226. Юдович Я. Э., Майдль Т. В., Иванова Т. Н. Геохимия стронция
в карбонатных отложениях. Л., Наука, 1980.
1227. Юферев О. В. Палеобиогеографические пояса и подразделения ярус-
ной шкалы.— В кн.: XIV сессия Всесоюз. палеонтол. об-ва. Тез. докл. Л., 1968,
с. 58.
1228. Юферев О. В. Палеобиогеографические пояса и подразделения ярус-
ной шкалы.— Изв. АН СССР. Сер. геол., 1969, № 5, с. 77—84.
1229. Юферев О. В. Карбон Сибирского биогеографического пояса. Ново-
сибирск, Наука, 1973.
1230. Юферев О. В. О поясных подразделениях в биостратиграфии.—
В кн.: Междунар. геол. конгр. 25 сессия. Докл. сов. геологов. Палеонтология.
Морская геология. М., Наука, 1976, с. 24—31.
1231. Юферев О. В. Палеобиогеографическое районирование и биостра-
тиграфия.— В кн.: Палеобиогеографическое районирование и биостратиграфия.
Новосибирск, 1977, с. 5—8 (Тр. ИГиГ СО, АН СССР, вып. 347).

1232. Яблоков А. В. История, современное состояние и пути развития фенетических исследований.— В кн.: Физиология и популяционная экология животных. Саратов, 1978, № 5/7, с. 5—12.
1233. Яблоков А. В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М., Наука, 1980.
1234. Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. М., Высшая школа, 1976.
1235. Яглом А. М., Яглом И. М. Вероятность и информация. М., Наука, 1973.
1236. Яковлев Н. Н. О прирастании раковин некоторых Strophomenacea (*Meekella*, *Strophalosia*, *Aulosteges*).— Изв. Геол. ком., 1907, т. 26, № 4, с. 181—201.
1237. Яковлев Н. Н. О древнейших сверлящих гастроподах.— Ежегодн. Русск. палеонтол. об-ва, 1927, т. 6, с. 95—98.
1238. Яковлев Н. Н. Организм и среда (на палеонтологическом материале).— Журн. общ. биол., 1952, т. 13, № 2, с. 143—152.
1239. Яковлев Н. Н. Организм и среда в геологическом прошлом. М.-Л, Изд-во АН СССР, 1956.
1240. Яковлев Н. Н. Организм и среда. М.-Л., Наука, 1964.
1241. Янин Б. Т. Перенос и переотложение остатков организмов.— В кн.: Вопросы тафономии и палеобиологии. Душанбе, 1978, с. 185—193 (Тр. 20-й сессии Всесоюз. палеонтол. об-ва).
1242. Янин Б. Т. Палеозоогеография позднерурских и меловых рудистов.— В кн.: Палеонтология, палеобиогеография и мобилизм. Магадан, 1981, с. 135—147 (Тр. 21-й Сессии Всесюз. палеонтол. об-ва).
1243. Янин Б. Т. Основы тафономии. М., Недра, 1983.
1244. Ярошенко О. П. Споры со смешанным типом апертуры из триаса Прикаспийской впадины.— В кн.: Морфология и систематика ископаемых спор и пыльцы. М., 1973, с. 34, 35.
1245. Ясманов Н. А. Ландшафтно-климатические условия юры, мела и палеогена юга СССР. М., Недра, 1978.
1246. A new microfossils assemblage from the Archaean of Western Australia/J. S. P. Dunlop, M. D. Muir, V. A. Milne et al.— Nature, 1978, v. 274, N 5673, p. 676—678.
1247. Abel O. Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart, E. Schweizerbart Verl., 1912.
1248. Abel O. Allgemeine Paläontologie. Berlin—Leipzig, de Gruyter, 1921.
1249. Abel O. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena, Fischer, 1929.
1250. Abel O. Vorzeitliche Lebensspuren. Jena, Fischer, 1935.
1251. Abelson P. H. Organic constituents of fossils.— Ann. Rept. Carnegie Inst., 1955, N 55, p. 107—109.
1252. Abelson P. H. Paleobiochemistry.— Sci. Amer., 1956, v. 195, N 1, p. 83—92.
1253. Abelson P. H. Geochemistry of amino acids.— In: International Series of Monographs on Earth Sciences, 1963, v. 16, p. 431—453.
1254. Adams C. G. Calcareous adherent Foraminifera from the British Jurassic and Cretaceous and French Eocene.— Palaeontology, 1962, v. 5, N 2, p. 149—170.
1255. Agassiz L. Recherches sur les poissons fossiles. Neuchatel, Mus. Hist. natur., 1833—1843, t. 1—5.
1256. Agassiz L. De l'espece et de la classification en zoologie. Paris, 1869.
1257. Ager D. V. Geographical factors in the definition of fossil species.— In: The species concept in paleontology. Systematics Assoc. Publ. 2. London, 1956, p. 105—109.
1258. Ager D. V. The epifauna of a Devonian spiriferid.— Quart. J. Geol. Soc., 1961, v. 117, N 1, p. 1—10.
1259. Ager D. V. Principles of paleoecology. New York—London, McGraw-Hill, 1963.
1260. Ager D. V. The nature of the stratigraphical record. London, Macmillan, 1973.

1261. *Alberch P.* Ontogenesis and morphological diversification.—*Amer. Zool.*, 1980, v. 20, p. 653—667.
1262. *Alberch P.* Developmental constraints in evolutionary processes.—In: *Evolution and development*/Ed. J. T. Bonner. Heidelberg, Springer Verlag, 1982, p. 313—332.
1263. *Aldridge R. J., Armstrong H. A.* Spherical phosphatic microfossils from the Silurian of North Greenland.—*Nature*, 1981, v. 292, N 5823, p. 531—533.
1264. *Alga-like* forms in the Onverwacht Series, South Africa: oldest recognized lifelike form on Earth/A. E. J. Engel, B. Nagy, L. A. Nagy et al.—*Science*, 1968, v. 161, N 3845, p. 1005—1008.
1265. *Allen J. R. L.* Packing and resistance to compaction of shells.—*Sedimentology*, 1974, v. 21, N 1, p. 71—86.
1266. *Allison C. W.* Primitive fossil flatworm from Alaska: new evidence bearing on ancestry of the Metazoa.—*Geology*, 1975, v. 3, N 11, p. 649—652.
1267. *Alloiteau J.* Recherches sur le développement du squelette chez les Madreporaires.—*Bull. Soc. géol. France*, 1959, ser. 7, t. 1, p. 678—685.
1268. *Amino acid* racemization dating of fossil bones. I. Inter-laboratory comparison of racemization measurements/J. L. Bada, E. Hoopes, D. Darling et al.—*Earth and Planet. Sci. Lett.*, 1978, v. 43, N 2, p. 265—268.
1269. *Amprino R., Bairati A.* Processi di ricostruzione e di riassorbimento nella sostanza compatta della ossa dell'uomo.—*Z. Zellforsch.*, 1936, Bd. 24, S. 439—511.
1270. *Amprino R., Godino G.* La struttura della ossa nei vertebrate. Ricerche comparative negli anfibi e negli amnion.—*Comment. Pont. Acad. Sci.*, 1947, v. 11, N 9, p. 329—467.
1271. *Anderson E. J.* Environmental models for Paleozoic communities.—*Lethaia*, 1971, v. 4, N 3, p. 287—302.
1272. *Anderson M. M., Conway Morris S.* A review, with description of four unusual forms, of the soft bodied fauna of the Conception and St. John's Groups (Late Precambrian), Avalon Peninsula, Newfoundland.—*Proc. Third North Amer. Paleontol. Conv.*, 1982, v. 1, p. 1—8.
1273. *Andrews H. N.* Studies in paleobotany. N. Y.—London, J. Wiley, 1961.
1274. *Andrews H. N.* The fossil hunters. In search of ancient plants. Ithaca — London, Cornell Univ. Press, 1980.
1275. *Andrews R. C.* The new conquest of Central Asia: a narrative of the Central Asiatic expeditions in Mongolia and China, 1921—1930. New York, Amer. Mus. Nat. Hist., 1932.
1276. *Andrews S. M., Westoll T. S.* The postcranial skeleton of Eusthenopteron foordi Whiteaves.—*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 1970, v. 68, N 9, p. 207—329.
1277. *Angiosperm* pollen from the pre-Albian Lower Cretaceous of Equatorial Africa/J. A. Doyle, P. Biens, A. Doerenkamp et al.—*Bull. Cent. Rech. Explor.—Prod. Elf-Aquitaine*, 1977, t. 1, N 2, p. 451—473.
1278. *Anstey R. L., Pachut J. F., Prezbindowski D. R.* Morphogenetic gradients in Paleozoic colonies.—*Paleobiology*, 1976, v. 12, N 2, p. 131—146.
1279. *Arber A.* The natural philosophy of plant form. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1950.
1280. *Ariel G. V., Gonzalo C. J.* Mass mortality in the benthic infauna of Port Foster resulting from the eruptions in Deception Island (South Shetland Is.) — *Publ. Inst. antárt. chileno*, 1968, N 16.
1281. *Arkell W. I.* Species and species.—In: *The species concept in paleontology*. Systematics Assoc. Publ. 2. London, 1956, p. 97—99.
1282. *Arthur M. A., Schlanger S. O.* Cretaceous "oceanic anoxic events" as causal factors in development of reef-reservoired giant oil fields.—*Amer. Assoc. Petrol. Geol. Bull.*, 1979, v. 63, N 6, p. 870—885.
1283. *Ashlock P. D.* Monophyly and associated terms.—*Syst. Zool.*, 1971, v. 20, N 1, p. 63—69.
1284. *Ashlock P. D.* Monophyly again.—*Syst. Zool.*, 1973, v. 22, p. 430—437.

1285. *Aubert B.* Particularités anatomique liées au compartement hydrique des bananiers.— *Fruits*, 1973, v. 28, N 9, p. 589—604.
1286. *Ax P.* Verwandtschaftsbeziehungen und Phylogenie der Turbellarien.— *Ergebn. Biol.*, 1961, Bd. 24, S. 1—68.
1287. *Axelrod D. I.* An interpretation of Cretaceous and Tertiary biota in polar regions.— *Palaeogeogr.*, *Palaeoclimatol.*, *Palaeoecol.*, 1984, v. 45, N 2, p. 105—147.
1288. *Babin C., Le Pennec M.* Ontogenese et phylogenese: a propos de quelques caracteres dentaires des mollusques bivalves.— *Haliotis*, 1980, N 2, p. 16.
1289. *Bada J. L., Protsch R.* Racemization reaction of aspartic acid and its use in dating fossil bones.— *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1973, v. 70, p. 1331—1334.
1290. *Baer C.* Ueber das äussere und innere Skelet.— *Arch. Anat. und Physiol.*, 1826, Bd. 1, N 3, S. 327—376.
1291. *Baer C.* Ueber Entwicklungsgeschichte der Tiere. Koenigsberg, Borntraeger, 1828, Bd. 1.
1292. *Bailey L. T., Erickson J. M.* Preferred orientation of bivalve shells in the Upper Timber Lake Member, Fox Hills Formation in North Dakota. Preliminary interpretations.— *Compass Sigma Gamma Epsilon*, 1973, v. 50, N 2, p. 23—37.
1293. *Baker C. W.* Evolution and hybridization in the radiolarian genera *Theocorythium* and *Lamprocyclas*.— *Paleobiology*, 1983, v. 9, N 4, p. 341—354.
1294. *Baker C. W., Johnson D. A.* Evolution and migration in the radiolarian genus *Theocorythium*.— *Proc. Third N. Amer. Paleontol. Conv.*, 1982, v. 1, p. 29—34.
1295. *Baker P., Weber J.* Coral growth rate: variation with depth.— *Phys. Earth and Planet. Inter.*, 1975, v. 10, N 2, p. 135—139.
1296. *Bakker R. T.* The superiority of dinosaurs.— *Discovery*, 1968, v. 3, N 2, p. 11—22.
1297. *Bakker R. T.* Anatomical and ecological evidence of endothermy in dinosaurs.— *Nature*, 1972, v. 238, N 5359, p. 81—85.
1298. *Bakker R. T.* Dinosaur renaissance.— *Sci. Amer.*, 1975, v. 232, N 4, p. 58—72.
1299. *Balfour F. M.* Address to the Department of the British Association for the Advancement of Science.— In: *The works of F. M. Balfour*. London, Macmillan, 1880, v. 1, p. 698—713.
1300. *Bandel K.* Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken.— *Facies*, 1982, Bd. 7.
1301. *Banks H. P.* Floral assemblages in the Siluro-Devonian.— In: *Biostratigraphy of fossil plants. Successional and paleoecological analyses*/Ed. D. L. Dilcher, T. N. Taylor. Stroudsburg, Dowden, Hutchinson and Ross Inc., 1980, p. 1—24.
1302. *Barghoorn E. S.* The oldest fossils.— *Sci. Amer.*, 1971, v. 224, N 5, p. 30—42.
1303. *Barghoorn E. S., Meinschein W. G., Schopf J. W.* Paleobiology of Precambrian shale.— *Science*, 1965, v. 148, N 3669, p. 461—472.
1304. *Barghoorn E. S., Schopf J. W.* Microorganisms from the Late Precambrian of Central Australia.— *Science*, 1965, v. 150, N 3694, p. 337—339.
1305. *Barghoorn E. S., Tyler S. A.* Microorganisms from the Gunflint cherts.— *Science*, 1965, v. 147, N 3658, p. 563—577.
1306. *Barghoorn E. S., Tyler S. A.* Microorganisms of Middle Precambrian age from the Animikie series, Ontario, Canada.— In: *Current aspects exobiology*. Oxford et al., Pergamon Press, 1965, p. 93—118.
1307. *Barker R. M.* Microtextural variation in pelecypod shells.— *Malacologia*, 1964, v. 2, N 1, p. 69—86.
1308. *Barnard T.* Some Mesozoic adherent Foraminifera.— *Palaeontology*, 1958, v. 1, N 2, p. 116—124.
1309. *Barron J. A., Keller G.* Paleotemperature oscillations in the Middle and Late Miocene of the northeastern Pacific.— *Micropaleontology*, 1983, v. 29, N 2, p. 150—181.

1310. *Bassler R. S.* Faunal lists and descriptions of Palaeozoic corals.— *Geol. Soc. Amer. Mem.*, 1950, N 44.
1311. *Baur G.* Einige Bemerkungen über Ossification der «langen» Knochen.— *Zool. Anz.*, 1885, Bd. 8, S. 185—212.
1312. *Baxter R. W.* Fossil fungi from American Pennsylvanian coal balls.— *Univ. Kansas Paleontol. Contrib. Paper*, 1975, N 7.
1313. *Bayer T. N.* Repetitive benthonic community in the Maquoketa Formation (Ordovician) of Minnesota.— *J. Paleontol.*, 1967, v. 41, N 2, p. 417—422.
1314. *Beauvais L.* Quelques precisions sur le genre *Chomatoseris* Thomas.— *C. r. Acad. Sci.*, 1971, t. D273, N 23, p. 2219—2222.
1315. *Beauvais L.* Etude morphologique, taxonomique et phylogénétique du sousordre *Amphiastracida* Alloiteau.— *Mém. Soc. géol. France*, 1976, n. ser., t. 55, N 126, p. 5—41.
1316. *Beauvais L., Chevalier J. P.* La croissance périodique chez les scléractinaires actuels et fossiles.— *Bull. Soc. zool. France*, 1980, t. 105, N 2, p. 301—308.
1317. *Beer G. R., de.* Embryology and evolution. Oxford, Clarendon Press, 1930.
1318. *Beer G. R., de.* The development of the vertebrate skull. Oxford, Clarendon Press, 1937.
1319. *Beer G. R., de.* Embryos and ancestors. London, Oxford Univ. Press, 1958.
1320. *Behrens E. W., Watson R. L.* Differential sorting of pelecypod valves in the swash zone.— *J. Sediment. Petrol.*, 1969, v. 39, N 1, p. 159—165.
1321. *Belak R.* Ontogeno of the Devonian leperditii ostracode *Hermannia alta*.— *J. Paleontol.*, 1977, v. 51, N 5, p. 943—952.
1322. *Beltan L.* La parturition d'un actinopterygien de l'Eotrias du nord-ouest de Madagascar.— *C. r. Acad. Sci.*, 1977, t. D284, N 22, p. 2223—2225.
1323. *Bender M. L.* Helium-uranium dating of corals.— *Geochim. et cosmochim. acta*, 1973, v. 37, N 5, p. 1229—1247.
1324. *Benes K.* Paleomycology of coal seams.— *Sborn. vědeckých prací Vysoké školy Banské v Ostravě. Rada horn.— geol.*, 1969, r. 5, čís. 3, cl. 250, S. 79—99.
1325. *Bengtson S.* *Atractosella*, a Silurian alcyonacean octocoral.— *J. Paleontol.*, 1981, v. 55, N 2, p. 281—294.
1326. *Benson R. H.* The origin of the psychrosphere as recorded in changes of deep-sea ostracode assemblages.— *Lethaia*, 1975, v. 8, N 1, p. 69—83.
1327. *Bergendahl D.* Das Knochengewebe der Amphibien.— *Anat. Anz.*, 1886, Bd. 1, S. 189—190.
1328. *Bergström S. M.* First report of the enigmatic Ordovician microfossil *Konyrium* in North America.— *J. Paleontol.*, 1979, v. 53, N 2, p. 320—327.
1329. *Bergström S. M.* Conodonts as paleotemperature tools in Ordovician rocks of the Caledonides and adjacent areas in Scandinavia and the British Isles.— *Geol. fören. Stockholm förhandl.*, 1980, v. 102, N 4, p. 377—392.
1330. *Berkner V. L., Marshall L. C.* On the origin and rise of oxygen concentration in the Earth's atmosphere.— *J. Atmos. Sci.*, 1965, v. 25, p. 225—261.
1331. *Berrill N. J.* The Tunicata.— *Ray Soc. Monogr.*, 1950, N 133.
1332. *Best R. V.* Intraspecific variation in *Enercinurus ornatus*.— *J. Paleontol.*, 1961, v. 35, N 6, p. 1029—1040.
1333. *Bettenstädt F.* Evolutionsvorgänge bei fossilen Foraminiferen.— *Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg*, 1962, N 31, S. 385—460.
1334. *Biederman E. W.* Significance of high-wax oils with respect to genesis of petroleum: commentary.— *Amer. Assoc. Petrol. Geol. Bull.*, 1969, v. 53, N 7, p. 1500—1502.
1335. *Biological calcification, cellular and molecular aspects*/Ed. H. Schraer. New York, Appleton—Century—Crofts, 1970.
1336. *Bioglogy of the Hyolitha*/B. Runnegar, J. Pojeta, N. J. Morris et al.— *Lethaia*, 1975, v. 8, N 2, p. 181—191.
1337. *Biomneralization and biological metal accumulation*/Ed. P. Westbroek, E. W. de Jong, D. Reidel, Dodrecht et al., 1983.
1338. *Birkelund T.* Ammonoid shell structure.— In: *Ammonoidea: evolution,*

classification, mode life and geological usefulness major fossil groups. London — New York, Acad. Press, 1981, p. 177—214.

1339. *Bishop G. A.* A sexually aberrant crab (*Dakoticaner overanus* Rathbun, 1917) from the Upper Cretaceous Pierre Shale of South Dakota.— *Crustaceana*, 1974, v. 26, N 2, p. 212—218.

1340. *Bjerring H. C.* Does a homology exist between the basicranial muscle and the polar cartilage?—Colloq. int. CNRS, 1967, N 163, p. 223—267.

1341. *Black M.* Drifted plant-beds of the Upper Estuarine Series of Yorkshire.— *Quart. J. Geol. Soc.*, 1929, v. 85, N 340, p. 389—437.

1342. *Blainville D.* Mémoires sur les bélemnites, considérées zoologiquement et géologiquement. Paris, Levrault, 1827.

1343. *Blake N. J., Jeffries H. P.* The structure of an experimental infaunal community.— *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 1971, v. 6, N 1, p. 1—14.

1344. *Board R. G.* Properties of avian egg-shells and their adaptive value.— *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.*, 1982, v. 57, N 1, p. 1—28.

1345. *Boardman R. S.* Colony development and convergent evolution of budding pattern in «rhombotrypid» Bryozoa.— *Atti Soc. Ital. Sci. Natur. e Museo Civ. St. Natur. Milano*, 1968, v. 108, p. 179—184.

1346. *Bock W. J.* The concept of homology.— *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1969, v. 167, p. 111—115.

1347. *Bock W. J.* Adaptation and the comparative method.— In: *Major patterns in vertebrate evolution*/Ed. M. K. Hecht, P. C. Goody, B. M. Hecht. New York—London, Plenum Press, 1976, p. 57—82.

1348. *Bock W. J.* Foundation and methods of evolutionary classification.— In: *Major patterns in vertebrate evolution*/Ed. M. K. Hecht, P. C. Goody, B. M. Hecht. New York—London, Plenum Press, 1976, p. 851—895.

1349. *Bock W. J.* The definition and recognition of biological adaptation.— *Amer. Zool.*, 1980, v. 20, N 1, p. 217—227.

1350. *Bock W. J., Wahler G. von.* Adaptation and the form-function complex.— *Evolution*, 1965, v. 19, N 3, p. 269—299.

1351. *Bockelie T., Fortey R. A.* An Early Ordovician vertebrate.— *Nature*, 1976, v. 260, N 5546, p. 36—38.

1352. *Boekschoten G. J.* On ascidian actuopaleontology.— *Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh.*, 1981, N 2, S. 76—83.

1353. *Boersma A., Shackleton N. J.* Oxygen- and carbon-isotope variations and planktonic foraminifer depth habitats, Late Cretaceous to Paleocene Central Pacific, Deep Sea Drilling Project Sites 463 and 465.— In: *Init. Repts. Deep Sea Drill. Proj.*, 1981, v. 62, p. 513—526.

1354. *Böger H.* Bildung und Gebrauch von Begriffen in der Paläoökologie.— *Lethaia*, 1970, v. 3, N 3, p. 243—269.

1355. *Bøggild O. B.* The shell structure of the mollusks.— *Dansk. Vidensk. selsk. Skr., Natur. Math.*, 1930, v. 9, pt. 2, N 2, p. 233—326.

1356. *Borissiak A.* The chalicotheres as a biological type.— *Amer. J. Sci.*, 1945, v. 243, N 12, p. 667—679.

1357. *Bork K. B.* The concept of biotic succession.— *J. Geol. Education*, 1984, v. 32, N 4, p. 213—225.

1358. *Bornhold B. D., Milliman J. D.* Genetic and environmental control of carbonate mineralogy in serpulid (polychaete) tubes.— *J. Geol.*, 1973, v. 81, N 3, p. 363—373.

1359. *Bose M. N.* Bennettitales.— In: *Aspects and appraisal of Indian palaeobotany*/Ed. K. R. Surange, R. N. Lakhanpal, D. C. Bharadwaj. Lucknow, Birbal Sahni Institute of Palaeobotany, 1974, p. 189—200.

1360. *Boucot A. J.* Life and death assemblages among fossils.— *Amer. J. Sci.*, 1953, v. 251, N 1, p. 25—40.

1361. *Boucot A. J.* Early Paleozoic evidence of continental drift: pro and contra.— In: *Plate tectonics—assessments and reassessments*. Tulsa, Oklahoma, 1974, p. 273—294.

1362. *Boucot A. J.* Does evolution take place in an ecological vacuum?— *J. Paleontol.*, 1983, v. 57, N 1, pt. 1, p. 1—30.

1363. *Boullard B., Lemoigne Y.* Les champignons endophytes du «*Rhynia gwynne-vaughanii*» K. et L. Etude morphologique et déductions sur les biologie.—*Botaniste*, 1971, ser. 54, N 1—6, p. 49—89.
1364. *Boulter D.* The use of amino acids sequence data in the classification of higher plants.—In: *Chem. Bot. Class.*, Stockholm et al., 1974, p. 211—216.
1365. *Boureau E.* L'évolution de la biosphère dans les rapports avec les radiations ionisantes.—*Ann. Sci. Univ. Besancon. Bot.*, 1972, N 12, p. 61—68.
1366. *Boureau E.* Sur l'origine des grands spheroides du Precambrien du Mali.—*C. r. Acad. Sci.*, 1977, t. D285, N 6, p. 645—648.
1367. *Boy J.* Die Larven der rachitomen Amphibien.—*Paläontol. Z.*, 1974, Bd. 48, N 3—4, S. 236—268.
1368. *Brack-Hanes Sh. D., Vaughn J. C.* Evidence of Paleozoic chromosomes from lycopod microgametophytes.—*Science*, 1978, v. 200, N 4348, p. 1383—1385.
1369. *Brande A.* Zur Anwendung der Schwereretrennung in der Pollenanalyse.—*Flora*, 1976, Bd. 165, N 2, S. 95—101.
1370. *Brauckmann C., Koch L.* Neue Insecten aus den Vorhalle—Schichten (oberes Namurium) von Hagen-Vorhalle.—*Dortmunder Beitr. Landesk., Naturwiss. Mitt.*, 1982, Bd. 16, S. 15—26.
1371. *Brenchley P. J., Newall G.* Flume experiments on the orientation and transport of models and shell valves.—*Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1970, v. 7, N 3, p. 185—220.
1372. *Bretsky P. W.* Central Appalachian Late Ordovician communities.—*Geol. Soc. Amer. Bull.*, 1969, v. 80, N 1—2, p. 193—212.
1373. *Bretsky P. W., Bretsky S. S.* Succession and repetition of Late Ordovician fossil assemblages from the Nicolet River Valley, Quebec.—*Palaeobiology*, 1975, v. 1, N 3, p. 225—237.
1374. *Brett C. E.* Host—specific pit-forming epizoa on Silurian crinoids.—*Lethaia*, 1978, v. 11, N 3, p. 217—232.
1375. *Breuer R.* Pathologisch-anatomische Befunde am Skelett der Höhlenbären.—*Spelaeolog. Monogr.*, 1931, Bd. 7—9, S. 611.
1376. *Breuer R.* Über das Vorkommen sogenannter Keilförmiger Defekte an den Zähnen von *Ursus spelaeus*.—*Palaeobiologica*, 1933, Bd. 5, S. 103—114.
1377. *Bridges C.* The origin of variations in sexual and sexlimited characters.—*Amer. Natur.*, 1922, v. 56, p. 51—63.
1378. *Brien P.* Embranchement des Tuniciers.—*Traite de Zool.*, 1948, t. II, p. 553—930.
1379. *Briggs D. E. G., Clarkson E. N. K., Aldridge R. J.* The conodont animal.—*Lethaia*, 1983, v. 16, N 1, p. 1—14.
1380. *Broman I.* Das sogenannte «Biogenetische Grundgesetz» und die moderne Erbgiblichkeitstheorie. München, 1920.
1381. *Brongniart Ad.* Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe.—Paris, G. Dufour et Ed. D'Ocagne, 1828—1838.
1382. *Bronn H. G.* Untersuchungen über die Entwicklungsgesetze der organischen Welt während der Bildungszeit unserer Erdoberfläche. Stuttgart, Springer Verl., 1858.
1383. *Brooks J., Muir M. D., Shaw G.* Chemistry and morphology of Precambrian microorganisms.—*Nature*, 1973, v. 244, N 5413, p. 215—217.
1384. *Brooks J., Shaw G.* Sporopollenin—ein Beweis für extraterrestrisches Leben.—*Umschau*, 1970, Bd. 70, N 18.
1385. *Brooks J., Shaw G.* Geochemistry of sporopollenin.—*Chem. Geol.*, 1972, v. 10, N 1, p. 69—87.
1386. *Buckman S. S.* Type ammonites. New York, Cramer, 1920, v. 3.
1387. *Bukry D.* Upper Cretaceous coccoliths from Texas and Europe.—*Univ. Kansas Paleontol. Contr. Article* 51, 1969.
1388. *Bursa A. S.* *Discoasteromonas calciferus* n. sp. and Arctic relict secreting *Discoaster* Tan Sin Hok 1927.—*Grana*, 1965, v. 6, p. 148—165.
1389. *Bursa A. S.* Morphogenesis and taxonomy of Dinophyta.—In: *Proc. 2nd Planktonic Conf. Rome*, Ed. Tecnosci, 1971, v. 1, p. 129—144.
1390. *Buthurst R. G. C.* Diagenesis and paleoecology: a survey.—In: *Appro-*

aches to paleoecology/Ed. J. Imbrie, N. D. Newell. New York — London — Sydney. J. Wiley and sons, 1964, p. 319—344.

1391. Byers C. W. Bioturbation and the origin of the metazoans: evidence from the Belt Supergroup, Montana.— *Geology*, 1976, v. 4, N 9, p. 565—567.

1392. Bystrow A. P. Morphologische Untersuchungen der Deckknöchen des Schädels der Wirbeltiere. 1. Der Schädel der Stegocephalen.— *Acta Zool.*, 1935, Bd. 16, N 1—2, S. 65—141.

1393. Bystrow A. P. Zahnstruktur der Crossopterygier.— *Acta Zool.*, 1939, Bd. 20, H. 2—3, S. 283—338.

1394. Bystrow A. P. Deckknöchen und Zähne der Osteolepis und Dipterus.— *Acta Zool.*, 1942, Bd. 23, H. 1—3, S. 263—289.

1395. Bystrow A. P. Hydrophilous and xerophilous labyrinthodonts.— *Acta Zool.*, 1947, Bd. 28, H. 1—3, S. 137—164.

1396. Bystrow A. P. The microstructure of dermal bones in Arthroires.— *Acta Zool.*, 1957, Bd. 38, H. 2—3, S. 239—275.

1397. Bystrow A. P. The microstructure of skeleton elements in some vertebrates from Lower Devonian deposits of the USSR.— *Acta Zool.*, 1959, Bd. 40, S. 59—83.

1398. Calcification in biological systems/Ed. R. F. Sognaes. Amer. Assoc. Adv. Sci., 1960, Publ. N 64.

1399. Calcium-binding peptide in dinosaur egg shells/G. Krampitz, K. Weise, A. Potz et al.— *Naturwissenschaften*, 1977, Bd. 64, H. 11, S. 583—585.

1400. Callomon J. H. The ammonite succession in the Lower Oxford clay and Kellaways beds at Kidlington, Oxfordshire, and the zones of the Callovian stage.— *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, 1955, v. B239, N 664, p. 215—264.

1401. Calvin M. Chemical evolution.— *Proc. Roy. Soc. London*, 1965, v. A288, N 1415, p. 441—466.

1402. Calvin M. Molecular paleontology.— *Perspect. Biol. and Med.*, 1969, v. 13, N 1, p. 45—62.

1403. Calvin M. Chemical evolution. Oxford, Clarendon Press, 1969.

1404. Cameron B. Oldest carnivorous gastropod borings, found in Trentonian (Middle Ordovician) brachiopods.— *J. Paleontol.*, 1967, v. 41, N 1, p. 147—150.

1405. Campbell C. A., Valentine J. W. Comparability of modern and ancient marine faunal provinces.— *Paleobiology*, 1977, v. 3, N 1, p. 49—57.

1406. Carbonnel G. Le facteur lisse chez certains ostracodes tertiaires: un index de paleotemperature.— *Bull. Amer. Paleontol.*, 1975, v. 65, N 282, p. 285—301.

1407. Carbonel P., Peypouquet J.-P., Cirac P. Les ostracodes et l'évolution de la partie occidentale du sillon sudrifain à la fin du Neogene.— *Cap. micro-paleontol.*, 1981, N 3, p. 71—80.

1408. Carpenter W. On the microscopic structure of shell.— *Brit. Assoc. Adv. Sci. Rept.*, 1844, p. 1—24.

1409. Carson H. L. The species as a field for gene recombination.— In: *The species problem*/Ed. E. Mayr. Washington, 1957, p. 23—28.

1410. Carter G. S. Animal evolution: a study of recent views of its causes. London, Sedgwick et Jackson, 1951.

1411. Carter J. G. Comparative shell microstructure of the Mollusca, Brachiopoda and Bryozoa.— In: *Scanning Electron Microscopie*. AMF O'Hare, 1979, v. 2, p. 439—446.

1412. Carter R. W. G. Feeding sea birds as a factor in lamellibranch valve sorting patterns.— *J. Sediment. Petrol.*, 1974, v. 44, N 3, p. 689—692.

1413. Casey R. A Lower Cretaceous Gastropoda with fossilized intestines.— *Palaeontology*, 1960, v. 2, N 2, p. 270—276.

1414. Chaloner W. G. The paleoecology of fossil spores.— In: *Evolution and environment*. New Haven — London, Yale Univ. Press, 1968, p. 125—138.

1415. Chaloner W. G. The evolution of miospore polarity.— *Geosci. and Man*, 1970, v. 1, p. 47—56.

1416. Chaloner W. G. The rise of the first land plants.— *Biol. Revs. Cambridge Philos. Soc.*, 1970, v. 45, N 3, p. 353—377.

1417. Chaloner W. G., Lacey W. S. The distribution of Late Palaeozoic flo-

ras.—In: *Organisms and continents through time. Spec. Papers in Palaeontology*. Palaeontol. Assoc. London, 1973, N 12, p. 271—289.

1418. *Chaloner W. G., Muir M.* Spores and floras.—In: *Coal and coal-bearing strata*. Edinburgh, 1968, p. 127—146.

1419. *Chaloner W. G., Sheerin A.* Devonian macrofloras.—*Spec. Papers in Palaeontology*, 1979, N 23, p. 145—161.

1420. *Chamberlain C. K.* Morphology and ethology of trace fossils from the Ouachita Mountains, southeast Oklahoma.—*J. Paleontol.*, 1971, v. 45, N 2, p. 212—246.

1421. *Chamberlain J. A., Jr.* Flow patterns and drag coefficients of cephalopod shells.—*Palaeontology*, 1976, v. 19, N 3, p. 539—563.

1422. *Characterization of macromolecules from fossil shells by immunology and Curie-point pyrolysis mass spectrometry*/P. H. van der Meide, P. Westbroek, E. W. de Jong et al.—In: *The mechanisms of biomineralization in animals and plants*. Tokyo, Tokai Univ. Press, 1980, p. 251—256.

1423. *Charig A. J.* Systematics in biology: a fundamental comparison of some major schools of thought.—In: *Problems of phylogenetic reconstruction*/Ed. K. A. Yoysey, A. E. Freday. London, Acad. Press, 1982, p. 364—440.

1424. *Chatterton B. D. E.* Ontogenetic studies of Middle Ordovician trilobites from the Esbataottine Formation, Mackenzie Mountains, Canada.—*Palaeontographica*, 1980, Bd. A171, N 1—3, S. 1—74.

1425. *Cheetham A. H., Hazel J. F.* Binary (presence-absence) similarity coefficients.—*J. Paleontol.*, 1969, v. 43, N 5, p. 1130—1136.

1426. *Chivas A., Torgersen T., Polach H.* Growth rates of stromatolites from Shark Bay deduced by C-14 and Pb-210 dating.— В кн.: 27 Междунар. геол. конгр. Москва, 4—14 авг. 1984 г. Тез. докл. Т. 1. М., Наука, 1984, с. 246.

1427. *Clark R. W.* Dynamics of Metazoan evolution: The origin of the coelom and segments. Oxford, Clarendon Press, 1964.

1428. *Clarke F. W., Wheeler W. C.* The inorganic constituents of marine invertebrates.—*U. S. Geol. Surv. Prof. Paper*, 1922, N 124.

1429. *Clarkson E. N. K., Levi-Setti R.* Trilobite eyes and the optics of des Cartes and Huygens.—*Nature*, 1975, v. 254, N 5502, p. 663—667.

1430. *Clement-Westerhoff J. A.* Aspects of Permian palaeobotany and palynology. IV. The conifer *Ortiseia* Florin from the Val Gardena Formation of the Dolomites and the Vicentian Alps (Italy) with special reference to a revised concept of the Walchiaceae (Göppert) Schimper.—*Rev. Palaeobot. and Palynol.*, 1984, v. 41, N 1—2, p. 51—166.

1431. *Clemmey H.* World's oldest animal traces.—*Nature*, 1976, v. 261, N 5561, p. 576—578.

1432. *Clifton H. E.* Orientation of empty pelecypod shells and shell fragments in quiet water.—*J. Sediment. Petrol.*, 1971, v. 41, N 3, p. 671—682.

1433. *Clocchiatti M.* Contribution a l'etude du nannoplancton calcaire du Neogene d'Afrique du Nord.—*Mém. Mus. nat. hist. Natur.*, 1971, N C23.

1434. *Cloud P. E.* Significance of the Gunflint (Precambrian) microflora.—*Science*, 1965, v. 148, N 3666, p. 27—35.

1435. *Cloud P. E.* Atmospheric and hydrospheric evolution on the primitive Earth.—*Science*, 1968, v. 160, N 3829, p. 729—736.

1436. *Cloud P. E.* Pre-Metazoan evolution and the origin of the Metazoa.—In: *Evolution and environment*/Ed. E. T. Drace. New Haven—London, Yale Univ. Press, 1968, p. 1—72.

1437. *Cloud P. E.* A working model of the primitive Earth.—*Amer. J. Sci.*, 1972, v. 272, N 6, p. 537—548.

1438. *Cloud P. E.* Paleocological significance of the banded iron-formation.—*Econ. Geol.*, 1973, v. 68, p. 1135—1143.

1439. *Cloud P. E.* Pseudofossils: a plea for caution.—*Geology*, 1973, v. 1, N 1, p. 123—127.

1440. *Cloud P. E.* Some early microbiotas and their bearing on the evolution of the primitive Earth.— В кн.: *Проблемы палинологии*. М., Наука, 1974, с. 91—94.

1441. *Cloud P. E.* Evolution of ecosystems.—*Amer. Sci.*, 1974, v. 62, N 1, p. 54—66.

1442. *Cloud P. E.* Major features of crustal evolution.—*Geol. Soc. S. Afr. Annals*, 1976, v. 79, p. 1—32.
1443. *Cloud P. E., Wright J., Glover L.* Trace of animal life from 620-million-year-old rocks in North Carolina.—*Amer. Sci.*, 1976, v. 64, N 4, p. 396—406.
1444. *Colless D. H.* The interpretation of Hennig's «phylogenetic systematics» — a reply to Dr. Schelle.—*Syst. Zool.*, 1969, v. 18, N 2, p. 134—144.
1445. *Comparative biochemistry*/Ed. M. Florkin, H. Mason. New York — London, Acad. Press, 1960—1964, v. 1—7.
1446. *Comparative studies of the organic matrices of invertebrate mineralized tissues*/D. F. Travis, C. J. Francois, L. C. Bonar et al.—*J. Ultrastr. Res.*, 1967, v. 18, p. 519—550.
1447. *Comparison of amine acid racemization geochronometry with lithostratigraphy, biostratigraphy, uranium-series coral dating, and magnetostratigraphy in the Atlantic Coastal Plain of the southeastern United States*/L. McCartan, J. P. Owens, B. W. Blackwelder et al.—*Quatern. Res.*, 1982, v. 18, N 3, p. 337—359.
1448. *Conclin E. G.* The organization of cell — lineage of the ascidian egg.—*J. Acad. Natur. Sci. Philadelphia*, 1905, v. 13, p. 1—119.
1449. *Connan J., Casson A. M.* Properties of gases and liquids derived from terrestrial kerogen at various maturation levels.—*Geochim. et cosmochim. acta*, 1980, v. 44, N 1, p. 1—23.
1450. *Conodonta*. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part W (Miscellanea), Supplement 2, 1981.
1451. *Conway Morris S.* A new Cambrian lophophorate from the Burgess Shale of British Columbia.—*Palaeontology*, 1976, v. 19, N 1, p. 199—222.
1452. *Conway Morris S.* Fossil priapulid worms.—*Spec. Pap. Palaeontology*, 1977, N 20.
1453. *Conway Morris S.* A new entoproct-like organism from the Burgess Shale of British Columbia.—*Palaeontology*, 1977, v. 20, N 4, p. 833—845.
1454. *Conway Morris S.* *Loggania cambria* Walcott: a composite fossil.—*J. Paleontol.*, 1978, v. 52, N 1, p. 126—131.
1455. *Conway Morris S.* Middle Cambrian polychaetes from Burgess Shale of British Columbia.—*Philos. Trans. Roy. Soc. London*, 1979, v. B285, N 1007, p. 227—274.
1456. *Coombs W. P.* Juvenile ceratopsians from Mongolia — the smallest known dinosaur specimens.—*Nature*, 1980, v. 283, N 5745, p. 380—381.
1457. *Cope E. D.* The primary factors of organic evolution.—Chicago, Open Court Publ. Co., 1904.
1458. *Cox L. R.* The preservation of moulds of intestine in fossil *Nuculana* (Lamellibranchiata) from the Lias of England.—*Palaeontology*, 1960, v. 2, N 2, p. 262—269.
1459. *Crabtree D. M., Clausen C. D., Roth A. A.* Consistency in growth line counts in bivalve specimens.—*Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1980, v. 29, N 3—4, p. 323—340.
1460. *Craig G. Y.* Size-frequency distributions of living and dead populations of pelecypods from Bimini, Bahamas, B. W. J.—*J. Geol.*, 1967, v. 75, N 1, p. 34—45.
1461. *Craig G. Y., Oertel G.* Models of living and fossil populations of animals generated by a computer.—*Nature*, 1966, v. 210, N 5034, p. 438—439.
1462. *Craig G. Y., Oertel G.* Deterministic models of living and fossil populations of animals.—*Quart. J. Geol. Soc.*, 1966, v. 122, N 3, p. 315—354.
1463. *Credner H.* Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rothliegenden des Plaun'schen Grundes bei Dresden. 1—10.—*Z. Deutsch. Geol. Ges.*, 1881—1893, Bd. 33—35, 37—38, 42.
1464. *Cridland A. A.* Amyelon in American coal-balls.—*Palaeontology*, 1964, v. 7, N 2, p. 186—209.
1465. *Crimes T. P.* Crusiana: a stratigraphically useful trace fossils.—*Geol. Mag.*, 1968, v. 105, N 4, p. 360—364.
1466. *Crimes T. P.* Trace fossils from the Cambro-Ordovician rocks of North Wales and their stratigraphic significance.—*Geol. J.*, 1969, v. 6, p. 333—338.

1467. *Crimes T. P.* The significance of trace fossils in sedimentology, stratigraphy and paleoecology with examples from Lower Paleozoic strata.—In: Trace fossils/Ed. T. P. Crimes, J. C. Harper. Geol. J., Spec. issue 3. Liverpool, Seel House Press, 1970, p. 101—127.
1468. *Crimes T. P.* Colonization of the early ocean floor.—Nature, 1974, v. 248, N 5446, p. 328—330.
1469. *Crimes T. P.* The stratigraphical significance of trace fossils.—In: The study of trace fossils. Berlin e. a., 1975, p. 109—130.
1470. *Crimes T. P.* Trace fossils of an Eocene deep-sea fan, northern Spain.—In: Trace fossils 2/Ed. T. P. Crimes, J. C. Harper. Geol. J., Spec. issue 9. Liverpool, Seel House Press, 1977, p. 71—90.
1471. *Cuif J.-P.* Etude ontogénique de quelques Madreporaires Caryophyllidae actuels et fossiles.—Mém. Mus. nat. Hist. natur., 1968, ser. 11, N 3, p. 101—156.
1472. *Cumings E. R.* Development of some Paleozoic Bryozoa.—Amer. J. Sci., 1904, v. 17, N 297, p. 49—78.
1473. *Curran H. A.* A trace fossil brood structure of probable Callianassid origin.—J. Paleontol., 1976, v. 50, N 2, p. 249—259.
1474. *Currey J. D.* Differences in the blood supply of bone of different histological types.—Quart. J. Micr. Sci., 1960, v 101, p. 351—370.
1475. *Currey J. D.* The histology of the bone of a prosauropod dinosaur.—Palaeontology, 1962, v. 5, N 2, p. 238—246.
1476. *Curtis C. D., Krinsley D.* The detection of minor diagenetic alteration in shell material.—Geochim. et cosmochim. acta, 1965, v. 29, N 1, p. 71—84.
1477. *Cussett G.* The conceptual bases of plant morphology.—Acta biotheoretica, 1982, v. 31A, p. 8—86.
1478. *Cuvier G.* Recherches sur les ossements fossiles. Paris, Dufour et d'Ocagne, 1823, t. 4.
1479. *Daber R.* Kritik am «natürlichen System» der Pflanzen.—Geologie, 1964, Bd. 13, N 8, S. 970—996.
1480. *Daber R.* Die Paläontologie als eine Grundlage der Kontinentaldrift—Hypothese.—Z. Deutsch geol. Wiss., 1982, Bd. N 3, S. 287—295.
1481. *Dacqué E.* Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen Tiere. Berlin, Borntraeger, 1921.
1482. *Dalcq A.* Les ontomutation a l'origine des mammifères.—Bull. Soc. zool. France, 1954, t. 79, N 1, p. 240—255.
1483. *Davidson E. H.* Evolutionary change in genomic regulatory organization: speculations on the origins of novel biological structure.—Life Sci. Res. Rept., 1982, N 22, p. 65—84.
1484. *Davis R. A., Semken H. A.* Fossils of uncertain affinity from the Upper Devonian of Iowa.—Science, 1975, v. 187, N 4173, p. 251—254.
1485. *De Jong E. W., Westbroek P., Westbroek J. F. B.* Preservation of antigenic properties in macromolecules over 70 Myr old.—Nature, 1974, v. 252, N 5478, p. 63.
1486. *Debrenne F.* A revision of Australian genera of Archaeocyatha.—Trans. Roy. Soc. S. Australia, 1970, v. 94, p. 21—48.
1487. *Debrenne F.* Le genre chez les Archéocyathes au Cambrien inférieur.—Bull. Soc. géol. France, 1984, ser. 7, t. 26, N 4 p. 609—619.
1488. *Deecke J. E. W.* Die Fossilisation. Berlin, Borntraeger, 1923.
1489. *Deflandre G.* Presence de nanfossiles calcaires (coccolithes et incertae sedis) dans le Siluro-Devonien d'Afrique du Nord.—C. r. Acad. Sci., 1970, t. D270, N 24, p. 2916—2921.
1490. *Degens E. T.* Evolutionary trends inferred from the organic tissue variation of molluscan shells.—Medd. Dansk geol. Foren., 1967, v. 17, N 1, p. 112—124.
1491. *Degens E. T., Johannesson B. W., Meyer R. W.* Mineralization processes in molluscs and their paleontological significance.—Naturwissenschaften, 1967, Bd. 54, N 24, S. 638—640.
1492. *Degens E. T., Spencer D. W., Parker R. H.* Paleobiochemistry of molluscan shell proteins.—Comp. Biochem. Physiol., 1966, v. 20, N 2, p. 533—579.
1493. *Dehm R.* Die Nagetiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Win-

tershof-West bei Eichstätt in Bayern.— Neues Jahrb. Mineral., Geol. und Paläontol. Abh., Abt. B. 1950, Bd. 91, N 3, S. 321—428.

1494. *Delevorgas T., Hope R. C.* A new Triassic cycad and its phyletic implications.— Postilla, 1971, N 150.

1495. *Denison R.* The soft anatomy of *Bothriolepis*.— J. Paleontol., 1941, v. 15, N 5, p. 553—561.

1496. *Denison R. H.* The early history of the vertebrate calcified skeleton.— Clin. Orthop., 1963, v. 31, p. 141—152.

1497. *Denison R. H.* The Cyathaspididae. A family of Silurian and Devonian jawless vertebrates.— Fieldiana. Geol., 1964, v. 13, p. 307—473.

1498. *Denison R. H.* Growth and wear of the shield in Pteraspidae (Agatha).— Palaeontographica, 1973, Bd. A143, S. 1—10.

1499. *Denison R. H.* Placodermi.— In: Handbook of Paleichthyology. Stuttgart—New York, 1978, v. 2.

1500. *Dennis R. L.* Palaeosclerotium, a Pennsylvanian age fungus combining features of modern ascomycetes and basidiomycetes.— Science, 1976, v. 192, N 4234, p. 66—68.

1501. *Die Devongerölle des paläozoischen Flisch von Menorca und ihre paläogeographische Bedeutung*/M. F. Buchroithner, E. Flügel, H. W. Flügel et al.— Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abh., 1980, Bd. 159, N 2, S. 172—224.

1502. *Dilcher D. L.* Eocene epiphyllous fungi.— Science, 1963, v. 142, N 3593, p. 667—669.

1503. *Dilcher D. L.* Early angiosperm reproduction: an introductory report.— Rev. Palaeobot. and Palynol., 1979, v. 27, N 3—4, p. 291—328.

1504. *Dimon M.-Th.* Problèmes généraux soulevés par l'étude pollinique de Composées Méditerranéennes.— Natur. monspel. Sér. bot., 1971, N 22, p. 129.

1505. *Dimroth E., Kimberley M. H.* Precambrian atmospheric oxygen: evidence in the sedimentary distributions of carbon, sulfur, uranium and iron.— Can. J. Earth. Sci., 1976, v. 13, N 9, p. 1161—1185.

1506. *Dineley D. L., Loeffler E. J.* Ostracoderm faunas of the Delorme and associated Siluro-Devonian Formations North-West Territories, Canada.— Spec. Pap. Paleontology, 1976, N 18.

1507. *Diver W. L.* Precambrian microfossils of Carpentarian age from Bungle Dolomite of Western Australia.— Nature, 1974, v. 247, N 5440, p. 361—363.

1508. *Dobie J. L.* A fossil amniote egg from an Upper Cretaceous deposit (Mooreville Chalk of the Selma Group) in Alabama.— Copeia, 1978, N 3, p. 460—464.

1509. *Dobzhansky Th.* Genetics and the origin of species. New York, Columbia Univ. Press., 1947.

1510. *Dodd J. R.* Magnesium and strontium in calcareous skeletons: a review.— J. Paleontol., 1967, v. 41, N 6, p. 1313—1329.

1511. *Doguzhaeva L. A.* Rhythms of ammonoid shell secretion.— Lethaia, 1982, v. 15, N 2, p. 385—394.

1512. *Dohrn A.* Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Funktionswechsels. Genealogische Skizzen. Leipzig, Engelmann, 1875.

1513. *Dollo L.* Les lois de l'évolution.— Bull. Soc. belge Géol., Paleontol., et Hydrol., 1893, t. 7, p. 164—166.

1514. *Dollo L.* Les Dinosauriens adaptés à la vie quadrupède secondaire.— Bull. Soc. belge Géol., Paléontol. et Hydrol., 1905, t. 19, p. 441—448.

1515. *Dollo L.* La paléontologie éthologique.— Bull. Soc. belge Géol., Paléontol. et Hydrol., 1909, t. 23, p. 377—421.

1516. *Dollo L.* Les cephalopodes adaptés à la vie nectique secondaire et à la vie benthique tertiaire.— Zool. Jahrb. 1912, Beilage-Band 15, Festschrift J. R. Spengel, 1, S. 105—140.

1517. *Donn W. L.* The enigma of high-latitude paleoclimate.— Palaeogeogr. Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1982, v. 40, N 1—3, p. 199—212.

1518. *Dorning K. J.* Trends in palaeoecological assemblage dynamics.— J. Univ. Sheffield Geol. Soc., 1976, v. 7, N 1, p. 20—23.

1519. *Doubinger J., Pons D.* Les champignons épiphylls du Tertiaire de Colombie. I. Le gisement de Cerrejón (Paléocène — Eocène).— C. r. 96^e Congr. nat. soc. savantes. Toulouse, 1971, t. 5, p. 233—252.

1520. Douglas J. G., Williams G. E. Southern polar forests: the Early Cretaceous floras of Victoria and their paleoclimatic significance.—*Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeocol.*, 1982, v. 39, N 3/4, p. 171—185.
1521. Doyle J. A., Hickey L. J. Pollen and leaves from the Mid-Cretaceous Potomac group and their bearing on early angiosperm evolution.—In: *Origin and early evolution of angiosperms*/Ed. C. B. Beck. New York, Columbia Univ. Press, 1976, p. 139—206.
1522. Doyle J. A., Van Campo M., Lugardon B. Observations on exine structure of Eucommiidites and Lower Cretaceous angiosperm pollen.—*Pollen et Spores*, 1975, v. 17, N 3, p. 429—486.
1523. Doyle P. S., Riedel W. R. Ichthyoliths from Site 436, north west Pacific, Leg 56, Deep Sea Drilling Project.—*Init. Repts. Deep Sea Drill. Proj.*, 1980, v. 56—57, pt. 2, p. 887—893.
1524. Driesch H. The science and philosophy of the organism. London, Black, 1908.
1525. Dubois-Poulsen A. Les rythmes circadiens oculaires.—*Opt. franc. et opticien lunetier*, 1972, N 236, p. 6, 10—12.
1526. Ducasse O., Peypouquet J.-P. Les ostracodes et l'évolution paléogéographique et paléohydrologique des marges continentales de l'Atlantique nord-oriental pendant le Cénozoïque.—*Bull. Soc. géol. France*, 1978, t. 20, N 4, p. 441—452.
1527. Duckworth D. L. Magnesium concentration in the tests planctonic foraminifer Globorotalia truncatulinoides.—*J. Foraminiferal Res.*, 1977, v. 7, N 4, p. 304—312.
1528. Dudley J. G. Observations on the reproduction. Early larval development and colony astogeny of *Conopeum tenuissimum* (Canu).—*Chesapeake Sci.*, 1973, v. 14, N 4, p. 270—278.
1529. Dullemeier P. Functional morphology and evolutionary biology.—*Acta biotheoretica*, 1980, Bd. 29, p. 151—250.
1530. Dullemeier P., Barel C. D. N. Functional morphology and evolution.—In: *Major patterns of evolution*/Ed. M. K. Hecht, P. C. Goody, B. M. Hecht. New York—London, Plenum Press, 1976, p. 83—117.
1531. Duval-Jouve J. Bélemnites des terrains Crétacés inférieurs des environs de Castellane (Basses-Alpes) considérées géologiquement et zoologiquement, avec la description de ces terrains. Paris, Acad. Sci. natur., 1841.
1532. Dzik J. Isolated mandibles of early Paleozoic phyllocarid Crustacea.—*Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh.*, 1980, N 2, S. 87—106.
1533. Dzik J., Trammer J. Gradual evolution of conodontophorids in the Polish Triassic.—*Acta paleontol. pol.*, 1980, v. 25, N 1, 55—89.
1534. Eagar R. M. C. Variation in shape of shell in relation to palaeoecological station in some non-marine bivalvia of the coal measures of South-East Kentucky and of Britain.—*C. r. 7-me Congr. Intern. Stratigr. et Geol. Carbonifère*, Krefeld, 23—28 august 1971. Krefeld, Joh. van Acken, 1973, Bd. 2, p. 387—416.
1535. Easton W. H. Invertebrate paleontology. New York, Harper and Row, 1960.
1536. *Earth's earliest biosphere. Its origin and evolution*/Ed. J. W. Schopf. Princeton, 1983.
1537. Edinger T. Harnsteine eines Höhlenbären.—*Palaeontol. Z.*, 1933, Bd. 15, S. 349—355.
1538. Edwards W. N. The early history of palaeontology. Trustees of the British Museum (Natural History), Publication N 658, London, 1967.
1539. Eggeling H. Der Aufbau der Skeletteile in den freien Gliedmassen der Wirbeltiere.—In: *Untersuchungen an Urodelen Amphibiens*. Jena, Fischer, 1911.
1540. Eggeling H. Allgemeines über den Aufbau knöcherner Skeletteile.—In: *Handb. vergl. Anat. Wirbelt.*, 1938, Bd. 5, S. 275—304.
1541. Ehrenberg C. G. Bemerkungen über feste microscopische, anorganische Formen in den erdigen und derben Mineralien.—*Ber. K. Akad. Wiss. Berlin*, 1836, S. 84—85.
1542. Ehrenberg K. Ueber eine verheilte Schlussverletzung am linken Unterkiefer eines Brillenbären.—*Z. Stomatol.*, 1925, Bd. 23, N 7, S. 581—588.

1543. *Ehrenberg K.* Zur Frage der biologischen Deutung der (Camarocrinus-) Wurzeln (Lobolithen) von Scyphocrinus.—*Paläontol. Z.*, 1927, Bd. 8, N 3, S. 199—220.
1544. *Ehrenberg K.* Ueber die ontogenetische Entwicklung des Höhlenbaren.—*Spelaol. Monogr.*, 1931, Bd. 7—8, S. 624—629.
1545. *Eikamp H.* Fossile Vögeleier aus dem Diluvium und Tertiär.—*Ornithol. Mitt.*, 1979, Bd. 31, N 12, S. 286—296.
1546. *Eikamp H.* Allzuviel ist ungesund Beutefisch in der Bauchhöhle eines Schlammfisches.—*Miner. Mag.*, 1982, v. 6, N 3, p. 112—113.
1547. *Eisenack A.* Symbionten in fossilen Protisten.—*Paläontol. Z.*, 1966, Bd. 40, N 1—2, S. 103—107.
1548. *Eldredge N.* Cladism and common sence.—In: *Phylogenetic analysis and paleontology*/Ed. J. Cracraft, N. Eldredge. New York, Columbia Univ. Press, 1979, p. 165—198.
1549. *Eldredge N., Cracraft J.* *Phylogenetic patterns of the evolutionary process: methods and theory in comparative biology.* New York, Columbia Univ. Press, 1980.
1550. *Eldredge N., Gould S. J.* Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism.—In: *Models in Paleobiology*/Ed. T. J. M. Schopf. San Francisco, Freeman and Cooper, 1972, p. 82—115.
1551. *Elias M. K.* Algal-bryozoan symbiosis in the Late Paleozoic of America.—C. r. 7-me Congr. Intern. Stratigr. et Geol. Carbonifere, Krefeld, 23—28 august 1971. Krefeld, Joh. van Acken, 1973, v. 2, p. 449—465.
1552. *Elzanowski A.* Embryonic bird skeletons from the Late Cretaceous of Mongolia.—*Palaeontol. pol.*, 1981, N 42, p. 147—179.
1553. *Enlow D. H.* An evolution of use of bone histology in forensic medicine and anthropology.—In: VII Congr. of Anatomists. Symp. on joint and bones. Berlin — New York, Springer, 1966, p. 93—112.
1554. *Enlow D. H.* The bone of reptiles.—In: *Biology of the Reptilia. Morphology.* London. Academic Press, 1969, p. 45—80.
1555. *Enlow D. H., Brown S. O.* A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part I.—*Texas J. Sci.*, 1956, v. 8, N 4, p. 405—443.
1556. *Enlow D. H., Brown S. O.* A comparative histological study of fossil and recent bone tissue. Part II.—*Texas J. Sci.*, 1957, v. 9, N 2, p. 186—214.
1557. *Erben H. K.* Über den Prosipho, die Prosutur und die Ontogenie der Ammonoidea.—*Paläontol. Z.*, 1962, Bd. 36, N 1—2, S. 99—108.
1558. *Erben H. K.* Die Evolution der ältesten Ammonoidea.—*Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl.*, 1964, Bd. 120, S. 107—212; 1965, Bd. 122, S. 275—312.
1559. *Erben H. K.* Ultrastrukturen und Mineralisation rezenter und fossiler Eischalen bei Vögeln und Reptilien.—*Biom mineralisation*, 1970, Bd. 1, S. 1—65.
1560. *Erben H. K.* Forschergruppe Biom mineralisation.—*Mitt. Deutsch. Forschungsges.*, 1974, N 4, S. 25—29.
1561. *Erben H. K., Hoejs J., Wedepohl K. H.* Paleobiological and isotopic studies of eggshells from a declining dinosaur species.—*Paleobiology*, 1979, v. 5, N 4, p. 380—414.
1562. *Erdmann K.* Zur Entwicklung des Knochernen Skeletts von Triton und Rana unter besonderer Berücksichtigung der Zeitfolge der Ossifikationen.—*Z. Anat. Entwicklungsgesch.*, 1933, Bd. 101, N 5—6, S. 566—651.
1563. *Esper J. F.* Ausführliche Nachrichten von neue entdeckten Zoolithen unbekannter vierfüßiger Tiere. Nürnberg, 1774.
1564. *Evolution is a fact, AAAS told.*—*Geotimes*, 1981, v. 26, N 4, p. 18.
1565. *Evolutionstheorie und Rekonstruktion des stammesgeschichtlichen Ablaufs*/D. S. Peters, J. L. Franzen, W. F. Gutmann et al.—*Umschau Wiss. und Techn.*, 1974, Bd. 74, S. 501—506.
1566. *Ewing M., Davis R. A.* Lebensspuren photographed on the ocean floor.—In: *Deep-sea photography*/Ed. J. R. Hersey. Johns Hopkins Univ., Oceanographic Studies, 1967, N 3, p. 259—294.
1567. *Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. Experimental results and theoretical interpretation*/L. W. Alvarez, W. A. Alvarez, F. Asaro et al.—*Science*, 1980, v. 208, N 4448, p. 1095—1108.

1568. *Fabre J.* La famille des Pleurosauroidea (Rhynchocephalia). Exemple remarquable d'évolution par néoténie squelettique.—C. r. Acad. Sci., 1980, t. D291, N 12, p. 929—932.
1569. *Faegri K., Iversen J.* Textbook of pollen analysis. Oxford, Blackwell Sci. Publ., 1964.
1570. *Fagerstrom J. A.* Fossil communities in paleoecology: their recognition and significance.—Geol. Soc. Amer., Bull. 1964, v. 75, N 12, p. 1197—1216.
1571. *Fahreus L. E.* Allopatric speciation and lineage zonation exemplified by the *Pygodus serrus* — *P. anserinus* transition (Conodontophorida, Ordovician).—Newslett. Stratigr., 1982, v. 11, N 1, p. 1—7.
1572. *Fallaw W. C.* A test of the Simpson coefficient and other binary coefficients of faunal similarity.—J. Paleontol., 1979, v. 53, N 4, p. 1029—1034.
1573. *Fallaw W. C.* Trans-pacific faunal similarities among Mesozoic and Cenozoic invertebrates related to plate tectonic processes.—Amer. J. Sci., 1983, v. 283, N 2, p. 166—172.
1574. *Farrow G. E.* Techniques for the study of fossil and recent traces.—In: The study of trace fossils. Berlin, 1975, p. 537—554.
1575. *Favenn-Smith R.* Skeletal structure and growth in the Fenestellidae (Bryozoa).—Palaeontology, 1969, v. 12, N 2, p. 281—309.
1576. *Fedorovskiy M. A.* Precambrian-Cambrian ichnocoenoses of the East-European Platform.—In: Trace fossils 2/Ed. T. P. Crimes, J. C. Harper. Geol. J., Spec. issue, 1977, N 9, p. 183—194.
1577. *Fedorovskiy M. A.* Promorphology of Vendian Radialia as a key to understanding the early evolution of Coelenterata.—In: Fourth Inter. Symp. Fossil Cnidaria. Abstracts. Washington, 1983, p. 6.
1578. *Fedorowski J.* Some aspects of coloniality in rugose corals.—Palaeontology, 1978, v. 21, N 1, p. 177—224.
1579. *Felix J.* Studien über die Korallenführenden Schichten der oberen Kreideformation in den Alpen und den Mediterrangebieten. Teil I — Die Anthozoen der Gosauerschiefer in den Ostalpen.—Palaeontographica, 1903, Bd. 49, N 4—5, S. 163—256; N 6, S. 257—360.
1580. *Felsenstein J.* Numerical methods for inferring evolutionary trees.—Quart. Rev. Biol., 1982, v. 57, N 4, p. 379—404.
1581. *Fisher A. G., Arthur M. A.* Secular variations in pelagic realm.—In: Deepwater carbonate environments/Ed. H. F. Cook, P. Enos. Spec. Publ. Soc. Econ. Paleontol. Miner., 1977, N 25, p. 19—50.
1582. *Fischer D. W.* Conoidal shells of uncertain affinities.—In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. W. Comments and additions. Kansas Univ., 1966, p. 98—144.
1583. *Fischer R.* Genetical theory of natural selection. Oxford, Clarendon Press, 1930.
1584. *Fleischer G.* Hearing in extinct cetaceans as determined by cochlear structure.—J. Paleontol., 1976, v. 50, N 1, p. 133—152.
1585. *Florkin M.* Biochemical evolution.—CSU Rev. of World Sci., 1963, v. 5, N 4, p. 202—209.
1586. *Florkin M.* Paleoproteines.—Bull. Sci. Acad. roy. Belg., 1965, t. 51, N 2, p. 156—169.
1587. *Flower R. H.* Trails and tentacular impressions of orthoconic cephalopods.—J. Paleontol., 1955, v. 29, N 5, p. 857—868.
1588. *Flügel H. W.* Revision der ostalpinen Heliolitina.—Mitt. Mus. Bergbau, Geol. und Techn. Landesmus. «Johanneum», 1956, N 17, S. 55—102.
1589. *Flügel H. W.* «Rugae» und Wachstumzonen bei Korallen.—Paläontol. Z., 1977, Vd. 51, N 1—2, S. 117—130.
1590. *Flügel H. W.* Injuries and teratological phenomena in the rugose coral *Phaulactis*.—Geol. fören. Stockholm förhandl., 1979, v. 101, N 3, p. 233—236.
1591. *Foot J. S.* The comparative histology of femoral bones.—Trans. Amer. Microsc. Soc., 1911, v. 30, p. 87—140.
1592. *Foot J. S.* A contribution to the comparative histology of the femur.—Smiths. Contrib. Knowl., 1916, v. 35, p. 1—242.
1593. *Foot J. S.* The circulatory system in bones.—Smiths. Miscell. Coll., 1921, v. 72, N 10.

1594. *Fortey R. A., Clarkson E. N. K.* The function of glabellar «tubercle» in Nileus and other trilobites.— *Lethaia*, 1976, v. 9, N 1, p. 101—106.
1595. *Fortey R. A., Morris S. F.* Discovery of nauplius-like trilobite larvae.— *Palaeontology*, 1978, v. 21, N 4, p. 823—833.
1596. *Fortey R. A., Whittaker J. E.* Janospira — an Ordovician microfossil in search of a phylum.— *Lethaia*, 1976, v. 9, N 4, p. 397—403.
1597. *Fossil macromolecules from cephalopod shells: characterization, immunological response and diagenesis/P. Westbroek, P. H. Meide, van der, J. S. Wey-Kloppers, van der et al.*— *Paleobiology*, 1979, v. 5, N 2, p. 151—167.
1598. *Foster M. W.* A reappraisal of Tullimonstrum gregarium.— In: *Mazon Creek fossils*. New York — San Francisco — London, Academic Press, 1979, p. 269—301.
1599. *Fourie S.* A new tritylodontid from the Cave Sandstone of South Africa.— *Nature*, 1963, v. 198, N 4876, p. 201—204.
1600. *Fox D. L.* Biochemical fossils.— *Science*, 1944, v. 100, N 2589, p. 111—113.
1601. *Fraas O.* Ueber das Verwachsen zweier Belemniten.— *Jahrb. Ver. vaterl. Naturk.*, 1859, Bd. 15, S. 50—76.
1602. *Franc S., Huc A., Chassagne G.* Calcite and collagen in the skeleton of the Cnidaria Veretillum cynomorium Pall. (Anthozoa, Pennatulidae).— In: *Protid. Biological fluids*, Oxford, 1975, p. 65—69.
1603. *Francis S., Margulis L., Barghoorn E. S.* On the experimental silification of microorganisms. II. On the time of appearance of eukaryotic organisms in the fossil record.— *Precambrian Res.*, 1978, v. 6, N 1, p. 65—100.
1604. *Franz V.* Ontogenie und Phylogenie.— *Abh. Theorie organisch. Entwickl.*, 1927, N. F., N 3.
1605. *Franzen J. L.* Messel: Leben aus längst vergangenen Zeiten.— *Natur und Mus.*, 1975, Bd. 105, N 5, S. 137—146.
1606. *Frey R. W.* Environmental significance of recent marine lebensspuren near Beaufort, North Carolina.— *J. Paleontol.*, 1970, v. 44, N 3, p. 507—519.
1607. *Frey R. W.* Ichnology — the study of fossil and recent lebensspuren.— In: *Trace fossils, a field guide to selected localities in Pennsylvania, Permian, Cretaceous and Tertiary rocks of Texas, and related papers/Louisiana State Univ. School Geosci., Miscel. Publ.*, 1971, N 71—1, p. 91—125.
1608. *Frey R. W.* Concepts in the study of biogenic sedimentary structures.— *J. Sediment. Petrol.*, 1973, v. 43, N 1, p. 6—19.
1609. *Frey R. W.* The realm of ichnology, its strengths and limitations.— In: *Study trace fossils/Ed. R. W. Frey*. Berlin e. o., Springer, 1975, p. 13—38.
1610. *Fuchs T.* Studien über Fucoiden und Hieroglyphen.— *Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl.*, 1895, Bd. 62, S. 369—448.
1611. *Furon R.* Géographie et biogéographie les fondements de la biogéographie moderne.— *Bol. Soc. géogr. Lisboa*, 1953, v. A71, N 10—12, p. 347—367.
1612. *Fürsich F. T.* On Diplocraterion Torell 1870 and the significance of morphological features in vertical, spreitenbearing, U-shaped trace fossils.— *J. Paleontol.*, 1974, v. 48, N 5, p. 952—962.
1613. *Fürsich F. T.* Ichnogenus Rhisocorallium.— *Paläontol. Z.*, 1974, Bd. 48, N 1—2, S. 16—28.
1614. *Fürsich F. T.* Corallian (Upper Jurassic) marine benthic associations from England and Normandy.— *Palaeontology*, 1977, v. 20, N 2, p. 337—385.
1615. *Futterer E.* Untersuchungen zum Einsteuerverhalten der Einzelklappen von Cardium echinatum L. und Cardium edule L. im Strömungskanal.— *Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh.*, 1974, N 8, S. 449—455.
1616. *Gadgil M.* Male dimorphism as a consequence of sexual selection.— *Amer. Natur.*, 1972, v. 106, N 951, p. 574—580.
1617. *Gans C.* Some limitations and approaches to problems in functional anatomy.— *Folia biotheoretica*, 1966, v. 6, p. 41—50.
1618. *Gans C.* Biomechanics: an approach to vertebrate biology. Ann Arbor, Univ. Michigan Press, 1974.
1619. *Gans C., Northcutt R. G.* Neural crest and the origin of vertebrates: a new head.— *Science*, 1983, v. 220, N 4594, p. 268—274.

1620. *Gans C., Parsons T. S.* On the origin of the jumping mechanism in frogs.— *Evolution*, 1966, v. 20, p. 92—99.
1621. *Gardner M.* Fantastic patterns traced by programmed «worms».— *Sci. Amer.*, 1973, v. 229, N 5, p. 116—123.
1622. *Garrone R., Huc A., Junqua S.* Fine structure and physicochemical studies on the collagen of the marine sponge *Chondrosia reniformis* Nardo.— *J. Ultrastruct. Res.*, 1975, v. 52, N 2, p. 261—275.
1623. *Garstang W.* Theory of recapitulation. A critical restatement of the biogenetical law.— *J. Linn. Soc. London*, 1922, v. 35, p. 81—103.
1624. *Garstang W.* The origin and evolution of larval forms.— *Rep. Brit. Assoc.*, 1928, v. 77, p. 1—98.
1625. *Gartner S., Gentile R.* Problematic Pennsylvanian coccoliths from Missouri.— *Micropaleontology*, 1972, v. 18, N 4, p. 401—404.
1626. *Garutt V. E.* Versuch der graphischen Rekonstruktion des Lebensbildes der Elefanten der Entwicklungslinie Archidiskodon-Mammuthus.— *Quartärpaläontologie*, 1981, Bd. 4, S. 19—25.
1627. *Gaussen H.* L'évolution pseudocyclique.— *Colloq. int. CNRS. Année biol.*, 1952, t. 28, N 1—2, p. 207—225.
1628. *Gebelein C. D.* Distribution, morphology and accretion rate of recent subtidal algal stromatolites in Bermuda.— *J. Sediment. Petrol.*, 1969, v. 39, N 1, p. 49—69.
1629. *Gebhardt W.* Ueber funktionell wichtige Anordnungsweisen der gröberen und feineren Bauelemente des Wirbeltiere knochens. 1. Allgemeiner Teil.— *Arch. Entwickl. mech.*, 1901, Bd. 11, S. 383—498; Bd. 12, S. 1—52, 123—167.
1630. *Gegenbaur C.* Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Leipzig, Engelmann, 1898, Bd. 1.
1631. *Genomic versus morphologic rates of evolution: influence of morphologic complexity*/T. J. M. Schopf, D. M. Raup, S. J. Gould et al.— *Paleobiology*, 1975, v. 1, N 1, p. 63—70.
1632. *George T. N.* Biospecies, chronospecies and morphospecies.— In: *The species concept in paleontology*. Systematics Assoc. Publ. 2. London, 1956, p. 123—137.
1633. *Germs G. J. B.* Possible sprigginiid worm and a new trace fossil from the Nama Group, South West Africa.— *Geology*, 1973, v. 1, N 10, p. 69—71.
1634. *Ginsburg L., Telles Antunes M.* *Amphicyon giganteus* carnassier géant du miocène.— *Ann. Paléontol. (Vertebr.)*, 1968, t. 54, N 1, p. 1—33.
1635. *Glaessner M. F.* Principles of micropaleontology. New York, J. Wiley and Sons, 1948.
1636. *Glaessner M. F.* Trace fossils from Precambrian and basal Cambrian.— *Lethaia*, 1969, v. 2, N 4, p. 369—393.
1637. *Glaessner M. F.* Precambrian palaeozoology.— In: *Stratigraphic problems of the Late Precambrian and Early Cambrian*. Univ. Adelaide Spec. Paper, 1972, N 1, p. 43—52.
1638. *Glaessner M. F.* Precambrian.— In: *Treatise on invertebrate paleontology*. Part A. Introduction. Fossilization (taphonomy), biogeography and biostratigraphy. 1979, p. 79—118.
1639. *Glaessner M. F., Wade M.* The Late Precambrian fossils from Ediacara, South Australia.— *Palaeontology*, 1966, v. 9, N 4, p. 599—628.
1640. *Glimcher M. J.* Specificity of the molecular structure of ormatrices in mineralisation.— In: *Calcification in biological systems*. Washington, 1960, p. 421—487.
1641. *Glimcher M. J.* On the form and function of bone: from molecules to organs.— In: *The chemistry and biology of mineralized connective tissues*. Amsterdam, Elsevier, 1981, p. 617—673.
1642. *Godard H.* L'os de croissance épiphysaire et les mucopolysaccharides de l'os.— *Arch. Anat. Micr. Morph. Exp.*, 1951, t. 40, p. 223—245.
1643. *Godard H.* Ostéogenèse de croissance épiphysaire, les mucopolysaccharides de l'os et du cartilage. These de sciences naturelles, Paris, 1951.
1644. *Godard H.* L'estéogenese de croissance épiphysaire et les mucopolysaccharides de l'os.— *Press Med.*, 1952, v. 60, p. 414—416.
1645. *Goldfuss F.* Die Umgebung von Muggendorf. Erlangen, 1810.

1646. *Goldring R.* Trace fossils and the sedimentary surface in shallow-water marine sediments.—In: Deltaic and shallow marine deposits/Ed. L. M. J. U. van Straaten. Development in sedimentology, v. 1, Amsterdam, Elsevier, 1964, p. 136—143.
1647. *Goldring R.* Criteria for recognising Precambrian fossils.—*Nature*, 1969, v. 223, N 5210, p. 1076.
1648. *Goldring R., Kazmierczak J.* Ecological succession in intraformational hardground formation.—*Palaeontology*, 1974, v. 17, N 4, p. 949—962.
1649. *Goldschmidt R.* Physiological genetics. New York—London, McGraw-Hill, 1938.
1650. *Goldschmidt R.* The material basis of evolution. New Haven, Yale Univ. Press, 1940.
1651. *Goldschmidt R.* Theoretical genetics. Los Angeles, Univ. Calif. Press, 1955.
1652. *Gombos A. W.* Archaeomonads as Eocene and Oligocene guide fossils in marine sediments.—*Init. Repts. Deep Sea Drill. Proj.*, 1977, v. 36, p. 689—695.
1653. *Gombos A. W.* Three new and unusual genera of ebridians from the south-west Atlantic ocean.—*J. Paleontol.*, 1982, v. 56, N 2, pt. 1, p. 444—448.
1654. *Good Ch. W.* Pennsylvanian-age calamitean cones, elaterbearing spores, and associated vegetative organs.—*Palaeontographica*, 1975, Bd. B153, N 1—3, S. 28—99.
1655. *Goodman D.* The theory of diversity-stability relationships in ecology.—*Quart. Rev. Biol.*, 1975, v. 50, N 3, p. 237—266.
1656. *Goodrich E. S.* On the scales of fish, living and extinct, and their importance in classification.—*Proc. Zool. Soc. London*, 1907, p. 751—774.
1657. *Goreau T. F.* The physiology of skeleton formation in corals.—*Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole*, 1959, v. 116, N 1, p. 59—75.
1658. *Goreau T. F.* Problems of growth and calcium deposition in reef corals.—*Endeavour*, 1961, v. 20, N 77, p. 32—39.
1659. *Gorelova S. G.* The flora and stratigraphy of the coalbearing Carboniferous of Middle Siberia.—*Palaeontographica*, 1978, Bd. B165, N 1—3, S. 53—77.
1660. *Goujet D., Blicek A.* La faune de vertébrés de l'horizon «Vogti» (Groupe de Red Bay, Spitsbergen). Comparaison avec les autres faunes ichthyologiques du Dévonien inférieur européen.—*C. r. Acad. Sci.*, 1977, t. 284, N 16, p. 1513—1515.
1661. *Gould S. J.* Ontogeny and phylogeny. Cambridge—London, Belknap Press, 1977.
1662. *Gould S. J.* Is a new and general theory of evolution emerging?—*Paleobiology*, 1980, v. 6, N 2, p. 119—130.
1663. *Gould S. J.* The evolutionary biology of constraint.—*Daedalus*, 1980, v. 109, p. 39—52.
1664. *Gould S. J.* Change in developmental timing as a mechanism of macroevolution.—*Life Sci. Res. Rept.*, 1982, N 22, p. 333—346.
1665. *Gould S. J.* The Ediacaran experiment.—*Natur. Hist.*, 1984, N 2, p. 14—23.
1666. *Gould S. J., Eldredge N.* Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered.—*Paleobiology*, 1977, v. 3, N 2, p. 115—151.
1667. *Grandjean J., Gregoire C., Lutts A.* On the mineral components and organic structures in shell of fossil molluscs.—*Bull. Cl. Sci. Acad. roy. Belg.*, 1964, t. 50, p. 562—595.
1668. *Gregoire C.* Sur la structure des matrices organiques des coquilles de Mollusques.—*Biol. Rev.*, 1967, v. 42, p. 1—6.
1669. *Gregoire C.* Experimental alteration of the Nautilus shell by factors involved in diagenesis and in metamorphism. Part 3. Thermal and hydrothermal changes in the organic and mineral components of the mural mother-of-pearl.—*Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belge, Biol.*, 1972, t. 48, N 6, p. 1—85.
1670. *Gregory W. K.* Evolution emerging. A survey of changing patterns from primeval life to man. New York, Macmillan, 1952, v. 1.

1671. *Gressey R., Patterson C.* Fossil parasitic copepods from a Lower Cretaceous fish.— *Science*, 1973, v. 180, N 4092, p. 1283—1285.
1672. *Gressly A.* Observations géologiques sur le Jura Soleurois.— *Nouv. Mém. Soc. Helvet. des Sci. nat.*, 1838, t. 2.
1673. *Griffiths I.* Skeletal lamellae as an index of age in heterothermous tetrapods.— *Ann. Mag. Natur. Hist.*, 1961, Ser. 13, v. 4, N 44, p. 449—465.
1674. *Griffiths J.* The phylogeny of Salientia.— *Biol. Rev.*, 1963, v. 38, p. 241—292.
1675. *Gripp K.* Ueber Verletzungen an Seeigeln aus der Kreide Norddeutschlands.— *Paläontol. Z.*, 1929, Bd. 11, N 3, S. 238—245.
1676. *Gross W.* Die Typen des mikroskopischen Knochenbaues bei fossilen Stegocephalen und Reptilien.— *Z. Anat. Entwicklungsgesch.*, 1934, Bd. 103, S. 731—764.
1677. *Gross W.* Histologische Studien am Aussenskelett fossiler Agnathen und Fische.— *Palaeontographica*, 1935, Bd. A83, N 1, S. 1—60.
1678. *Gross W.* Beiträge zur Osteologie baltischer und rheinischer Devon-Crossopterygier.— *Paläontol. Z.*, 1936, Bd. 18, N 1, S. 129—155.
1679. *Gross W.* Ueber die Crossopterygier und Dipnoer aus dem baltischen Oberdevon im Zusammenhang einer vergleichenden Untersuchung des Porenkanalsystems Paläozoischen Agnathen und Fische.— *K. Svenska Vetensk. Akad. Handl.*, 1956, Bd. 5, N 6.
1680. *Grüneberg H.* Vererbungswissenschaftliche Studien über einige Murchisonien des oberen Mitteldevons.— *Z. Deutsch. Geol. Ges.*, 1927, Bd. 79, S. 385—404.
1681. *Gümbel C. W.* Vorläufige Mittheilungen über Tiefseeschlamm.— *Neues Jahrb. Miner., Geol. und Paläontol.*, 1870, S. 751—767.
1682. *Günther K.* Natürliches oder phylogenetische System.— *Erlang Forsch.*, 1971, Bd. B4, S. 29—41.
1683. *Gurwitsch A.* Ueber Determination, Normierung und Zufall in der Ontogenese.— *Roux Arch.*, 1910, Bd. 30, S. 133—193.
1684. *Gurwitsch A.* Die Vererbung als Verwirklichungsvorgang.— *Biol. Zbl.*, 1912, Bd. 32, S. 458—486.
1685. *Gutmann W. F.* Phylogenetic reconstruction: theory, methodology and application to chordate evolution.— In: *Major patterns in vertebrate evolution*/Ed. M. K. Hecht, P. C. Goody, B. M. Hecht. New York — London, Plenum Press, 1976, p. 645—669.
1686. *Haas O.* Intraspecific variation and ontogeny of *Prionotropis woolgari* and *Prionocyclus wyomingensis*.— *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, 1946, v. 86, N 4, p. 141—224.
1687. *Haeckel E.* Generelle Morphologie der Organismen. Berlin, G. Reimer, 1866. Bd. 1, 2.
1688. *Haeckel E.* Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere.— *Jenaische Z. Naturwiss.*, 1875, Bd. 9, S. 402—508.
1689. *Haeckel E.* Fünfzig Jahre Stammgeschichte. Historischkritische Studien über die Resultate der Phylogenie.— *Jenaische Z. Naturwiss.*, 1916, Bd. 54, S. 1—68.
1690. *Haines R. W.* Epiphysial growth in the branchial skeleton of fishes.— *Quart. J. Microscop. Sci.*, 1934, v. 77, N 1, p. 77—97.
1691. *Haines R. W.* The evolution of epiphyses and enchondral bone.— *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.*, 1942, v. 17, p. 267—292.
1692. *Haldane J. B. S.* The time of action of genes and its bearing on some evolutionary problems.— *Amer. Natur.*, 1932, v. 66, p. 5—24.
1693. *Haldane J. B. S.* The biometrical analysis of fossil populations.— *J. Paleontol. Soc. India*, 1956, v. 1, p. 54—56.
1694. *Hallam A.* Changing patterns of provinciality and diversity of fossil animals in relation to plate tectonics.— *J. Biogeogr.*, 1974, v. 1, N 2, p. 213—225.
1695. *Hallam A.* Preservation of trace fossils.— In: *The study of trace fossils*/Ed. R. W. Frey. New York, Springer Verlag, 1975, p. 55—63.
1696. *Hallam A.* Plate tectonics, biogeography and evolution.— *Nature*, 1981, v. 293, N 5827, p. 31—32.

1697. *Hallam A., Price N. B.* Further notes on the strontium contents of unaltered fossil cephalopod shell.—*Geol. Mag.*, 1968, v. 105, N 1, p. 52—55.
1698. *Hamada T.* On the taxonomic position of *Favosites hindensis* and its Devonian age.—*Jap. J. Geol. and Geogr.*, 1959, v. 30, p. 201—213.
1699. *Han J., Calvin M.* Hydrocarbon distribution of algae and bacteria and microbiological activity in sediments.—*Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1969, v. 64, N 2, p. 436—443.
1700. *Handbook of teratology*/Ed. S. Wilson, C. Feaser. New York—London, Plenum Press, 1977, v. 1—4.
1701. *Hanks R. W.* Benthic community formation in a «new» marine environment.—*Chesapeake Sci.*, 1968, v. 9, N 3, p. 163—172.
1702. *Häntzschel W.* Star-like trace-fossils.—In: *Trace fossils*/Ed. T. P. Crimes, J. C. Harper. *Geol. J., Spec. issue 3.* Liverpool, Seel House Press, 1970, p. 201—214.
1703. *Häntzschel W.* Trace fossils and problematica.—In: *Treatise on invertebrate paleontology*. Pt. W. *Miscellanea. Suppl. 1*, 1975.
1704. *Harper Ch. W.* Phylogenetic inference in paleontology.—*J. Paleontol.*, 1976, v. 50, N 1, p. 180—193.
1705. *Harris T. M.* The Rhaetic flora of Scoresby Sound, East Greenland.—*Medd. om Grønland*, 1926, v. 68, N 2, p. 45—147.
1706. *Harris T. M.* The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt. 2.—*Medd. om Grønland*, 1932, v. 85, N 3, p. 1—112.
1707. *Harris T. M.* The fructification of *Czekanowskia*.—*Philos. Trans. Roy. Soc. London*, 1951, v. 225, N 625, p. 483—508.
1708. *Harris T. M.* The seed of *Caytonia*.—*Palaeobotanist*, 1958 (1960), v. 7, N 2, p. 93—106.
1709. *Harris T. M., Millington W., Miller J.* The Yorkshire Jurassic flora. IV. *Ginkgoales, Czekanowskiales*. London, *Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, 1974, Publ. N 724.
1710. *Hattin D.* Petrology and origin of fecal pellets in Upper Cretaceous strata of Kansas and Saskatchewan.—*J. Sediment. Petrol.*, 1975, v. 45, N 3, p. 686—696.
1711. *Haugh B. N.* Biodynamic and phyletic paradigms for sensory organs in camerate crinoids.—*Lethaia*, 1978, v. 11, N 2, p. 145—173.
1712. *Havlena V.* Die zeitgleichen Floren des europäischen Oberkarbons und die mesophile Flora des Ostrau-Karwiner Steinkohlenreviers.—*Rev. Palaeobot. and Palynol.*, 1971, v. 12, N 4, p. 245—270.
1713. *Hayami I.* Possibility of the «palaeogenetics».—*J. Geol. Soc. Japan*, 1972, v. 78, N 9, p. 495—506.
1714. *Hayami I.* Discontinuous variation in an evolutionary species, *Cryptopecten vesiculosus*, from Japan.—*J. Paleontol.*, 1973, v. 47, N 3, p. 401—420.
1715. *Hayden B. P., Dolan R.* Coastal marine fauna and marine climates of the Americas.—*J. Biogeogr.*, 1976, v. 3, N 1, p. 71—81.
1716. *Haymon R. M., Koski R. A., Sinclair C.* Fossils of hydrothermal vent worms from Cretaceous sulfide ores of the Samail ophiolite, Oman.—*Science*, 1984, v. 223, N 4643, p. 1407—1409.
1717. *Hecht A. D., Bé A. W. H., Lott L.* Ecologic and paleoclimatic implications of morphologic variation of *Orbulina universa* in the Indian Ocean.—*Science*, 1976, v. 194, N 4263, p. 422—424.
1718. *Hecht F.* Der Verbleib der organischen Substanz der Tiere bei meeri-scher Einbettung.—*Senckenbergiana*, 1933, Bd. 15, S. 165—249.
1719. *Hecht M. K.* Morphological transformation, the fossil record and the mechanisms of evolution: A debate. Pt. 1. The statement and the critique.—*Evol. Biol.*, 1974, v. 7, p. 215—303.
1720. *Hecht M. K.* Phylogenetic inference and methodology as applied to vertebrate records.—In: *Evolutionary Biology*. New York, Plenum Press, 1976, v. 9, p. 335—363.
1721. *Hedberg H. D.* Significance of high-wax oils with respect to genesis of petroleum.—*Amer. Assoc. Petrol. Geol. Bull.*, 1968, v. 52, N 5, p. 736—750.

1722. *Helmdach F.-F.* Ontogenie und Ornamentierung einiger oberjurassischer Arten von *Bisulcocypis* (Ostracoda).—Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abh., 1972, Bd. 141, N 3, S. 286—300.
1723. *Henderson R. A., Heron M. L.* A probabilistic method of paleobiogeographic analysis.—*Lethaia*, 1977, v. 11, N 1, p. 1—15.
1724. *Hennig W.* Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematic. Berlin, Deutsch. Zentralverlag, 1950.
1725. *Hennig W.* Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten.—Beitr. Entomol., Sonderheft, 1953, Bd. 3.
1726. *Hennig W.* Phylogenetic systematics.—*Annual Rev. Entomol.*, 1965, v. 10, p. 97—116.
1727. *Hennig W.* Phylogenetic systematics. Urbana, Univ. Illinois Press, 1966.
1728. *Hennig W.* Die Stammgeschichte der Insekten. Frankfurt am Main, Senckenberg Naturf. Ges., Bd. 49, 1969.
1729. *Hennig W.* Insect phylogeny. New York, John Wiley and sons, 1981.
1730. *Hennig W.* Phylogenetische Systematic. Berlin—Hamburg, Parey Co., 1982.
1731. *L'Héritier Ph., Neefs Y., Teissier G.* Aptérisme des insectes et sélection naturelle.—*C. r. Acad. Sci.*, 1936, t. 204, p. 907—909.
1732. *Hertwig O.* Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier.—*Jenaische Z. Naturwiss.*, 1874, Bd. 8, S. 331—404.
1733. *Hertwig O.* Über die Stellung der vergleichenden Anatomie zur Systematik und Deszendenztheorie.—In: *Handb. der Vergleichend. u. experimentellen Entwicklungslehre der Wirbelthiere*. Jena, Fischer, 1906, Bd. 3, S. 149—180.
1734. *Hesse R.* Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena, Fischer, 1924.
1735. *Heyler D.* Révue des Branchiosaurus de la région d'Autun.—*Ann. paléontol.*, 1957, t. 43, p. 47—67.
1736. *Hickey L. J., Doyle J. A.* Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution.—*Bot. Rev.*, 1977, v. 43, N 1, p. 3—104.
1737. *Hill A., Walker A.* Procedures in vertebrate taphonomy: notes on an Uganda Miocene fossil locality.—*J. Geol. Soc.*, 1972, v. 128, N 4, p. 395—406.
1738. *Hill D.* British terminology for Rugose corals.—*Geol. Mag.*, 1935, N 72, p. 481—519.
1739. *Hillenius D.* Periphery and archaic forms.—*Beaufortia*, 1964, v. 11, N 138, p. 78—83.
1740. *Hirsch K. F.* The oldest vertebrate egg?—*J. Paleontol.*, 1979, v. 53, N 5, p. 1068—1084.
1741. *Ho M.-W., Saunders P. T.* Beyond neo-Darwinism — an epigenetic approach to evolution.—*J. Theor. Biol.*, 1979, v. 78, p. 573—591.
1742. *Hoefs J.* Die Isotopenzusammensetzung von rezenten und fossilen Eierschalen unter besonderer Berücksichtigung von Dinosauriereierschalen.—*Z. f. J. Mitt.*, 1979, N 26, S. 105—106.
1743. *Hoffman A.* Mortality patterns in some bivalves from the Badenian (Miocene) Korytnica Clays, Poland.—*Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh.*, 1976, N 6, S. 337—349.
1744. *Hoffman A.* Mortality patterns of some gastropods from the Badenian (Miocene) Korytnica Clays, Poland.—*Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abh.*, 1976, Bd. 152, N 3, S. 293—306.
1745. *Hoffman A.* Paleobiology at the crossroads: a critique of some modern paleobiological research programs.—In *Dimensions of Darwinism*/Ed. M. Grene. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1983, p. 241—271.
1746. *Hofmann E.* Paläohistologie der Pflanze. Grundzüge einer Gewebelehre über fossile Pflanzen. Wien, J. Springer, 1934.
1747. *Hofmann H. J.* Precambrian fossils, pseudofossils and problematica in Canada.—*Geol. Surv. Canada Bull.*, 1971, N 189.
1748. *Hofmann H. J.* Precambrian remains of Canada: fossils, dubiofossils and pseudofossils.—*Int. Geol. Congr.*, 24th Session, Montreal, Proceedings, Sect. 1, 1972, p. 20—30.
1749. *Hohenegger J., Piller W.* Wandstrukturen und Grossgliederung der

Foraminiferen.—Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl., 1976, Abt. 1, Bd. 184, N 1—5, S. 67—96.

1750. Hölder H. Über Anomalien an jurassischen Ammoniten.—Paläontol. Z., 1956, Bd. 30, N 1—2, S. 95—107.

1751. Hölder H. Zwei ungewöhnliche Erscheinungsformen anomaler Jura-Ammoniten der forma aegra verticata.—Paläontol. Z., 1977, Bd. 51, N 3—4, S. 254—257.

1752. Holland C. H. Some conspicuous participants in Palaeozoic symbiosis.—Sci. Proc. Roy. Dublin Soc., 1971, v. A4, N 2, p. 15—26.

1753. Hollister C. D., Heezen B. C., Nafe K. E. Animal traces on the deep-sea floor.—In: The Study of trace fossils. Berlin et al., 1975, p. 493—510.

1754. Holmgren N. Studies on the head in fishes. Embryological, morphological and phylogenetical researches. 1. Development of the skull in sharks and rays.—Acta Zool., 1940, v. 21, p. 51—267.

1755. Horner J. R., Makela R. Nest of juveniles provides evidence of family structure among dinosaurs.—Nature, 1979, v. 282, N 5736, p. 296—298.

1756. Howard J. D., Elders C. A. Burrowing patterns of haustoriid amphipods from Sapelo Island, Georgia.—In: Trace fossils/Ed. T. P. Crimes, J. C. Harper. Geol. J., Spec. issue 3. Liverpool, Seel House Press, 1970, p. 243—262.

1757. Hsü K. J. When the Mediterranean dried up.—Sci. Amer., 1972, v. 227, N 6, p. 23—32.

1758. Hu Chung-hung. Ontogenies of four species of silicified trilobites from Middle Ordovician, Virginia.—Proc. Geol. Soc. China, 1975, N 18, p. 115—127.

1759. Hu Chung-hung. Ontogenies of two species of silicified trilobites from Middle Ordovician, Virginia.—Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Japan, 1975, N 97, p. 32—47.

1760. Hueber F. M., Banks H. P. Psilophyton princeps: the search for organic connection.—Taxon, 1967, v. 16, N 2, p. 81—85.

1761. Hughes N. F. The need for agreed standards of recording in palaeopalynology and palaeobotany.—Paläontol. Abh., 1970, Abt. B, Bd. 3, N 3—4, S. 357—364.

1762. Hughes N. F. Palaeobiology of angiosperm origins. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1976.

1763. Hughes N. F. Palaeosuccession of earliest angiosperm evolution.—Bot. Rev., 1977, v. 43, N 1, p. 105—127.

1764. Hughes N. F., Moody-Stuart J. C. Proposed methods of recording pre-Quaternary palynological data.—Rev. Palaeobot. and Palynol., 1967, v. 3, N 1—4, p. 347—358.

1765. Hughes W. W. Growth increment consistency within single bivalve mollusc shells.—J. Paleontol., 1979, v. 53, N 3, p. 736—738.

1766. Hurka H. Environmental control of the morphology of the reef alga *Turbinaria ornata* (Turn.) J. Ag. (Sargassaceae) studied by means of statistical population analysis.—Österr. bot. Z., 1972, Bd. 120, N 4, S. 369—389.

1767. Hurst C. H. The recapitulation theory.—Natur. Sci., 1983, v. 2, p. 195—200, 364—369.

1768. Hurst J. M. Selective epizoan encrustation of some Silurian brachiopods from Gotland.—Palaeontology, 1974, v. 17, N 2, p. 423—429.

1769. Huxley J. Evolution. The modern synthesis. New York—London, Harper, 1942.

1770. Huxley J. The evolutionary process.—In: Evolution as a process/Ed. J. Huxley, A. C. Hardy, E. B. Ford. London, Allen and Unwin, 1954, p. 1—23.

1771. Huxley J. The three types of evolutionary process.—Nature, 1957, v. 180, N 4584, p. 454—455.

1772. Huxley J. Evolutionary process and taxonomy with special reference to grades.—In: Systematics today/Ed. O. J. Hedberg. Uppsala—Wiesbaden, Uppsala Univ. årsskrift, 1958, p. 21—39.

1773. Huxley J. Evolution. The modern synthesis. London, Allen and Unwin, 1963.

1774. Hyatt A. On the parallelism between the different stages of life in the individual and those in the entire group of the molluscs order Tetrabranchiata.—Mem. Boston Soc. Natur. Hist., 1866—1869, v. 1, p. 193—209.

1775. Hyatt A. Genesis of the Arietidae.—Smiths. Contrib. knowl., 1889, v. 26, N 673, p. 1—238.
1776. Hyatt A. The phylogeny of an acquired characteristic.—Proc. Amer. Phil. Soc., 1894, v. 32, N 143, p. 349—647.
1777. Hydrocarbon of biological origin from a one-billion-year-old sediments/G. Eglinton, P. M. Scott, T. Belsky et al.—Science, 1964, v. 145, N 3629, p. 263—264.
1778. Imbrie J. Biometrical methods in the study of invertebrate fossils.—Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1956, v. 108, N 2, p. 213—252.
1779. Imbrie J. The species problem with fossil animals.—In: The species problem/Ed. E. Mayr. Washington, 1957, p. 125—153.
1780. Isenberg H., Moss M. L., Lavine L. An introduction to the comparative morphology of mineralized tissues.—In: Adv. clin. Orthop., 1968.
1781. Iwata K. Mineralization and architecture of the larval shell of *Haliotis discus hannai* Ino, Archaeogastropoda.—J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., 1980, ser. 4, v. 19, N 3, p. 305—319.
1782. Iwata K. Ultrastructure and mineralization of the shell of *Lingula unguis Linne* (inarticulate brachiopod).—J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., 1981, ser. 4, v. 20, N 1, p. 35—65.
1783. Jaanusson V. Morphological discontinuities in the evolution of graptolite colonies.—In: Animal Colonies/Ed. R. S. Boardman, A. H. Chutham, W. A. Oliver. Stroudsburg, Dowden, Hutchinson and Ross, 1973, p. 515—521.
1784. Jaekel O. Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung.—Verh. intern. Zoolog. Kongr. Berlin, 1900—1902, S. 1058—1117.
1785. Jägersten G. Evolution of the metazoan life cycle. London, Academic Press, 1972.
1786. Jakobi A. Tiergeographie. Berlin — Leipzig, 1919.
1787. Jakowlew N. Über den Parasitismus der Würmer Myzostomidae auf den paläozoischen Crinoiden.—Zool. Anz., 1922, Bd. 54, N 11—13, S. 287—291.
1788. James J. E. Studies in problematic organisms — the genus *Skolithos*.—Geol. Soc. Amer. Bull., 1892, v. 3, p. 32—44.
1789. Janvier P. Environmental framework of the diversification of the Osteostraci during the Silurian and Devonian.—Philos. Trans. Roy. Soc. London, 1985, v. B309, N 1138, p. 259—272.
1790. Jardine N. The concept of homology in biology.—Brit. J. Philos. Sci., 1967, v. 18, p. 125—139.
1791. Jardine N. The observational and theoretical components of homology: a study based on the morphology of the dermal skull-roofs of rhipidistian fishes.—Biol. J. Linn. Soc., 1970, v. 1, p. 327—361.
1792. Jarvik E. On the structure of the snout of crossopterygians and lower gnathostomes in general.—Zool. Bidr., 1942, v. 21, p. 235—675.
1793. Jarvik E. Middle Devonian vertebrates from Canning Land and Wegener Halvö (East Greenland). Pt. 2. Crossopterygii.—Medd. om Grønland, 1950, v. 96, N 1.
1794. Jarvik E. Dermal fin-rays and Holmgren's principle of delimitation.—K. Svenska Vetensk. Akad. Handl., 1959, v. 4, N 6, p. 1—51.
1795. Jarvik E. Théories de l'évolution des vertébrés. Reconsidérées à la lumière des récentes découvertes sur les vertébrés inférieurs. Paris, Masson, 1960.
1796. Jarvik E. On the saccus endolymphaticus and adjacent structures in osteolepiforms, anurans and urodeles.—Colloq. int. CNRS, 1975, N 218, p. 191—211.
1797. Jarvik E. Basic structure and evolution of vertebrates. London — New York, Acad. Press, 1980, v. 1, 2.
1798. Jekhowsky B. Diagrammes de dispersion et courbes de densité en biometrie.—Rev. Inst. franc. pétrol., 1964, t. 19, N 7—8, p. 841—844.
1799. Jell J. S. The microstructure of some scleractinian corals.—In: Proc. 2 Internat. Coral Reef Symp., Great Barrier Reef Committee, Brisbane, 1974, v. 2, p. 301—320.
1800. Jell P. A. Trilobite respiration and genal caeca.—Acheringa, 1978, v. 2, N 3—4, p. 251—260.

1801. *Jenkins F. A.* The functional anatomy and evolution of the mammalian humero-ulnar articulation.—*Amer. J. Anat.*, 1973, v. 137, N 3, p. 281—298.
1802. *Johnson R. G.* The community approach to paleoecology.—In: *Approaches to paleoecology*/Ed. J. Imbrie, N. D. Newell. New York — London — Sydney, J. Wiley and sons, 1964, p. 107—134.
1803. *Johnson R. G., Richardson E. S.* The Essex Fauna and Medusae.—*Fieldiana. Geol.*, 1968, v. 12, p. 109—115.
1804. *Johnston P. A.* Growth rings in dinosaur teeth.—*Nature*, 1979, v. 278, N 5705, p. 635—636.
1805. *Jones J. D., Vallentyne J. R.* Biogeochemistry of organic matter. I. Polypeptides and aminoacids in fossils and sediments in relation to geothermometry.—*Geochim. et cosmochim. acta*, 1960, v. 21, N 1—2, p. 1—34.
1806. *Joysey K. A.* The nomenclature and comparison of fossil communities.—In: *The species concept in paleontology*. Systematics Assoc. Publ. 2. London, 1956, p. 83—94.
1807. *Jull R. K.* Septal development during hystero-ontogeny in the Ordovician tabulate corals *Foerstephyllum*.—*J. Paleontol.*, 1976, v. 50, N 3, p. 380—391.
1808. *Jumars P. A., Hessler R. R.* Hadal community structure: implications from the Aleutian Trench.—*J. Mar. Res.*, 1976, v. 34, N 4, p. 547—560.
1809. *Jurgens J. D.* The morphology of the nasal region of amphibia and its bearing on the phylogeny of the group.—*Ann. Univ. van Stellenbosch*, 1970, v. 46, N 2.
1810. *Kahler F.* Beitrage zur Kenntniss der Fusuliniden der Ostalpen.—*Palaeontographica*, 1942, Bd. 94, S. 1—29.
1811. *Kaiser H. E.* Das Abnorme in der Evolution.—*Acta biotheoretica*, 1970, Bd. 17, suppl. N 1.
1812. *Kaiser P., Voigt E.* Ueber eine als Gastropodenlaich gedeutete Eiablage in einer Schale von Pseudopecten aus dem Lias von Salzgitter.—*Paläontol. Z.*, 1977, Bd. 51, N 1—2, S. 5—11.
1813. *Kammer T. W.* Paleosalinity, paleotemperature and isotopic fractionation records of Neogene foraminifera from DSDP site 173 and the Centerville Beach Section, California.—*Mar. Micropaleontol.*, 1979, v. 4, N 1, p. 45—60.
1814. *Karatayute-Talimaa V.* *Elegestolepis grossi* gen et sp. nov., ein neuer Typ der Placoidschuppe aus dem oberen Silur der Tuwa.—*Palaeontographica*, 1973, Bd. A143, N 1, S. 35—50.
1815. *Karling T. G.* Some evolutionary trends in turbellarian morphology.—In: *The lower Metazoa*/Ed. E. C. Dougherty. Berkeley, Los Angeles, 1963, p. 225.
1816. *Katz S. G., Sprinkle J.* Fossilized eggs in a Pennsylvanian blastoid.—*Science*, 1976, v. 192, N 4244, p. 1137—1139.
1817. *Kauffman E. G.* Ptychodus predation upon a Cretaceous *Inoceramus*.—*Palaeontology*, 1972, v. 15, N 3, p. 439—444.
1818. *Kauffman E. G.* Cretaceous Bivalvia.—*Atlas of paleobiogeography*/Ed. A. Hallam. Amsterdam — London — New York, Elsevier, 1973, p. 353—383.
1819. *Kauffman E. G., Steidtmann Y. R.* Are they fossils?—In: *Geol. Soc. Amer. Annual Meeting. Abstr. with program*, 1976, p. 63.
1820. *Kazmierczak J.* *Tolypammina vagans* (Foraminiferida) as inhabitant of the Oxfordian siliceous sponges.—*Acta palaeontol. pol.*, 1973, v. 18, N 1, p. 95—115.
1821. *Keeley H. C. M.* The cost-effectiveness of certain methods of recovering macroscopic organic remains from archaeological deposits.—*J. Archaeol. Sci.*, 1978, v. 5, N 2, p. 179—183.
1822. *Keibel F.* Das biogenetische Grundgesetz und die Caenogenese.—*Ergebn. Anat. und Entwicklungsgesch.*, 1898, Bd. 7, S. 722—792.
1823. *Keller Th.* Magen- und Darminhalte von Ichtyosaurien des suddeutschen Posidonieschiefers.—*Neues Jahrb. Gel. und Paläontol. Monatsh.*, 1976, N 5, p. 226—283.
1824. *Kellog D. E.* The role of phyletic change in the evolution of *Pseudocubus vema* (Radiolaria).—*Paleobiology*, 1975, v. 1, N 4, p. 359—370.
1825. *Kellog D. E.* Phenology of morphological change in radiolarian lineages from deep-sea cores: implications for macroevolution.—*Proc. Third N. Amer. Paleontol. Conv.*, 1982, v. 1, p. 281—284.

1826. *Kemp N. E., Hoyt J. A.* Sequence of ossification in the skeleton of growing and metamorphosing tadpoles of *Rana pipiens*.— *J. Morphol.*, 1969, v. 129, N 4, p. 415—444.
1827. *Kent D. V.* Apparent correlation of paleomagnetic intensity and climatic records in deep-sea sediments.— *Nature*, 1982, v. 299, N 5883, p. 538—539.
1828. *Kermack K. A.* A biometrical study of *Micraster coranguinum* and *M. (Isomicraster) senonensis*.— *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, 1954, v. B237, p. 375—428.
1829. *Kermack K. A.* Species and mutations.— In: *The species concept in paleontology*. Systematics Assoc. Publ. 2. London, 1956, p. 101—103.
1830. *Kerp J. H. F.* Aspects of Permian palaeobotany and palynology. II. On the presence of the ovuliferous organ *Autunia milleryensis* (Renault) Krasser (*Peltaspermeaceae*) in the Lower Permian of the Nahe area (F. R. G.) and its relationship to *Callipteris conferta* (Sternberg) Brongniart.— *Acta Bot. Neerl.*, 1982, v. 31, p. 417—427.
1831. *Kielan-Jaworowska Z.* Possible occurrence of marsupial bones in Cretaceous eutherian mammals.— *Nature*, 1975, v. 255, N 5511, p. 698—699.
1832. *King M.-C., Wilson A. C.* Evolution at two levels in humans and chimpanzees.— *Science*, 1975, v. 188, N 4184, p. 107—116.
1833. *Kiriakoff S. G.* Les fondements philosophiques de la systématique biologique.— In: *La classification dans les sciences*/Ed. J. Duculot, S. A. Gembloux. Belgique, 1963, p. 61—68.
1834. *Kirk N. H.* Thoughts on coloniality in the Graptolithina.— In: *Biology and systematics of colonial organisms*. Proc. Internat. Symp. Durham, 1976. London, 1979, p. 411—432.
1835. *Klaatsch H.* Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartschubstanzgewebe.— *Morphol. Jahrb.*, 1890, Bd. 16, N 1, S. 97—196, 210—258.
1836. *Klaus W.* Zwei Pflanzenreste der alpinen Trias mit ihren Sporen (*Lueckisporites* und *Decussatisporites*).— *Verhandl. Geol. Bundesanst.*, 1966, N 1—2, S. 172—177.
1837. *Knoll A. H., Barghoorn E. S.* Precambrian eucaryotic organisms: a reassessment of the evidence.— *Science*, 1975, v. 190, N 4209, p. 52—54.
1838. *Kobayashi I.* Internal microstructure of the shell of bivalve molluscs.— *Amer. Zool.*, 1969, v. 9, p. 663—672.
1839. *Kojima K. I.* Is there a constant fitness value for a given genotype?— *Evolution*, 1971, v. 25, p. 281—285.
1840. *Kölliker A.* Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbeltiere.— *Ber. königl. zootom. Anstalt Würzburg*, 1847—48 (1849), S. 35—52.
1841. *Kölliker A.* Bericht über einige im Herbst 1852 in Messine angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen.— *Z. wiss. Zool.*, 1853, Bd. 4, S. 359—367.
1842. *Kölliker A.* Über verschiedene Typen in der mikroskopischen Struktur des Skelettes der Knochenfische.— *Verhandl. Phys. med. Ges. Würzburg*, 1859, Bd. 9, S. 257—271.
1843. *Kontrovitz M.* A study of the differential transportation of ostracodes.— *J. Paleontol.*, 1975, v. 49, N 5, p. 937—941.
1844. *Kontrovitz M., Snyder S. W., Brown R. J.* A flume study of the movement of foraminifera tests.— *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1978, v. 23, N 1—2, p. 141—150.
1845. *Kozłowski R.* Early development stages and the mode of life of graptolithes.— *Acta palaeontol. pol.*, 1971, v. 16, N 4, p. 313—343.
1846. *Krassilov V. A.* Phytogeographical classification of Mesozoic floras and their bearing on continental drift.— *Nature*, 1972, v. 237, N 5349, p. 49—50.
1847. *Kreisel K.* Paläopathologische Erscheinungen an Endothyriden, Foraminiferen.— *Wiss. Z. E. M. Arndt-Univ. Greifswald, Math.-naturwiss. Reihe*, 1977, Bd. 26, N 1—2, S. 29—31.
1848. *Krejci-Graf K.* Definition der Begriffe Marken, Spuren, Fährten, Bauten, Hieroglyphen und Fucoiden.— *Senckenbergiana*, 1932, Bd. 14, S. 14—39.

1849. *Krumbiegel G., Walther H.* Fossilien. Sammeln, Präparieren, Bestimmen, Auswerten. Leipzig, VEB Dtsch. Verl. Grundstoffind., 1977.
1850. *Książkiewicz M.* Observations on the ichnofauna of the Polish Carpathians.— In: Trace fossils/Ed. T. P. Crimes, J. C. Harper. Geol. J., Spec. issue 3. Liverpool, Seel House Press, 1970, p. 283—322.
1851. *Książkiewicz M.* Trace fossils in the flysch of the Polish Carpathians.— *Palaeontol. pol.*, 1977, N 36.
1852. *Kukalova-Peck J., Peck S. B.* Adult and immature Calvertiellidae (Insecta: Palaeodictyoptera) from the Upper Paleozoic of New Mexico and Czechoslovakia.— *Psyche*, 1976, v. 83, N 1, p. 79—93.
1853. *Kulicki C.* Remarks on embryogeny and postembryonal development of ammonites.— *Acta palaeontol. pol.*, 1974, v. 19, N 2, p. 201—204.
1854. *Kulicki C.* Ammonite shell: its structure, development and biological significance.— *Palaeontol. pol.*, 1981, N 39, p. 97—142.
1855. *Kullmann J.* Ontogenetic allometries of rugose corals.— *J. Paleontol.*, 1972, v. 46, N 1, p. 75—81.
1856. *Kurtén B.* On the variation and population dynamics of fossil and recent mammal populations.— *Acta Zool. Fennica*, 1953, v. 76, p. 1—122.
1857. *Kurtén B.* Some quantitative approaches to dental microevolution.— *J. Dent. Res.*, 1967, v. 46, p. 817—828.
1858. *Kuenvolden K. A.* Natural evidence for chemical and early biological evolution.— *Orig. Life*, 1974, v. 5, N 1—2, p. 71—86.
1859. *Lacroix P.* L'organisation des os. Paris, Masson, 1949.
1860. *Ladd H. S.* Paleocological evidence.— In: Treatise on marine ecology and paleoecology. V. 2. Paleocology. Geol. Soc. Amer. Mem., 1957, v. 67, p. 31—66.
1861. *Laerm J.* The origin of rhipidistian vertebrae.— *J. Paleontol.*, 1979, v. 53, N 1, p. 175—186.
1862. *Lane N. J.* The anal sac of Aesicrinus, a Pennsylvanian inadunate crinoid.— *J. Paleontol.*, 1975, v. 49, N 4, p. 638—645.
1863. *Lang W. D.* The evolution of ammonites.— *Proc. Geol. Assoc.*, 1919, v. 30, p. 49.
1864. *Langer W.* Neue karbonatische Microproblematika aus dem westdeutschen Devon.— *Neues Jahrb. Geol. und Paläontol., Monatsh.*, 1979, N 12, S. 723—733.
1865. *Larwood G. P.* Colonial integration in Cretaceous cribrimorph Bryozoa.— In: Advances in bryozoology. London et al., 1979, p. 503—520.
1866. *Laubenfels M.* Dinosaur extinctions: one more hypothesis.— *J. Paleontol.*, 1956, v. 30, N 1, p. 207—212.
1867. *Laufeld S.* Melanosclerites.— *Sver. geol. unders.*, 1979, v. C73, N 762, p. 79—80.
1868. *Lawrence D. R.* Taphonomy and information losses in fossil communities.— *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 1968, v. 79, N 10, p. 1315—1330.
1869. *Lebedkin S. I.* The recapitulation problem. Pt. 1.— *Biol. Gen.*, 1937, Bd. 13, p. 391—417.
1870. *Leclercq S., Banks H. P.* Pseudosporochnus nodosus sp. nov., a Middle Devonian plant with cladoxylalean affinities.— *Palaeontographica*, 1962, Bd. B110, N 1—4, S. 1—34.
1871. *Lefèvre R., Vénec-Peyré T.* Mise en évidence au microanalyseur ionique d'une zonation dans la repartition du sodium, magnésium et strontium dans le test d'un foraminifère calcaire perforé.— *C. r. Acad. sci.*, 1977, t. D285, N 1, p. 23—26.
1872. *Lehmann U.* Über Nahrung und Ernährungsweise von Ammonite.— *Paläontol. Z.*, 1975, v. 49, N 3, p. 187—195.
1873. *Lehmann W. N.* Anomalien und Regenerationserscheinungen an Paläozoischen Asterozoen.— *Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abh.*, 1951, Bd. 93, N 4, S. 401—410.
1874. *Lele K. M.* Palaeozoic monosaccate miospores.— In: Aspects and appraisal of Indian palaeobotany/Ed. K. R. Surange, R. N. Lakhanpal, D. C. Bhadraraj. Lucknow, Birbal Sahni Inst. Palaeobotany, 1974, p. 232—252.

1875. *Lepekhina V. G., Yatsenko-Khmelevsky A. A.* Classification and nomenclature of woods of Palaeozoic pycnoxylic plants.—*Taxon*, 1966, v. 15, N 2, p. 66—70.
1876. *Lessertisseur J.* Traces fossiles d'activité animale et leur signification paléobiologique.—*Mém. Soc. géol. France*, 1955, n. s., t. 34, N 74.
1877. *Levinton J. S.* Trophic group and evolution in bivalve molluscs.—*Palaeontology*, 1974, v. 17, N 3, p. 579—585.
1878. *Lewin R.* Evolutionary theory under fire.—*Science*, 1980, v. 210, N 4472, p. 883—887.
1879. *Lewontin R. C.* On the irrelevance of genes.—In: *Towards a theoretical biology*/Ed. C. Waddington. Chicago, Aldine, Co., 1970, p. 67—88.
1880. *Lewschin L.* Über die Entwicklung des Knochengewebes an den Rohrenknochen der Batrachier.—*Centralbl. medicin. Wiss.*, 1872, Bd. 10, S. 275—277. 289—290.
1881. *Liaaen-Jensen S.* Algae carotenoids and chemosystematics.—In: *Marine natural products chemistry*/Ed. D. J. Faulkner, W. H. Fenical. New York — London, 1977, p. 239—259.
1882. *Licari G. R., Cloud P. E.* Reproductive structures and taxonomic affinities of some nanofossils from the Gunflint Iron Formation.—*Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1968, v. 59, N 4, p. 1053—1060.
1883. *Licharev B.* To the classification of the Upper Paleozoic representatives of the sub-family Orthotetinae Waagen.—*Ежегодн. Русск. Палеонтол. об-ва*, 1930, т. 8, с. 117—139.
1884. *Liniger H.* Ueber das Dinosauriersterben in der Provence.—*Leben und Umwelt*, 1961, Bd. 18, N 2, S. 27—33.
1885. *Linnaei C.* *Philosophia botanica*. Stockholmiae, Godofr. Kiesewetter, 1751.
1886. *Linsley R. M., Javidroun M.* Episodic growth in Gastropoda.—*Malacologia*, 1980, v. 20, N 1, p. 153—160.
1887. *Lipps J. H.* What, if anything, micropaleontology?—*Paleobiology*, 1981, v. 7, N 2, p. 167—199.
1888. *Lison L.* Recherches sur la structure et l'histogenese des dents des poissons dipneustes.—*Arch. Biol.*, 1941, t. 52, p. 279—320.
1889. *Logan B. W.* Cryptozoon and associate stromatolites from the recent, Shark Bay, Western Australia.—*J. Geol.*, 1961, v. 69, N 5, p. 517—533.
1890. *Lohmann H.* Die Coccolithophoridae.—*Arch. Protistenk.*, 1902, Bd. 1, S. 89—165.
1891. *Lorebre P.* Orientation of orthocones in the English Lake District based on field observations and experimental work in a flume.—*J. Sediment. Petrol.*, 1977, v. 47, N 1, p. 419—427.
1892. *Lovejoy A. O.* Recent criticism of the Darwinian theory of recapitulation: its grounds and its initiator.—In: *Forerunners of Darwin*. Baltimore, J. Hopkins Univ. Press, 1959, p. 438—458.
1893. *Lovelock J. E.* *Gaia, a new look at life on earth*. Oxford — London, Oxford Univ. Press, 1979.
1894. *Løvtrup L. Ø.* *The phylogeny of Vertebrata*. London e. a., J. Wiley and sons, 1977.
1895. *Løvtrup S.* *Epigenetics*. New York, J. Wiley, 1974.
1896. *Løvtrup S.* On von Baerian and Haeckelian recapitulation.—*Syst. Zool.*, 1978, v. 27, N 3, p. 348—352.
1897. *Lowe D. R., Knauth L. P.* Sedimentology of the Onverwacht Group (3, 4 billion years), Transvaal, South Africa, and its bearing on the characteristics and evolution of the early Earth.—*J. Geol.*, 1977, v. 85, N 6, p. 699.
1898. *Lowenstam H. A.* Mineralogy, O^{18}/O^{16} ratios, and strontium and magnesium contents of recent and fossil brachiopods and their bearing on the history of the oceans.—*J. Geol.*, 1961, v. 69, N 3, p. 241—260.
1899. *Lowenstam H. A.* Sr/Ca ratio of skeletal aragonites from recent marine biota at Palau and from fossil gastropods.—In: *Isotopic and cosmic chemistry*/Ed. H. Craig, S. L. Miller, G. J. Wasserburg. Amsterdam, 1964, p. 114—132.
1900. *Lowenstam H. A.* Minerals formed by organisms.—*Science*, 1981, v. 221, N 4487, p. 1126—1131.

1901. *Lowenstam H. A., Margulis L.* Calcium regulation and the appearance of calcareous skeletons in the fossil record.—In: The mechanisms of biomineralization in animals and plants. Tokyo, 1980, p. 289—301.
1902. *Lowenstam H. A., Traub W., Weiner S.* Nautilus hard parts: a study of the mineral and organic constituents.—Paleobiology, 1984, v. 10, N 2, p. 268—279.
1903. *Lowenstein J. M.* Species-specific proteins in fossils.—Naturwissenschaften, 1980, Bd. 67, N 7, S. 343—346.
1904. *Luckens P. A.* Settlement and succession on rocky shores at Auckland, North Island, New Zealand.—N. Z. Oceanogr. Inst. Mem., 1976, N 70.
1905. *Ludvigsen R.* Rapid repair of traumatic injury by an Ordovician trilobite.—Lethaia, 1977, v. 10, N 3, p. 205—207.
1906. *Ludvigsen R., Chatterton B. D. E.* The ontogeny of Failleana and the origin of the Bumastidae (Trilobita).—Geol. Mag., 1980, v. 117, N 5, p. 471—478.
1907. *Lumley H.* Méthodes de fouilles et d'études d'un gisement préhistorique.—In: Grotte Hortus Marseille, 1972, p. 17—21.
1908. *Lutz R. A., Jablonski D.* Larval bivalve shell morphometry: a new paleoclimatic tool?—Science, 1978, v. 202, N 4363, p. 51—53.
1909. *Luz B., Kolodny Y., Kovach J.* Oxygen isotope variations in phosphate of biogenic apatites. III. Conodonts.—Earth Planet. Sci. Lett., 1984, v. 69, N 2, p. 255—264.
1910. *Mac Gillavry H. J.* Mutation pressure: a possible cause of directional evolution in Cycloclypeus Carpenter (Foraminifera).—Verhandl. Koninklijk Nederlandse Geol.—Mijnbouwkundig Genootschap (Geol. Ser.), 1956, v. 16, p. 296—308.
1911. *Mackinnon D. I., Williams A.* Shell structure of terebratulid brachiopods.—Palaeontology, 1974, v. 17, N 1, p. 179—202.
1912. *Mägdefrau K.* Paläobiologie der Pflanzen. Stuttgart, Fischer, 1968.
1913. *Mägdefrau K.* Hydropogon fontinaloides (Hook). Brid., ein Periodisch Hydro-Aerophytisches Laubmoos des Orinoco und Amazonas.—Herzogia, 1973, Bd. 3, S. 141—149.
1914. *Maheshwari H. K., Meyen S. V.* Cladostrobus and the systematics of cordaitalean leaves.—Lethaia, 1975, v. 8, N 2, p. 103—123.
1915. *Makowski H.* Recherches sur le dimorphisme sexuel chez les Ammonoïdés.—In: Polska Acad. Nauk. Kom. geol. Księga Pam. Prof. 1. Samsonowicza, 1962, p. 31—36.
1916. *Malmgren B. A., Berggren W. A., Lohmann G. P.* Evidence for punctuated gradualism in the Late Neogene Globorotalia tumida lineage of planktonic foraminifera.—Paleobiology, 1983, v. 9, N 4, p. 377—389.
1917. *Malmgren B., Kennett J. P.* Phyletic gradualism in a Late Cenozoic planktonic foraminiferal lineage: DSDP Site 284, southwest Pacific.—Paleobiology, 1981, v. 7, N 2, p. 230—240.
1918. *Mamkaev J. V.* The principle of morphological radiation and its significance for evolutionary morphology.—In: Evolution and morphogenesis/Ed. J. Milkovský, V. I. A. Novák. Praha, Academia, 1985, p. 421—427.
1919. *Marsh O. C.* Small size of the brain in Tertiary mammals.—Amer. J. Sci., 1874, v. 8, p. 66—67.
1920. *Martinsson A.* Studies on the ostracods family Primitiopsidae.—Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala, 1955, v. 36, p. 1—33.
1921. *Martinsson A.* Aspects of a Middle Cambrian thanatotope on Öland.—Geol. fören. Stockholm förh., 1965, v. 87, p. 181—230.
1922. *Martinsson A.* Toponymy of trace fossils.—In: Trace fossils/Ed. T. P. Crimes, J. C. Harper. Geol. J., Spec. issue 3. Liverpool, Seel House Press, 1970, p. 323—330.
1923. *Martinsson A.* Editor's column: ecostratigraphy.—Lethaia, 1973, v. 6, N 4, p. 441—443.
1924. *Martynov A. V.* Über zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten und ihre Evolution.—Z. Morphol. Ökol. Tiere, 1925, Bd. 4, S. 465—501.
1925. *Masahiko A.* Paleobiochemistry in paleontology.—J. Geol. Soc. Japan, 1971, v. 77, N 9, p. 563—573.

1926. *Mass mortality* and its environmental and evolutionary consequences/ K. Hsü, Q. He, J. A. McKenzie et al.—*Science*, 1982, v. 216, N 4543, p. 249—256.
1927. *Matheja J., Degens E. S.* Molekulare Entwicklung mineralisationsfähiger organischer Matrizen.—*Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh.*, 1968, N 4, S. 215—229.
1928. *Mathews M. B.* The molecular evolution of cartilage.—*Clin. Orthop.*, 1966, v. 48, p. 267—283.
1929. *Mathews M. B.* Macromolecular evolution of connective tissue.—*Biol. Rev.*, 1967, v. 42, p. 499—551.
1930. *Matveiev B. S.* Zur Theorie der Recapitulation. Ueber die Evolution der Schuppen, Federn und Haare auf dem Wege embryonaler Veränderungen. *Zool. Jahrb., Abt. Anat. und Ontogenie*, 1932, Bd. 55, S. 555—580.
1931. *Maurrasse F. J.-M. R.* Cenozoic radiolarian paleobiogeography: implications concerning plate tectonics and climatic cycles.—*Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1979, v. 26, N 3—4, p. 253—289.
1932. *Mayhew D. F.* Avian predators as accumulators of fossil mammal material.—*Boreas*, 1977, v. 6, N 1, p. 25—31.
1933. *Mayr E.* Species concepts and definitions.—In: *The species problem*/ Ed. E. Mayr. Washington, 1957, p. 1—22.
1934. *Mayr E.* Difficulties and importance of the biological species problem.—In: *The species problem*. Washington, 1957, p. 371—388.
1935. *Mayr E.* *Animal species and evolution*. Cambridge, Massachus., 1963.
1936. *Mayr E., Provine W. B.* *Evolutionary synthesis*. England, Harvard Univ. Press, 1980.
1937. *Mazon Creek fossils*/Ed. M. H. Nitecki. New York — San-Francisco — London, Academic Press, 1979.
1938. *McIntosh G.* Abnormal specimens of the Middle Devonian crinoid *Bactrocrinites* and their effect on the taxonomy of the genus.—*J. Paleontol.*, 1979, v. 53, N 1, p. 18—28.
1939. *McKinney F. K.* Autosooecial budding patterns in dendroid Paleozoic bryozoans.—*J. Paleontol.*, 1977, v. 51, N 2, p. 303—329.
1940. *McKinney F. K.* Astogeny of the lyreshaped Carboniferous fenestrate bryozoan *Lypoporella*.—*J. Paleontol.*, 1978, v. 52, N 1, p. 83—90.
1941. *McKinney F. K.* Intercolony fusion suggests polyembryony in Paleozoic fenestrate bryozoans.—*Paleobiology*, 1981, v. 7, N 2, p. 247—251.
1942. *Measurement* of paleotemperatures and temperatures of the Upper Cretaceous of England, Denmark and the Southeastern United States/H. C. Urey, H. A. Lowenstam, S. Epstein et al.—*Geol. Soc. Amer. Bull.*, 1951, v. 62, N 4, p. 399—416.
1943. *Mechanism* of biomineralization in the animal and plants. *Proc. 3rd Internat. Biominer. Symp.*/Ed. M. Omori, N. Watabe. Tokyo, Tokai Univ. Press, 1980.
1944. *Meeuse A. D. J.* The homology concept in phytomorphology — some moot points.—*Acta Bot. Neerl.*, 1966, v. 15, N 2, p. 451—476.
1945. *Mehnert E.* *Biomechanik, erschlossen aus den Prinzipien der Organogenese*. Jena, Fischer, 1898.
1946. *Merkt J.* Ueber Austern und Serpeln als Epöken auf Ammonitengehäusen.—*Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abh.*, 1966, Bd. 125, N 1—3, S. 467—479.
1947. *Meunier F. J.* Recherche histologiques sur le squelette dermique des Polypteridae.—*Arch. Zool. expér. et gén.*, 1980, v. 121, N 4, p. 279—295.
1948. *Meunier F. J.* Les tissus osseux des Osteichthyens, structure, genese, croissance et evolution. Thèses de doctorat d'Etat des sciences. Paris, 1982.
1949. *Meyburg H.* Beiträge zur Kenntnis des Studiums der «primären in toto Konzentrischen» Knochenbildung.—*Arch. Mikr. Anat.*, 1904, Bd. 64, S. 627—652.
1950. *Meyen S. V.* Plant morphology in its nomothetical aspects.—*Bot. Rev.* 1973, v. 39, N 3, p. 205—260.
1951. *Meyen S. V.* Carboniferous and Permian lepidophytes of Angaraland.—*Palaeontographica*, 1976, Bd. B157, N 5—6, S. 112—157.

1952. *Meyen S. V.* Nomothetical plant morphology and the nomothetical theory of evolution: the need for cross-pollination.—*Acta biotheoretica*, 1978, v. 27, suppl.: *Folia biotheoretica*, N 7, p. 21—36.
1953. *Meyen S. V.* Permian predecessors of the Mesozoic pteridosperms in Western Angaraland, USSR.—*Rev. Palaeobot. and Palynol.*, 1979, v. 28, p. 191—201.
1954. *Meyen S. V.* The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a review).—*Biol. Mem.*, 1982, v. 7, N 1, p. 1—109.
1955. *Meyen S. V.* Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record.—*Bot. Rev.*, 1984, v. 50, N 1, p. 1—111.
1956. *Meyer H.* Ueber fossile Eier und Federn.—*Palaeontographica*, 1867, Bd. 15, N 5, S. 223—252.
1957. *Microstructural* and microradiographic qualities of lemon shark enameliod/J. W. Ripa, A. J. Gwinnet, C. Guzman et al.—*Arch. Oral Biol.*, 1972, v. 17, p. 165—172.
1958. *Miles R. S.* Paleozoic fishes. London, Chapman and Hall, 1971.
1959. *Miller G. H., Hollin J. T., Andrews J. T.* Aminostratigraphy of UK Pleistocene deposits.—*Nature*, 1979, v. 281, N 5732, p. 539—543.
1960. *Mikhailov K. E.* The principal structure of the avian egg-shell: data of SEM-studies.—*Acta zool. Cracoviensia*, 1986, in press.
1961. *Minato M.* Ontogenetic study of some Silurian corals of Gotland.—*Stockholm Contrib. Geol.*, 1961, v. 8, p. 37—100.
1962. *Minato M., Rowlett C. L.* Modes of reproduction in rugose corals.—*Lethaia*, 1967, v. 1, N 2, p. 175—183.
1963. *Mohabey D. M.* Pathologic dinosaurian egg shells from Kheda district, Gujarat.—*Curr. Sci.*, 1984, v. 53, N 13, p. 701—703.
1964. *Molecular evolution: chemical evolution and origin of life*/Ed. R. Buvet, C. Ponnampuruma. Amsterdam, North-Holland Publish., 1971.
1965. *Monty C.* Distribution and structure of recent stromatolitic algal mats, Western Andros Island, Bahamas.—*Ann. Soc. géol. Belg.*, 1967, t. 90, N 1—3, p. 55—99.
1966. *Moodie R. L.* Paleopathology. Urbana, Illinois Univ. Press, 1923.
1967. *Moodie R. L.* Studies in paleopathology. XIII. The elements of the Haversian systems in normal and pathological structures among fossil vertebrate.—*Biol. Gen.*, 1926, v. 2, p. 63—95.
1968. *Mooney H. A., Dunn E. L.* Convergent evolution of Mediterranean climate evergreen sclerophyll shrubs.—*Evolution*, 1970, v. 24, N 2, p. 292—303.
1969. *Moore T. C., Pias N. G., Keigwin L. D., Jr.* Ocean basin, and depth variability of oxygen isotopes in Cenozoic benthic foraminifera.—*Mar. Micropaleontol.*, 1981, v. 6, N 5—6, p. 465—481.
1970. *Morgan T. H.* A critique of the theory of evolution. Princeton, Princeton Univ. Press, 1916.
1971. *Morstensen Th.* A monograph of the Echinoidea. 1. Cidaroida.—London, Oxford Univ. Press, 1928.
1972. *Moss M. L.* The initial phylogenetic appearance of bone: an experimental hypothesis.—*Trans. N. Y. Acad. Sci.* 1961, v. 23, p. 495—500.
1973. *Moss M. L.* The origin of vertebrate calcified tissues.—In: Current problems of lower vertebrate phylogeny. Proc. 4-th Nobel Symp. Stockholm, Almqvist and Wicsehl, 1968, p. 359—371.
1974. *Moss M. L.* Comparative histology of dermal sclerification in reptiles.—*Acta Anat.*, 1969, v. 73, p. 510—533.
1975. *Moy-Thomas J. A.* The early evolution and relationship of Elasmobranchs.—*Biol. Rev.*, 1939, v. 14, p. 1—26.
1976. *Muir M. D.* Microfossils from the middle Precambrian Mc Arthur Group, Northern Territory, Australia.—*Orig. Life*, 1974, v. 5, p. 105—118.
1977. *Muir M. D.* Occurrence and potential uses of Archaean microfossils and organic matter.—An: Archaean cherty metasediments: their sedimentology, micropaleontology, biogeochemistry and significance to mineralization/Ed. J. E. Glover, D. I. Glover. Publ. Geol. Dept. and Extension Service, Univ. West Austr., 1978, N 2, p. 11—21.

1978. Muir M. D., Grant P. R. Micropaleontological evidence from the Onverwacht Group, South Africa.— In: The early history of the Earth/Ed. B. F. Windley. London, Wiley-Interscience, 1976, p. 595—604.
1979. Müller A. H. Grundlagen der Biostratonomie.— Abh. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin, 1950, Jg. 3.
1980. Müller A. H. Das Grossablauf der stammesgeschichtlicher Entwicklung. Jena, 1955.
1981. Müller A. H. Zur Ichnologie, Taxiologie und Ökologie fossiler Tiere.— Freiburger Forschungsh., 1962, N C151, S. 5—49.
1982. Müller A. H. Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. 1. Allgemeine Grundlagen. Jena, Fischer, 1963.
1983. Müller A. H. Über die normale und aberrante Lobenlinie der Ceratiten (Ammonoidea, Cephalopoda) des Germanischen Oberen Muschelkalkes (Mitteltrias).— Freiburger. Forschungsh., 1975, N C309, S. 71—94.
1984. Müller A. H. Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. 1. Allgemeine Grundlagen. Jena, Fischer, 1976.
1985. Müller A. H. Aberrante Graptoloidea (Pterobranchiata) aus dem Silur (Teil 2).— Z. geol. Wiss., 1977, Bd. 5, N 1, S. 83—93.
1986. Müller A. H. Zur Oologie fossiler Tiere.— Biol. Rundschau, 1978, Bd. 16, N 3, S. 155—174.
1987. Müller K. J. Phosphatocopine ostracodes with preserved appendages from the Upper Cambrian of Sweden.— Lethaia, 1979, v. 12, N 1, p. 1—27.
1988. Müller K. J. Arthropods with phosphatized soft parts from the Upper Cambrian «Orsten» of Sweden.— In: Second Internat. Symp. on the Cambrian System. Short papers. U. S. Geol. Surv., 1981, Open-File Rept. 81—743, p. 147—151.
1989. Müller K. J., Nogami Y., Lenz H. Phosphatische Ringe als mikrofossilien im Altpaläozoikum.— Palaeontographica, 1974, Bd. A146, N 4—6, S. 79—99.
1990. Murdy W. H., Andrews H. N. A study of Botryopteris globosa Darrah.— Bull. Torrey Bot. Club, 1957, v. 84, N 4, p. 252—267.
1991. Mutvei H. Remarks on the anatomy of recent and fossil Cephalopoda.— Stockholm Contrib. Geol., 1964, v. 11, p. 79—102.
1992. Mutvei H. On the micro- and ultrastructure of the conchiolin in the nacreous layer of some recent and fossil molluscs.— Stockholm Contrib. Geol., 1969, v. 20, p. 1—18.
1993. Mutvei H. SEM studies on arthropod exoskeletons. 2. Horseshoe crab Limulus polyphemus (L) in comparison with extinct eurypterids and recent scorpions.— Zool. Scripta, 1977, v. 6, N 3, p. 203—213.
1994. Mutvei H. Ultrastructural characteristics of the nacre in some gastropods.— Zool. Scripta, 1978, v. 7, p. 287—296.
1995. Mutvei H. The nacreous layer in molluscan shells.— In: Mechanism of biomineralisation in animals and plants. Proc. 3rd Internat. Biominer. Symp./Ed. A. Omori, N. Watabe. Tokyo, Tokai Univ. Press, 1980, p. 49—57.
1996. Mutvei H., Reymont R. A. Buoyancy control and siphuncle function in ammonoids.— Palaentology, 1973, v. 16, N 3, p. 623—636.
1997. Naef A. Studien zur generellen Morphologie der Mollusken.— Ergebn. und Forsch. Zool., 1913, Bd. 3, S. 329—462.
1998. Nagy B., Wagyhóis A. Early Pre-Cambrian Onverwacht microstructures: possibly the oldest fossils on Earth?— Nature, 1969, v. 223, N 5212, p. 1226—1229.
1999. Natalin B. A., Parfenov L. M. Accretional and collisional eugeosynclinal folded systems of the North-western Pacific rim.— In: Accretion tectonics Circum-Pacific. Reg. Proc. Oji Internat. Semin., Tomakomai, 10—16 sept., 1981. Tokyo, Dordrecht et al., 1983, p. 43—57.
2000. Nathorst A. G. Om naogra förmodade växtfossilier.— K. Vetensk. Akad. förhandl. Stockholm, 1873, N 9, p. 25—32.
2001. Nathorst A. G. Nouvelles observations sur es traces d'animaux et autres phenomenes d'origine purement mecanique decrits conome «Algues fossil».— K. Svenska Vetensk. Akad. Handl., 1886, v. 21, N 14.
2002. Neumayr M., Paul C. M. Die Congerien und Paludinienschichten Sla-

- vonien und deren Faunen. Ein Beitrag zur Descendenz-Theorie.— Abh. geol. Reichanst., 1875, Bd. 7, N 3.
2003. *Newell N. D.* Fossil populations.— In: The species concept in paleontology. Systematics Assoc. Publ. 2. London, 1956, p. 63—82.
2004. *Newman B.* Variations of morphological structure during the ontogeny of Lower Paleozoic Rugose corals.— В кн.: Древние Chidaria, Т. 1. Новосибирск, 1974, с. 161—165.
2005. *Nichols D.* The water-vascular system in living and fossil echinoderms.— Palaeontology, 1972, v. 15, N 4, p. 519—538.
2006. *Nichols D., Currey J. D.* The secretion, structure and strength of echinoderm calcite.— In: Cell structure and its interpretation/Ed. S. M. McGee—Russel, K. F. M. Ross. London, E. Arnold, 1968, p. 251—261.
2007. *Nicol D.* A study of the polymorphic species *Glycimeris americana*.— J. Paleontol., 1953, v. 27, N 3, p. 451—455.
2008. *Nicol D.* Mode of life of *Conocardium*, a Paleozoic pelecypod.— Nautilus, 1970, v. 83, N 3, p. 77—80.
2009. *Nicoll R. S.* Conodont color alteration adjacent to volcanic plug, Canning Basin, Western Australia.— BMR J. Austral. Geol. Geophys., 1981, v. 6, N 2, p. 265—267.
2010. *Nicoll R. S.* Multielement composition of the conodont species *Polygnathus xylus xylus* Stauffer, 1940 and *Ozarkodina brevis* (Bischoff et Ziegler, 1957) from the Upper Devonian of the Canning Basin, Western Australia.— BMR J. Austral. Geol. and Geophys., 1984, v. 9, N 2, p. 133—147.
2011. *Niklas K. J.* Paleophytochemistry: implication concerning plant evolution.— Paleobiology, 1981, v. 7, N 1, p. 1—3.
2012. *Niklas K. J., Brown R. M., Jr.* Some chemophysical factors attending fossilization.— Bioscience, 1981, v. 31, N 2, p. 148—149.
2013. *Niklas K. J., Phillips T. L.* Morphology of *Protosalvinia* from the Upper Devonian of Ohio and Kentucky.— Amer. J. Bot., 1976, v. 63, N 1, p. 9—29.
2014. *Noble G. K.* The biology of the Amphibia. New York, 1931.
2015. *Nocera S., Scandone P.* Triassic nannoplankton limestones of deep basin origin in the Central Mediterranean region.— Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1977, v. 21, N 2, p. 101—111.
2016. *Noël D.* Sur les coccolithes du Jurassique Européen et d'Afrique du Nord; essai de classification des coccolithes fossiles. Paris, Centre Nat. Rech. Sci., 1965.
2017. *Nopsca F.* Ueder Dinosaurier.— Zbl. Miner., Geol. Paläontol., 1917, S. 203—213, 332—351.
2018. *Nopsca F.* Die Familien der Reptilien.— Fortschr. Geol. und Paläontol., 1923, Bd. 2.
2019. *Nudds J. R.* Coloniality in the Lithostrotionidae (Rugosa).— In: Biology and systematics of colonial organisms. Proc. Internat. Symp. Durham, 1976. London, 1976, p. 173—192.
2020. *Ocean-wide stagnation episode in the Late Cretaceous/P. C. de Gracian-sky, G. Deroo, J. P. Herbin et al.*— Nature, 1984, v. 308, N 5957, p. 346—349.
2021. *O'Donald P.* Genetic load of an evolutionary change.— Nature, 1967, v. 216, N 5122, p. 1348.
2022. *Odum H. T.* Biogeochemical deposition of strontium.— Texas Univ., Inst. Mar. Sci. Publ., 1957, v. 4, p. 39—114.
2023. *Oehler J. H.* Microflora of the H. Y. C. Pyritic Shale Member of the Barney Creek Formation (McArthur Group), Middle Proterozoic of Northern Australia.— Alcheringa, 1977, v. 1, N 3, p. 315—349.
2024. *Ogilvie M. M.* Die Korallen der Stramberger Schichten.— Palaeontographica, 1897, Suppl. 2, N 7, S. 73—282.
2025. *Oliver W. A., Jr.* Some aspects of colony development in corals.— J. Paleontol., 1968, v. 42, N 5, Pt. 2, p. 16—34.
2026. *Oliver W. A., Jr.* Coloniality in Zoantharian Corals.— In: Animal colonies. Stroudsburg, 1973, p. 3—27.
2027. *Olson E. C.* Fauna of the upper Vall and Choza. 6. *Diplocaulus*.— Fiediana. Geol., 1952, v. 10, p. 147—166.

2028. *Olson E. C.* Aspects of biology of *Trimerorhachis* (Amphibia, Temnospondyli).— *J. Paleontol.*, 1979, v. 53, N 1, p. 1—17.
2029. *Olson E. C., Bolles K.* Permo-Carboniferous fresh water burrows.— *Feldiana. Geol.*, 1975, v. 33, N 15, p. 271—290.
2030. *O'Neill P.* Polycrystalline echinoderm calcite and its fracture mechanics.— *Science*, 1981, v. 213, N 4508, p. 646—648.
2031. *d'Orbigny A.* Paléontologie française. Terrains crétacés. T. 1. Céhalopodes. Paris, 1840—1842.
2032. *Organisms and continents through time* Ed. N. F. Huges. Spec. Pap. Paleontol., 1973, N 12.
2033. *Ørvig T.* Histologic studies of placoderms and fossil elasmobranchs. 1. The endoskeleton, with remarks on the hard tissues of lower vertebrates in general.— *Ark. Zool.*, 1951, v. 2, N 2, p. 321—454.
2034. *Ørvig T.* Tandarna och tandravna-derna genom tiderna (The teeth and their hard tissues through the ages).— *Zool. Rev.*, 1958, p. 30—63.
2035. *Ørvig T.* Phylogeny of tooth tissues: evolution of some calcified tissues in early vertebrates.— In: *Structural and chemical organization of teeth*. New York—London, Acad. Press, 1967, v. 1, p. 45—110.
2036. *Ørvig T.* Fossila fisktänder i svepelektronmikroskopet: gamla frågetälningar i ny belysning (Fossil fish teeth in the scanning electron microscope. Old questions in new light).— *Fauna og flora*, 1973, v. 68, p. 166—173.
2037. *Ørvig T.* Acanthodian dentition and its bearing on the relationships of the group.— *Palaeontographica*, 1973, Bd. A143, N 1—6, S. 119—150.
2038. *Ørvig T.* Palaeohistological notes. 3. The interpretation of pleromin (pleromic hard tissue) in the dermal skeleton of psammosteid heterostracans.— *Zool. Scripta*, 1976, v. 5, p. 35—47.
2039. *Ørvig T.* Palaeohistological notes. 4. Interpretation of osteodentine, with remarks on the dentition in the Devonian dipnoan *Griphognathus*.— *Zool. Scripta*, 1976, v. 5, p. 79—96.
2040. *Ørvig T.* A survey of odontodes («dermal teeth») from development, structural, functional, and phyletic points of view.— In: *Problems in vertebrate evolution*. Linn. Soc. Symp., 1977, ser. 4, p. 53—75.
2041. *Ørvig T.* Microstructure and growth of the dermal skeleton in fossil Actinopterygian fishes: *Nephrotus* and *Colobodus*, with remarks on the dentition in other forms.— *Zool. Scripta*, 1978, v. 5, p. 297—326.
2042. *Ørvig T.* Microstructure and growth of the dermal skeleton in fossil Actinopterygian fishes: *Birgeria* and *Scanilepis*.— *Zool. Scripta*, 1978, v. 7, p. 33—56.
2043. *Ørvig T.* Histologic studies of ostracoderms, placoderms and fossil elasmobranchs. 3. Structure and growth of the gnathalia of certain arthrodires.— *Zool. Scripta*, 1980, v. 9, p. 141—159.
2044. *Ørvig T.* Histologic studies of ostracoderms, placoderms and fossil elasmobranchs. 4. Ptyctodontid tooth plates and their bearing on holocephalan ancestry: the condition of *Ctemirella* and *Ptyctodus*.— *Zool. Scripta*, 1980, v. 9, p. 219—239.
2045. *Osborn H. F.* The law of Adaptive Radiation.— *Amer. Natur.*, 1902, v. 36, N 425, p. 353—363.
2046. *Osborn H. F.* The continuous origin certain unit characters, as observed by a paleontologist.— *Amer. Natur.*, 1912, v. 46, N 544, p. 249—278.
2047. *Osborn H. F.* Origin of single characters as observed in fossil and living animals and plants.— *Amer. Natur.*, 1915, v. 49, N 580, p. 193—239.
2048. *Osborn H. F.* Biocharacter as separable units of origin structure.— *Amer. Natur.*, 1917, v. 51, N 608, p. 449—456.
2049. *Osborn H. F.* From the Greeks to Darwin. Princeton, 1929.
2050. *Osborn H. F.* The Titanotheres of ancient Wyoming, Dakota and Nebraska. Monogr. U. S. Geol. Surv., 1929, N 55, v. 1—2, p. 1—953.
2051. *Osborn H. F.* Biological induction from the evolution of the Proboscidea.— *Proc. Nat. Acad. Sci., USA*, 1933, v. 19, N 1, p. 159—163.
2052. *Osborn H. F.* Aristogenesis, the observed order of biomechanical evolution.— *Proc. Nat. Acad. Sci., USA*, 1933, v. 19, N 7, p. 699—703.

2053. *Osborn H. F.* Aristogenesis: the creative principle in the origin of species.—*Amer. Natur.*, 1934, v. 68, N 716, p. 193—703.
2054. *Osborn H. F.* The dual principles of evolution.—*Science*, 1934, v. 80, N 2687, p. 601—605.
2055. *Osborn H. F.* Eighteen principles of adaptation in alloiometrous and aristogenesis.—*Paleobiologica*, 1938, Bd. 6, N 2, S. 273—302.
2056. *Osgood R. C., Jr.* Trace fossils of the Cincinnati area.—*Palaeontogr. Amer.*, 1970, v. 6, p. 281—444.
2057. *Osgood R. G., Jr., Szmuc E. J.* The trace fossil *Zoophycos* as an indicator of water depth.—*Bull. Amer. Paleontol.*, 1972, v. 62, N 271.
2058. *Osman R. W.* The establishment and development of a marine epifaunal community.—*Ecol. Monogr.*, 1977, v. 47, N 1, p. 37—63.
2059. *Ottow R.* Die erbbedingte Osteogenesis dysplastico-exostotica der ausserotierten flugunfähigen Reisentauber *Pezophaps solitaria* der Maskareneninsel Rodriguez.—*K. Svenska Vetensk. Akad. Handl.*, 1950, Avd. 4, v. 1, N 9, S. 1—37.
2060. *Ouirisson G., Albrecht P., Rohmer M.* Palaeochemistry and biochemistry of a group of natural products.—*Pure Appl. Chem.*, 1979, v. 51, N 4, p. 709—729.
2061. *Oxygen* and carbon isotopic growth record in a reef coral from the Florida Keys and a deep sea coral from Blake Plateau/C. Emiliani, J. H. Hudson, E. A. Shinn et al.—*Science*, 1978, v. 202, N 4368, p. 627—629.
2062. *Packard M. J., Packard G. C., Boardman T. J.* Structure of eggshells and water relations of reptilian eggs.—*Herpetologica*, 1982, v. 38, N 1, p. 136—155.
2063. *Paläozoische und mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie dieser Zeit/V. A. Vakhrameev, I. A. Dobruskina, S. V. Meyen et al.* Jena, Fischer, 1978.
2064. *Palmer K. V.* Viviparous *Turritella pilsbryi* Gardner.—*J. Paleontol.*, 1958, v. 32, N 1, p. 210—213.
2065. *Palmer T. J., Hancock C. D.* Symbiotic relationships between ectopods and gastropods, and ectopods and hermit crabs in the French Jurassic.—*Palaeontology*, 1973, v. 16, N 3, p. 563—566.
2066. *Panchen A. L.* The cranial anatomy of two coal measure *Anthracosaurus*.—*Philos. Trans. Roy. Soc. London*, 1964, B 247, N 742, p. 593—637.
2067. *Pannella G.* Tidal growth patterns in recent and fossil mollusc bivalve shells: a tool for the reconstruction of paleotides.—*Naturwissenschaften*, 1976, Bd. 63, N 12, S. 539—543.
2068. *Pannella G., McClintock C., Thompson M. N.* Paleontological evidence of variations in length of synodic month since Late Cambrian.—*Science*, 1968, v. 162, N 3855, p. 792—796.
2069. *Patterson B.* Rates of evolution in taeniodonts.—In: *Genetics, paleontology and evolution*/Ed. G. L. Jepsen, E. Mayr, G. G. Simpson. Princeton, Princeton Univ. Press, 1949, p. 243—278.
2070. *Patterson C.* Cartilage bones, dermal and membrane bones, or the exoskeleton versus endoskeleton.—In: *Problems in Vertebrate Evolution*. Linnean Society Symposium Series, 1977, N 4, p. 77—121.
2071. *Patterson C.* Cladistics.—*Biologist*, 1980, v. 27, N 5, p. 230—240.
2072. *Patterson G. W.* The distribution of steroids in algae.—*Lipids*, 1971, v. 6, N 2, p. 120—127.
2073. *Pegueta V. P.* Evolution and Morphogenesis of cartilage preformed bones.—In: *Proc. Internat. Symp.*, Plzen, 24—29 August 1984. 1985, p. 479.
2074. *Peignoux-Deville J., Lallier P., Vidal B.* Evidence for the presence of Osseous tissue in dogfish vertebrae.—*Cell and Tissue Res.*, 1982, v. 222, N 3, p. 665—674.
2075. *Perch-Nielsen K.* Electronmikroskopische Untersuchungen an *Coccolithen* und verwandten Formen aus dem Eozän von Dänemark.—*Biol. skr. Kgl. danske vid. selskab.*, 1971, Bd. 18, N 3.
2076. *Perinet G., Lafont R., Petit-Marie N.* Premiers résultats concernant les essais de fossilisation d'un ossement en laboratoire.—*C. r. Acad. Sci.*, 1975, t. D280, N 13, p. 1531—1533.

2077. *Perry P. G., Hattin D. E.* Astogenetic study of fistuliporoid bryozoans.— *J. Paleontol.*, 1958, v. 32, N 6, p. 1039—1050.
2078. *Peter K.* Palingenese und Coenogenese in der Embryologie.— *Gegenbaurs Morphol. Jahrb.*, 1955, Bd. 94, S. 65—110.
2079. *Peters D. S.* Braucht man das «Biogenetische Grundgesetz?».— *Aufsätze und Reden Senckenberg Naturforsch. Ges.*, 1975, N 27, S. 16—24.
2080. *Peters D. S.* Phylogeny reconstruction and classificatory insufficiency.— *Syst. Zool.*, 1978, v. 27, p. 225—227.
2081. *Petersen K., Isakson J. I., Madsen J. H., Jr.* Preliminary study of paleopathologies in the Cleveland—Lloyd dinosaur collection.— *Proc. Utah Acad. Sci., Arts and Lett.*, 1972, v. 49, N 1, p. 44—47.
2082. *Peypouquet J.-P.* Les variations des caracteres morphologiques internes chez les ostracodes des genres *Krithe* et *Parakrithe* relation possible avec la teneur en O₂ dissous dans l'eau.— *Bull. Inst. geol. Bassin Aquitaine*, 1975, N 17, p. 81—88.
2083. *Pflug H. D.* Zur Fauna der Nama-Schichten in Südwest-Afrika. 1. Pteridinium. Bau und systematische Zugehörigkeit.— *Palaeontographica*, 1970, Bd. A134, N 4—6, S. 226—262.
2084. *Pflug H. D., Jaeschke-Boyer H.* Combined structural and chemical analysis of 3 800-Myr-old microfossils.— *Nature*, 1979, v. 280, N 5722, p. 483—486.
2085. *Phillips T. L., DiMichelle W. A.* Paleocology of Middle Pennsylvanian age coal swamps in Southern Illinois/Herrin Coal Member Sahara mine N 6.— In: *Paleobotany, paleoecology and evolution*/Ed. K. J. Niklas. New York, Praeger, 1981, p. 231—285.
2086. *Phylogenetic analysis and paleontology*/Ed. J. Cracraft, N. Eldredge. New York, Columbia Univ. Press, 1979.
2087. *Pictet F. J.* *Traité élémentaire de paleontologie*. Paris, 1844.
2088. *Pieragnoli L.* Ossa patologiche nella Grotta di Equi in Liguriano.— *Paleontogr. Ital.*, 1919, v. 25, p. 1—36.
2089. *Pilkey O. H., Goodell H. G.* Comparision of the composition of fossil and recent mollusk shells.— *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 1964, v. 75, N 3, p. 217—228.
2090. *Pirini-Radrizzani C.* Coccoliths from Permian deposits of Eastern Turkey.— In: *Proc. 2nd Planktonic Conf. Rome*, Ed. Tecnosci., 1971, v. 2, p. 993—1001.
2091. *Planderova E.* *Carpatochitinoides*, a new genus from the West Carpathian Mountains, Czechoslovakia.— *Micropaleontology*, 1975, v. 21, N 2, p. 246—249.
2092. *Platnick N. I.* Cladograms, phylogenetic trees, and hypothesis testing.— *Syst. Zool.*, 1977, v. 26, p. 438—442.
2093. *Platnick N. I.* Philosophy and the transformation of cladistics.— *Syst. Zool.*, 1979, v. 28, p. 537—546.
2094. *Pocock K. J.* A unique case of teratology in trilobite segmentation.— *Lethaia*, 1974, v. 7, N 1, p. 63—66.
2095. *Podell M. E., Anstey R. L.* The interrelationship of early colony development monticules and branches in Palaeozoic bryozoans.— *Palaeontology*, 1979, v. 22, N 4, p. 965—982.
2096. *Pollard J. E.* The gastric contents of an ichthyosaur from the Lower Lias of Lyme Regis, Dorset.— *Palaeontology*, 1968, v. 11, N 3, p. 376—388.
2097. *Ponlot R.* Le radiocalcium dans l'étude de l'os. Paris, Masson, 1960.
2098. *Porcella D. B., Rixford C. E., Slater J. V.* Molting and calcification in *Daphnia magna*.— *Physiol. Zool.*, 1969, v. 42, p. 148—159.
2099. *Potonié R.* Pollenformen aus tertiären Braunkohlen.— *Jahrb. Preuss. geol. Landesanst.*, 1931, Bd. 52.
2100. *Potonié R.* Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae. I—V Teil.— *Geol. Jahrb., Beih.*, 1956—1970, N 23, 31, 39, 72, 87.
2101. *Potonié R.* Phylogenetische Sporologie. Wandel der Sporengestalt der Höheren Pflanzen im Laufe der Erdgeschichte.— *Fortschr. Geol. Rheinland und Westfalen*, 1973, N 22.

2102. *Potonié R., Kremp G.* Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae. VI Teil.—Geol. Jahrb., Beih., 1970, N 94.
2103. *Poty E.* La croissance de *Heterophyllia ornata*: un modèle pour l'ontogénie des hétérocoralliaires.—C. r. Acad. Sci., 1978, t. D287, N 7, p. 687—688.
2104. *Powell T. G., McKirdy D. M.* Geologic factors controlling crude oil composition in Australia and Papua New Guinea.—Amer. Assoc. Petrol. Geol. Bull., 1975, v. 59, N 7, p. 1176—1197.
2105. *Pradel L.* Reconstitution d'une conche archéologique fouillée.—Quartär, 1972, p. 23—24, p. 181—182.
2106. *Prager E. M., Wilson. A. C.* Slow evolutionary loss of the potential for interspecific hybridization in birds: a manifestation of slow regulatory evolution.—Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1975, v. 72, N 1, p. 200—204.
2107. *Preuschoft H., Reif W.-E., Müller W. H.* Funktionsanpassungen in Form und Struktur an Haifischzähne.—Z. Anat. Entw. Gesch., 1974, Bd. 143, S. 315—344.
2108. *Pritchard J. J.* General anatomy and histology of bone.—In: The biochemistry and physiology of bone. London—New York, Academic Press, 1956, p. 1—25.
2109. *Proterozoic eucaryotes* from Eastern California/P. E. Cloud, G. R. Li-cari, L. A. Wright et al.—Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1969, v. 122, N 3, p. 623—630.
2110. *Proterozoic microfossils* from the Roper Group, Northern Territory, Australia/C. J. Peat, M. D. Muir, K. A. Plumb et al.—BMR J. Austral. Geol. Geophys., 1978, N 3, p. 1—17.
2111. *Prothero D. R., Lazarus D. B.* Planktonic microfossils and the recognition of ancestors.—Syst. Zool., 1980, v. 29, N 2, p. 119—129.
2112. *Pugaczewska H.* Belemnoids from the Jurassic of Poland.—Acta palaeontol. pol., 1961, v. 6, N 2, p. 105—236.
2113. *Quenstedt F. A.* Petrefactenkunde Deutschland. 1. Die Cephalopoden. Tübingen, 1849.
2114. *Quenstedt W.* Beiträge zum Kapitel Fossil und Sediment vor und bei der Einbettung.—Neues Jahrb. Miner., Geol. und Paläontol., Beil.-Bd., Abt. A, 1927, Bd. 58, S. 353—432.
2115. *Rachootin S., Thomson K. S.* Epigenetics, paleontology and evolution.—In: Evolution today/Ed. G. G. E. Scudder, J. L. Reveal. Pittsburgh, Carnegie-Mellon Univ., 1981, p. 181—193.
2116. *Radinsky L. B.* Evolution of somatic sensory specialization in otter brains.—J. Comp. Neurol., 1968, v. 134, N 4, p. 495—506.
2117. *Radinsky L. B.* An example of parallelism in carnivore brain evolution.—Evolution, 1971, v. 25, N 3, p. 518—522.
2118. *Radiometric dating* of sediments using fission tracks in conodonts/H. M. Sachs, M. Denkingen, C. L. Bennett et al.—Nature, 1980, v. 288, N 5789, p. 359—361.
2119. *Radt E.* Geschichte der biologischen Theorien seit dem Ende des siebzehnten Jahrhunderts. Leipzig, Engelmann, 1905—1909, Bd. I, II.
2120. *Ragland P. C., Pilkey O. H., Blackwelder B. M.* Comparison of the strontium/calcium ratios of fossil and recent mollusk shells.—Nature, 1969, v. 224, N 5225, p. 1223—1224.
2121. *Rampino M. R., Stothers R. B.* Geological rhythms and cometary impacts.—Science, 1984, v. 226, N 4681, p. 1427—1431.
2122. *Rasnitsyn A. P.* A modified paranotal theory of insect wing origin.—J. Morphol., 1981, v. 168, p. 331—338.
2123. *Raup D. M.* Geometric analysis of shell coiling: general problem.—J. Paleontol., 1966, v. 40, N 5, p. 1178—1190.
2124. *Raup D. M.* Geometric analysis of shell coiling: coiling in ammonoids.—J. Paleontol., 1967, v. 41, N 1, p. 43—65.
2125. *Raup D. M.* Species diversity in the Phanerozoic: an interpretation.—Paleobiology, 1976, v. 2, N 3, p. 289—297.
2126. *Raup D. M., Crick R.* Measurement of faunal similarity in paleontology.—J. Paleontol., 1979, v. 53, N 5, p. 1213—1227.

2127. Raup D. M., Seilacher A. Fossil foraging behavior: computer simulation.— Science, 1969, v. 166, N 3908, p. 994—996.
2128. Raup D. M., Sepkoski J. J., Jr. Mass Extinctions in the marine fossil record.— Science, 1982, v. 215, N 4539, p. 1501—1503.
2129. Raup D. M., Sepkoski J. J., Jr. Periodicity of extinction in the geological past.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1984, v. 81, N 4, p. 801—805.
2130. Raven P. H., Axelrod D. J. Angiosperm biogeography and past continental movements.— Ann. Missouri Bot. Garden, 1974, v. 61, N 3, p. 593—673.
2131. Recognition, character and analysis of tectonostratigraphic terranes in western North America/D. L. Jones, D. G. Howell, P. J. Coney et al.— In: Accretion tectonics Circum-Pacific. Reg. Proc. Oji Int. Semin., Tomakomai, 10—16 Sept., 1981. Tokyo, Dordrecht et al., 1983, p. 21—35.
2132. Reed K. J. Environment of deposition of source beds of high-wax oil.— Amer. Assoc. Petrol. Geol. Bull., 1969, v. 53, N 7, p. 1502—1506.
2133. Reif W.-E. Ontogenese des Hautskelettes von *Heterodontus falcifer* (Selachii) aus dem Untertithon. Vergleichende Morphologie der Hautzahnchen der Haie.— Stutt. Beitr. Naturkunde, 1973, Bd. 7, S. 1—16.
2134. Reif W.-E. Morphologie und Ultrastruktur des Hai — «Schmelzes».— Zool. Scripta, 1973, v. 2, p. 231—250.
2135. Reif W.-E. Tooth enameloid as a taxonomic criterion: 1. A new euselachian shark from the Rhaetic — Liassic boundary.— Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh., 1977, N 9, S. 565—576.
2136. Reif W.-E. Shark dentitions: morphogenetic processes and evolution.— Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abh., 1978, Bd. 157, N 1—2, S. 107—115.
2137. Reif W.-E. Types of morphogenesis of the dermal skeleton in fossil sharks — Paläontol. Z., 1978, Bd. 52, N 1—2, S. 110—128.
2138. Reif W.-E. Tooth enameloid as a taxonomic criterion. 2. Is «*Dalatias*» barnstonensis Sykes, 1971 (Triassic, England) a squalomorphic shark?— Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh., 1978, N 1, S. 42—58.
2139. Reineck H. E. Wühlbau-Gefüge in Abhängigkeit von Sediment-Umlagerungen.— Senckenberg. Lethaea, 1958, Bd. 39, S. 1—14.
2140. Reineck H.-E. Das Watt. Ablagerungs- und Lebensraum. Frankfurt am M., Kramer, 1970.
2141. Remane A. Die Grundlagen des natürlichen System, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik 1. Leipzig, Akad. Verlagsgesellschaft, Geest und Portig K.-G., 1956.
2142. Rensch B. Evolution above the species level. New York, Columbia Univ. Press, 1960.
2143. Retallack G., Dilcher D. Early Angiosperm reproduction: *Prisca reynoldsii*, gen. et sp. nov. from mid-Cretaceous coastal deposits in Kansas, U. S. A.— Palaeontographica, 1981, Bd. B179, N 5—6, S. 103—137.
2144. Revised carbonate-water isotopic temperature scale/S. Epstein, R. Buchsbaum, H. Lowenstam et al.— Geol. Soc. Amer. Bull., 1953, v. 64, N 11, p. 1315—1326.
2145. Reyment R. Paleontological applicability of certain advances in multivariate statistical analysis.— Geol. fören. Stockholm förhandl., 1963, v. 85, N 2, p. 236—265.
2146. Reyment R. A. Application of multivariate morphometrics in paleontology.— In: 24th Internat. Geol. Congress, 7 sect., Paleontology, Monreal, 1972, p. 238—245.
2147. Reyment R. A. Factors in the distribution of fossil cephalopods. Part 3. Experiments with exact models of certain shell types.— Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala, 1973, n. s., v. 4, p. 7—41.
2148. Reyment R. A. Graphical display of growth-free variation in the Cretaceous benthonic foraminifer *Afrobolivina afra*.— Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1978, v. 25, N 4, p. 267—276.
2149. Reyment R. A. Multivariate analysis in statistical paleoecology.— In: Multivariate methods in ecological work. 2-nd Intern. Congr. Ecol., Jerusalem, 1978. Farland, Md., 1979, p. 212—235.
2150. Reyment R. A. Variation and ontogeny in *Bauchioceras* and *Gombeoceras*.— Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala, 1980, v. 8, p. 89—111.

2151. *Reyment R. A.* Quantitative-genetic analysis of evolution in two late Cretaceous species of ostracods.—Proc. Third N. Amer. Paleontol. Conv., 1982, v. 2, p. 423—428.
2152. *Reyment R. A.* Phenotypic evolution in a Cretaceous foraminifera.—Evolution, 1982, v. 36, N 6, p. 1182—1199.
2153. *Reyment R. A.* Analysis of trans-specific evolution in Cretaceous ostracods.—Paleobiology, 1982, v. 8, N 3, p. 293—306.
2154. *Rhodes F. H. T.* The time factor in taxonomy.—In: The species concept in paleontology. Systematics Assoc. Publ. 2. London, 1956, p. 33—52.
2155. *Richter D.* Nur teilweise mit Sediment gefüllte Brachiopodenschalen als «fossile Wasserwaagen» — ein Hinweis auf die Lagerungsverhältnisse massiger Kalkablagen.—Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh., 1968, V 1, S. 32—37.
2156. *Richter R.* Flachseebeobachtungen zur Paläontologie und Geologie.—Senckenbergiana, 1926, Bd. 8, S. 200—224.
2157. *Richter R.* Aktuopaläontologie und Paläobiologie, eine Abgrenzung.—Senckenbergiana, 1928, Bd. 10, N 6, S. 285—292.
2158. *Richter R.* Von Bau und Leben der Trilobiten.—Senckenbergiana, 1937, Bd. 19, N 5—6, S. 413—430.
2159. *Richter R.* Risse durch Innenschraumpfung und Risse durch Lufttrocknung.—Senckenbergiana, 1941, Bd. 23, S. 165—167.
2160. *Ricqlès A., de* Quelques observations paléohistologiques sur le dinosaure saurope Bothriospondylus.—Ann. Univ. Madagascar, 1968, v. 6, p. 157—209.
2161. *Ricqlès A., de.* Vers une histoire de la physiologie thermique. Les données histologiques et leur interprétation.—C. r. Acad. sci., 1972, t. D275, N 16, p. 1745—1748.
2162. *Ricqlès A., de.* Recherches paléontologiques sur les os longs des Tétrapodes. V. Cotilosaures et Mésosaures.—Ann. Paléontol. (Vértebr.), 1974, t. 60, N 2, p. 171—215.
2163. *Ricqlès A., de* Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. VII. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes.—Ann. Paléontol. (Vértebr.), 1975, t. 61, N 1, p. 51—150.
2164. *Ricqlès A., de.* Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. VII. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes (Deuxième partie).—Ann. Paléontol. (Vértebr.), 1976, t. 62, N 1, p. 71—126.
2165. *Ricqlès A., de.* Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. VII. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes.—Ann. Paléontol. (Vértebr.), 1977, t. 63, N 1, p. 33—56.
2166. *Ricqlès A., de.* Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. VII. Sur la classification, la signification fonctionnelle, et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes (Troisième partie).—Ann. Paléontol. (Vértebr.), 1978, v. 64, N 1, p. 85—111.
2167. *Ricqlès A., de.* Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. VII. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. (Troisième partie fin.).—Ann. paleontol., (Vértebr.), 1978, t. 64, N 2, p. 153—184.
2168. *Ricqlès A., de.* La paléohistologie, simple jeu de l'esprit ou domaine scientifique a part entière? — Mem. Soc. Geol. France, 1980, t. 59, N 139, p. 163.
2169. *Rigby J. K.* Frequency curves and death relationships among fossils.—J. Paleontol., 1958, v. 32, N 5, p. 1007—1009.
2170. *Ritchie A., Gilbert-Tomlinson J.* First Ordovician vertebrates from Southern Hemisphere.—Alcheringa, 1977, v. 1, N 3, p. 351—368.
2171. *Roemer F.* Die Kreidebildungen von Texas und ihre organischen Einschüsse. Bonn, Marcus, 1852.
2172. *Rögl F., Hochuli P.* The occurrence of Bolboforma, a probable algal cyst, in the Antarctic Miocene of DSDP Leg 35.—Init. Repts. Deep Sea Drill. Proj., 1976, v. 35, p. 713—719.

2173. *Royer J.* Paléontologie générale. Paris, Masson, 1974.
2174. *Romer A. S.* Cartilage as embryonic adaption.—*Amer. Natur.*, 1942, v. 76, p. 384—404.
2175. *Romer A. S.* Origin of the amniote egg.—*Sci. Monthly*, 1957, v. 85, N 2, p. 57—63.
2176. *Rose C.* Ueber die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbeltiere.—*Anat. Anz.*, 1898, Bd. 14, N 1—3, S. 21—69.
2177. *Roselt G., Schneider W.* Cuticulae dispersae, ihre Merkmale, Nomenklatur und Klassifikation.—*Paläontol. Abh.*, 1969, Abt. B, Paläobotanik, Bd. 3, N 1, S. 1—128.
2178. *Rosenfeld A.* The sieve pores of *Cyprideis torosa* (Jones, 1850) from the Messinian Mavqium Formation in the coastal plain and continental shelf of Israel as an indicator of paleoenvironment.—*Isr. J. Earth-Sci.*, 1977, v. 26, N 3—4, p. 83—93.
2179. *Ross J. R. P.* Microarchitecture of body wall of extant cyclostome ectoprocts.—*Amer. Zool.*, 1977, v. 17, N 1, p. 93—105.
2180. *Rothwell G. W.* Evidence for a pollination — drop mechanism in Paleozoic pteridosperms.—*Science*, 1977, v. 198, N 4323, p. 1251—1252.
2181. *Rothwell G. W.* The Callistophytales (Pteridospermopsida): reproductively sophisticated Paleozoic gymnosperms.—*Rev. Palaeobot. and Palynol.*, 1981, v. 32, p. 103—121.
2182. *Rousset C.* La réserve géologique des Alpes de Haute-Provence.—*Géochroniques*, 1984, N 12, p. 11—12.
2183. *Roux M.* Microstructural analysis of the crinoid stem.—*Univ. Kansas Paleontol. Contrib. Paper*, 1975, N 75, p. 1—7.
2184. *Roux W.* Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen.—*Leipzig, Engelmann*, 1895, Bd. 1, 2.
2185. *Roux W.* Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen. *Leipzig, Engelmann*, 1912.
2186. *Rozanov A. Yu., Sayutina T.* Microstructure of certain algae, archaeocyathids and cribricyathids.—In: *Proc. Third N. Amer. Paleontol. Conv.*, 1982, v. 2, p. 453—455.
2187. *Rozkowska M.* Blastogeny and individual variations in the tetracoral colonies from the Devonian of Poland.—*Acta palaeontol. pol.*, 1960, v. 5, N 1, p. 3—64.
2188. *Rucker J. B., Valentine J. W.* Salinity response of trace elements concentration in *Crassostrea virginica*.—*Nature*, 1961, v. 190, N 4781, p. 1099—1100.
2189. *Rudwick M. J. S.* The feeding mechanism of the Permian brachiopod *Prorichthofenia*.—*Palaeontology*, 1961, v. 3, N 3, p. 450—471.
2190. *Rudwick M. J. S.* The inference of function from structure in fossils.—*Brit. J. Philos. Sci.*, 1964, v. 15, N 1, p. 27—40.
2191. *Rudwick M. J. S.* Living and fossil brachiopods. London, *Hatchinson Univ. Library, Biol. ser.*, 1970.
2192. *Runnegar B.* Oxygen requirements, biology and phylogenetic significance of the Late Precambrian worm *Dickinsonia* and the evolution of the burrowing habit.—*Alcheringa*, 1982, v. 6, p. 223—239.
2193. *Runnegar B., Pojeta J. J.* Molluscan phylogeny: the paleontological viewpoint.—*Science*, 1974, v. 186, N 4161, p. 311—317.
2194. *Ruse M.* Falsifiability, consilience, and systematics.—*Syst. Zool.*, 1979, v. 28, p. 530—536.
2195. *Rutten M. G.* Geological data on atmospheric history.—*Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1966, v. 2, N 1, p. 47—57.
2196. *Sabrodin W.* Leben im Präkambrium.—*Ideen des exacten Wiss.*, 1971, N 12, S. 835—842.
2197. *Sachs T.* A morphogenetic basis for plant morphology.—*Acta biotheoretica*, 1982, v. 31A, p. 118—131.
2198. *Saint-Hilaire G.* Sur le degré d'influence du monde ambiant pour modifier les formes animales, question intéressant l'origine des especes téléosauriennes et successivement celle des animaux de l'époque actuelle.—*Mém. Acad. Sci.*, 1833, t. 12, p. 63.

2199. *Samojloff J.* Palaeophysiology: the organic origin of some minerals occurring in sedimentary rocks.—*Miner. Mag.*, 1917, v. 18, N 84.
2200. *Sandberg C. A., Ziegler W.* Taxonomy and biofacies of important conodonts of Late Devonian styriacus-zone, United States and Germany.—*Geol. et Palaeontol.*, 1979, Bd. 13, S. 173—212.
2201. *Sandberg P. A., Schneidermann N., Wunder S. J.* Aragonitic ultrastructural relics in calcite-replaced Pleistocene skeletons.—*Nature, Phys. Sci.*, 1973, v. 245, N 148, p. 133—134.
2202. *Sattler R.* What is theoretical plant morphology.—*Acta biotheoretica*, 1978, v. 27, Suppl., *Folia biotheoretica*, N 7, p. 5—20.
2203. *Säve-Söderbergh G.* On the morphology of triassic Stegocephalians from Spitzbergen, and the interpretation of the endocranium in the Labirinthodontia.—*K. Svenska. Vetensk. Akad. Handl.*, 1936, 3 ser., Bd. 16, N 1, p. 1—181.
2204. *Säve-Söderbergh G.* On the dermal skulls of Lyrocephalus, Aphaneamma and Benthosaurus, labyrinthodonts from the Triassic of Spitsbergen and N. Russia.—*Bull. Geol. Inst. Uppsala*, 1937, v. 27, p. 189—208.
2205. *Säve-Söderbergh G.* Notes on the trigeminal musculature in non-mammalian tetrapods.—*Nova acta Soc. Sci. Upsaliensis*, 1945, ser. 4, v. 13, N 7, p. 3—59.
2206. *Scamoni A.* Vegetationseinheiten und Binnenstruktur der Art.—In: *Widerspiegelung Binnenstruktur und Dynamik Art. in Bot.* Berlin, 1974, S. 69—81.
2207. *Schade W.* Archaeopteryx lithographica — eine Mosaikform?—*Elem. Naturwiss.*, 1980, Bd. 1, S. 14—32.
2208. *Schaeffer B.* Differential ossification in the fishes.—*Trans. N. Y. Acad. Sci.*, 1961, ser. 2, v. 23, N 6, p. 501—505.
2209. *Schaeffer B.* Cretaceous fishes from Bolivia, with comments on pristin evolution.—*Amer. Mus. Novit.*, 1963, N 159, p. 1—20.
2210. *Schaeffer B.* The rhipidistian — amphibian transition.—*Amer. Zool.*, 1965, v. 5, p. 267—276.
2211. *Schaeffer B.* Interrelationships of chondrosteans.—In: *Interrelationships of fishes*/Ed. P. H. Greenwood, R. S. Miles, C. Patterson. *Zool. J. Linnean Soc. London*, 1973, suppl. N 1, p. 207—226.
2212. *Schäfer W.* *Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee.* Senckenber-Buch 41. Frankfurt am M., Kramer, 1962.
2213. *Schäfer W.* *Forschungsanstalt zur Meeresgeologie und Meeresbiologie Senckenberg in Wilhelmshaven.*—*Senckenberg. lethaea*, 1967, Bd. 48, N 3—4, S. 191—217.
2214. *Schäfer W.* Fossilien, Objekte der Erkenntnis, der Praxis und der Bildung.—*Natur und Museum*, 1976, Bd. 106, N 3, 4.
2215. *Schäfer W.* Fossilien. Bilder und Gedanken zur paläontologischen Wissenschaft. Frankfurt am M., Kramer, 1980.
2216. *Schaffer J.* Die Stützgewebe.—*Hand. mikr. Anat. Menschen*, herausg. W. Möllendorf, 1930, Bd. 2.
2217. *Schaffer J.* *Lehrbuch der Histologie und Histogenese.* Berlin, 3 aufl., 1933.
2218. *Schallreuter R.* Ordovizische Problematika. 11. Microancientia gen. nov.—*Paläontol. Z.*, 1980, Bd. 54, N 3—4, S. 313—318.
2219. *Schenk H. G.* Guiding principles in stratigraphy.—*J. Geol. Soc. India*, 1961, v. 2, p. 1—10.
2220. *Schiffmann E., Martin G. R., Miller A. J.* Matrices that calcify.—In: *Biological calcification, cellular and molecular aspects.* New York, Appleton-Century-Crofts, 1970, p. 27—67.
2221. *Schindewolf O.* Zur Kenntnis der Polycycoelien und Pterophyllen. Eine Studie über den Bau der «Tetrakorallen» und ihre Beziehungen zu den Madreporarien.—*Abh. Reichsanstalts Bodenforsch.*, 1942, N. F., N 204.
2222. *Schindewolf O.* Wesen und Geschichte der Paläontologie.—In: *Probleme der Wissenschaft in Vergangenheit und Gegenwart*, Bd. 9. Berlin, 1948.
2223. *Schindewolf O.* Grundfragen der Paläontologie. Geologische Zeiteinsung. Organische Stammesentwicklung. Biologische Systematik. Stuttgart, Springer, Verl., 1950.

2224. *Schindewolf O.* Der Zeitfactor in Geologie und Paläontologie. Stuttgart. Schweizerbart Verl., 1950.
2225. *Schindewolf O.* Pilze in oberjurassischen Ammonites — Schalen. — Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abh., 1963, Bd. 118, N 2, S. 177—181.
2226. *Schlanker C. M., Leismen G. A.* The herbaceous Carboniferous lycopod *Selaginella fraiponti* Comb. nov. — Bot. Gazette, 1969, v. 130, N 1, p. 35—41.
2227. *Schmidt H.* Morphogenèse et morphographie en paléontologie. — Bull. Soc. géol. France, 1959, ser. 7, t. 1, N 7, p. 641—644.
2228. *Schmidt W. J.* Bau und Bildung der Perlmuttermasse. — Zool. Jahrb. Abt. Anat. und Ontog. Tiere, 1923, Bd. 45, S. 1—148.
2229. *Schmidt W. J.* Polarisationsoptische Untersuchung Schmelzartiger Aussenschichten des Zahnbeins von Fischen. — Z. Zellforsch., 1938, Bd. 28, H. 5, S. 761—783.
2230. *Schmidt W. J.* Polarisationsoptische Untersuchung Schmelzartiger Aussenschichten des Zahnbeins von Fischen. II. Das parzellartige Dentin (Durodentine) der Selachier. — Z. Zellforsch., 1940, Bd. 30, S. 235—272.
2231. *Schmidt W. J.* Faserung und Durodentin — Metaplasie bei Fischzähnen. — Anat. Anz., 1958, Bd. 105, S. 349—360.
2232. *Schopf J. W.* Microflora of the Bitter Springs Formation, late Precambrian, S. Australia. — J. Paleontol., 1968, v. 42, N 3, p. 651—688.
2233. *Schopf J. W.* Organically preserved Precambrian microorganisms. — North. Amer. Paleontol. Conv. Proc., Part H, 1971, p. 1013—1057.
2234. *Schopf J. W.* Evolutionary significance of the Bitter Springs (late Precambrian) microflora. 24 Internat. Geol. Congr. Proc. Section 1, Precambrian Geol., 1972, p. 68—77.
2235. *Schopf J. M.* Modes of fossil preservation. — Rev. Palaeobot. and Palynol., 1975, v. 20, N 1—2, p. 27—53.
2236. *Schopf J. W.* Precambrian paleobiology: problems and perspectives. — In: Annu. Rev. Earth and Planet. Sci. v. 3. Palo Alto, Calif., 1975, p. 213—249.
2237. *Schopf J. W.* Biostratigraphic usefulness of stromatolitic Precambrian microbiotas: a preliminary analysis. — Precambrian Res., 1977, v. 5, p. 143—173.
2238. *Schopf J. M.* Unstated requirements in nomenclature for plant fossils. — Taxon, 1978, v. 27, N 5—6, p. 485—488.
2239. *Schopf J. W.* The origin and Archean evolution of life. — In: The primitive Earth revisited/Ed. M. D. Hickman. Oxford, Ohio, Dept. Geol. Miami Univ., 1980, p. 94—103.
2240. *Schopf J. M.* Major stages in the development of Precambrian ecosystems. — В кн.: 27. Междунар. геол. конгр. Москва, 4—14 авг. 1984. Тез докл. Т. 1. М., 1984, с. 308.
2241. *Schopf J. W., Barghoorn E. S.* Microorganisms from the Late Precambrian of South Australia. — J. Paleontol., 1969, v. 43, N 1, p. 111—118.
2242. *Schopf J. W., Blacic J. M.* New microorganisms from the Bitter Springs Formation (Late Precambrian) of the northcentral Amadeus Basin, Australia. — J. Paleontol., 1971, v. 45, N 6, p. 925—960.
2243. *Schopf J. W., Oehler D. Z.* How old are the eucariotes? — Science, 1976, v. 193, N 4247, p. 47—49.
2244. *Schopf J. W., Wilson L. R., Bentall R.* An annotated synopsis of Paleozoic fossil spores and the definition of generic groups. — Illinois Geol. Surv. Rept. Invest., 1944, N 91, p. 1—73.
2245. *Schultze H.-P.* Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoischer Actinopterygier (übergang von Ganoid-zu Rund-Schuppen). — Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abh., 1966, Bd. 126, N 3, S. 232—341.
2246. *Schultze H.-P.* Die Faltenzähne der rhipidistien Crossopterygiier, der Tetrapoden und der Actinopterygier — Gattung *Lepidosteus*. — Palaeontogr. Ital., 1969, Bd. 69, p. 63—136.
2247. *Schultze H.-P.* Folded teeth and the monophyletic origin of tetrapods. — Amer. Mus. Novit., 1970, N 2408, p. 1—10.
2248. *Schultze H.-P.* Ausgangsform und Entwicklung der rhombischen Schup-

pen der Osteichthyes (Pisces).—Paläontol. Z., 1977, Bd. 51, N 3—4, S. 152—168.

2249. *Schwanitz F.* Genetik und Evolutionforschung bei Pflanzen.—In: Die Evolution der Organismen. Bd. 2. Stuttgart, Fischer, 1974.

2250. *Schweitzer H.-J.* Über *Bergeria mimerensis* und *Protolapidodendropsis pulchra* aus dem Devon Westspitzbergens.—Palaeontographica, 1965, Bd. B115, N 4—6, S. 117—138.

2251. *Schweizer V. B.* Zur Lebensweise und Entwicklung von *Plicatula spinosa* Sowerby (Lamellibranchiata).—Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh., 1969, N 1, S. 40—45.

2252. *Scott A. C.* A review of the ecology of Upper Carboniferous plant assemblages, with new data from Strathclyde.—Palaeontology, 1977, v. 20, N 2, p. 447—473.

2253. *Scott A. C.* The ecology of some Upper Palaeozoic floras.—In: The terrestrial environment and the origin of land vertebrates/Ed. A. L. Panchen. London—New York; Acad. Press, 1980, p. 87—115 (Systematics Assoc. Spec. Vol., N 15).

2254. *Scott A. C., Taylor T. N.* Plant/animal interaction during the Upper Carboniferous.—Bot. Rev., 1983, v. 19, N 3, p. 259—307.

2255. *Scott D. H.* Studies in fossil botany. Vol. 2. Spermatophyta. London, A. & C. Black, 1923.

2256. *Scott G. H.* Tempo and stratigraphic record of speciation in *Globorotalia punctulata*.—J. Foraminiferal Res., 1982, v. 12, N 1, p. 1—12.

2257. *Scrutton C. T.* Periodicity in Devonian coral growth.—Palaeontology, 1965, v. 7, N 4, p. 552—558.

2258. *Scrutton C. T.* New offset-associated structures in some Carboniferous rugose corals.—Lethaia, 1983, v. 16, N 2, p. 129—144.

2259. *Sedgwick A.* The influence of Darwin on the study of animal embryology.—In: Darwin and modern science/Ed. A. C. Seward. Cambridge, 1910, p. 171—184.

2260. *Seifert W. K.* Steranes and terpanes in kerogen pyrolysis for correlation of oils and source rocks.—Geochim. et cosmochim. acta, 1978, v. 42, N 3, p. 473—484.

2261. *Seilacher A.* Ueber die Methoden der Palichnologie.—Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abh., 1953, Bd. 96, S. 421.

2262. *Seilacher A.* Der Beginn des Kambrium als biologische Wende.—Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abh., 1956, Bd. 103, N 1—2, S. 155—180.

2263. *Seilacher A.* Fossilien als Strömungsanzeiger.—Natur und Heimat, 1959, Bd. 67, N 5, S. 170—177.

2264. *Seilacher A.* Lebensspuren als Leitfossilien.—Geol. Rundsch., 1960, Bd. 49, S. 41—50.

2265. *Seilacher A.* Form und Funktion des Trilobiten-Daktylus.—Paläontol. Z., 1962, Bd. 36, S. 218—227.

2266. *Seilacher A.* Sedimentological classification and nomenclature of trace fossils.—Sedimentology, 1964, v. 3, p. 253—256.

2267. *Seilacher A.* Biogenic sedimentary structures.—In: Approaches to paleoecology/Ed. J. Imbrie, N. D. Newell. New York—London—Sydney, J. Wiley and sons, 1964, p. 296—316.

2268. *Seilacher A.* Bathymetry of trace fossils.—Mar. Geol., 1967, v. 5, N 5—6, p. 413—428.

2269. *Seilacher A.* Swimming habits of belemnites recorded by boring barnacles.—Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1968, v. 4, N 4, p. 279.

2270. *Seilacher A.* Cruziana stratigraphy of «non-fossiliferous» Palaeozoic sandstones.—In: Trace fossils/Ed. T. P. Crimes, J. C. Harper. Geol. J., Spec. issue 3. Liverpool, Seel House Press, 1970, p. 447—476.

2271. *Seilacher A.* Flysh trace fossils: evolution of behavioral diversity in the deep-sea.—Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh., 1974, N 4, S. 233—245.

2272. *Seilacher A.* Pattern analysis of Paleodictyon and related fossils.—In: Trace fossils 2/Ed. T. P. Crimes, J. C. Harper. Geol. J., Spec. issue 9. Liverpool, Seel House Press, 1977, p. 289—334.

2273. *Seilacher A., Wiesenauer E.* Preservational and adaptational history of belemnites.— *Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abh.*, 1978, Bd. 157, N 1—2, S. 145—149.
2274. *Sepkoski J. J., Jr.* A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. I. Analysis of marine orders.— *Palaeobiology*, 1978, v. 4, N 3, p. 233—251.
2275. *Sepkoski J. J., Jr.* A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria.— *Paleobiology*, 1979, v. 5, N 3, p. 222—251.
2276. *Sepkoski J. J., Jr.* A factor analysis description of the Phanerozoic marine fossil record.— *Paleobiology*, 1981, v. 7, N 1, p. 36—53.
2277. *Sepkoski J. J., Jr.* A compendium of fossil marine families.— *Milwaukee Public. Mus. Contr. Biol. and Geol.*, 1982, N 51.
2278. *Sepkoski J. J., Jr.* A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinctions.— *Paleobiology*, 1984, v. 10, N 2, p. 246—267.
2279. *Severcov A. N.* Morphologische gesetzmässigkeiten der Evolution. Jena, Fischer, 1931.
2280. *Seymour R. S.* Dinosaur eggs: the relationships between gas conductance through the shell, water loose during incubation and clutch size.— *Mem. Soc. géol. France*, 1980, t. 59, N 139, p. 177—184.
2281. *Shabica C. W.* Pennsylvanian sedimentation in Northern Illinois: examination of delta model.— In: *Mazon Creek fossils*/Ed. M. N. Nitecki. New York — San Francisco — London, Academic Press, 1979, p. 13—40.
2282. *Shaposhnikov G. Ch.* Populations and species in aphids and the need for a universal species concept. Ottawa, Agriculture Canada, 1981.
2283. *Sheldon R. W.* Fossil communities with multi-modal size — frequency distributions.— *Nature*, 1965, v. 206, N 4991, p. 1336—1338.
2284. *Siewing H.* Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. Hamburg — Berlin, 1969.
2285. *Signor P. W.* Species richness in the Phanerozoic: an investigation of sampling effects.— *Paleobiology*, 1978, v. 4, N 4, p. 394—406.
2286. *Silberling N. J., Nichols K. M.* Phylogenetic patterns among Middle Triassic ammonites.— *Riv. ital. paleontol. e stratigr.*, 1979, v. 85, N 3—4, p. 737—739.
2287. *Simpson G. G.* The major features of evolution. New York, Columbia Univ. Press, 1953.
2288. *Simpson G. G.* Mesozoic mammals and the polyphyletic origin of mammals.— *Evolution*, 1959, v. 13, N 3, p. 405—414.
2289. *Simpson G. G.* Principles of animal taxonomy. New York, Columbia Univ. Press, 1961.
2290. *Singh I. B.* Primary sedimentary structures in Praecambrian quartzites of Telemark, Southern Norway and their environmental significance.— *Norsk Geol. Tidsskr.*, 1969, v. 49, p. 1—31.
2291. *Skeletal growth of aquatic organisms. Biological records of environments change*/Ed. D. C. Rhoads, R. L. Lutz. New York — London, Plenum Press, 1980 (Topics in geobiology, v. 1).
2292. *Skelton P. W.* Functional morphology of the Hippuritidae.— *Lethaia*, 1976, v. 9, N 1, p. 83—100.
2293. *Skelton P. W.* The evolution of functional design in rudists (Hippuritacea) and its taxonomic implications.— *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, 1978, v. B284, p. 305—318.
2294. *Skelton P. W.* Preserved ligament in radiolitic rudist bivalve and its implication of mantle marginal feeding in the group.— *Paleobiology*, 1979, v. 5, N 2, p. 90—106.
2295. *Smith J. P.* The biogenetic law from the standpoint of paleontology.— *J. Geol.*, 1900, v. 8, N 1, p. 413—425.
2296. *Smith J. W.* Collagen fibre patterns in mammalian bone.— *J. Anat.*, 1960, v. 94, p. 329—343.
2297. *Smith M. M.* Growth histogenesis and microstructure of petrodentine in extant and fossil dipnoan dentition.— In: *Evolution and biogeography of early vertebrates. A specialist Symp.* Sydney and Canberra, 1983, p. 34—35.

2298. Šnajdr M. Pathological neoplasms in the fringe of Bohemoharpes (Tri-lobita).—Věstn. Ústřed. ústavu geol., 1978, v. 53, N 5, p. 301—304.
2299. Šnajdr M. Note on the regenerative ability of injured trilobites.—Věstn. Ústřed. ústavu geol., 1979, v. 54, N 3, p. 171—173.
2300. Sneath P. H. A., Sokal R. R. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. San Francisco, Freeman, 1973.
2301. Sognaes R. F. Mechanism of hard tissue destruction.—Amer. Assoc. Adv. Sci., Publ., 1963.
2302. Sokal R. R., Sneath P. H. A. Principles of numerical taxonomy. San Francisco, Freeman, 1963.
2303. Sokolov B. S., Fedonkin M. A. The Vendian as the terminal system of the Precambrian.—Episodes, 1984, v. 7, N 1, p. 12—19.
2304. Sorauf J. E. Microstructure and formation of dissepiments in the skeleton of the recent Scleractinia (Hexacorals).—Biomineralization, 1970, Bd. 2, S. 1—22.
2305. Sorauf J. E. Skeletal microstructure and microarchitecture in Scleractinia (Coelenterata).—Palaeontology, 1972, v. 15, N 1, p. 88—107.
2306. Sormus L., Carlos E., de M. B. Polymorphism in the desmid Micrasterias pinnatifida and its taxonomical implications.—J. Phycol., 1974, v. 10, N 3, p. 274—279.
2307. Sornay J. Nautilé fossile a coquille anormale.—Bull. Mus. nat. Hist. Natur., 1955, t. 27, N 3, p. 260—261.
2308. Speden J. C. Paleocology and the study of fossil benthic assemblages and communities.—N. Z. J. Geol. and Geophys., 1966, v. 9, N 4, p. 408—423.
2309. Spiegler D. Voorthuyseniella (Problematica) im Oligo—Miozän NW-Deutschlands (Das Nord-westdeutsche Tertiärbecken, Beitrag N 14).—Geol. Jahrb., 1976, Bd. A30, S. 3—19.
2310. Spinar Z. Some further results of the study of Tertiary frogs in Czechoslovakia.—Cas. mineral. a geol., 1966, t. 11, N 4, p. 431—440.
2311. Spinar Z. V. Tertiary frogs from Central Europe. Prague, Academia, 1972.
2312. Sprechmann P. Paleocommunities and paleobathymetry of Maastrichtian sublittoral benthic foraminifera from Western Europe.—Neues Jahrb. und Paläontol. Abh., 1981, Bd. 162, N 2, S. 188—230.
2313. Squire A. D. Discovery of Late Precambrian trace fossils in Jersey, Channel Islands.—Geol. Mag., 1973, v. 110, N 3, p. 223—226.
2314. Stach F., Pickhardt W. Pilzreste (Sclerotinit) in paläozoischen Steinkohlen.—Paläontol. Z., 1957, Bd. 31, S. 139—162.
2315. Staff H. Zur Siphonalsymmetrie der Juraammoniten.—Z. Ungar. Geol. Ges., 1909, Bd. 39, S. 489—501.
2316. Stanley S. M. Why clams have the shape they have: an experimental analysis of burrowing.—Paleobiology, 1975, v. 1, N 1, p. 48—58.
2317. Stanley S. M. Adaptive themes in the evolution of the Bivalvia (Mollusca).—Annu. Rev. Earth and Planet. Sci., v. 3, Palo Alto, Calif., 1975, p. 361—385.
2318. Stanley S. M. Macroevolution. San Francisco, Freeman, 1979.
2319. Starrett P. H. Evolutionary patterns in larval morphology.—In: Evolutionary biology of the anurans/Ed. J. L. Vial. Columbia, 1973, p. 251—271.
2320. Stasinska A. Structure and blastogeny of Palaeofavosipora clausa (Lindström), Tabulata, Silurian.—Acta palaeontol. pol., 1976, v. 21, N 4, p. 365.
2321. Statoliths of one fossil and four living squids (Gonatidae: Cephalopoda)/M. R. Clarke, J. E. Fitch, T. Kristensen et al.—J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 1980, v. 60, N 2, p. 329—347.
2322. Stebbins G. L. Flowering plants. Evolution above the species level. Cambridge, Mass., Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1974.
2323. Steenis C. G. Plant speciation in Malesia, with special reference to the theory of non-adaptive saltatory evolution.—Biol. J. Linn. Soc., 1969, v. 1, p. 97—133.
2324. Steinecke F. Leitformen und Leitfossilien des Zahlaubruchs. Die Bedeutung der fossilen Mikroorganismen für die Erkenntnis der Nekrocönosen eines Meeres.—Bot. Arch., 1927, Bd. 19, N 5—6.

2325. *Steininger F.* Zur Kenntnis fossiler Euselachier — Eikapseln aus dem Ober Oligozän von Mitteleuropa. — Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläontol. und histor. Geol., 1966, H. 6, S. 37—49.
2326. *Steinmann G.* Paläontologie und Abstammungslehre. Freiberg, 1899.
2327. *Steinmann G.* Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. Leipzig, Engelmann, 1908.
2328. *Stensiö E. A.* On the head of the macropetalichthyds with certain remarks on the head of other arthrodires. — Field Mus. Natur. Hist. Publ., 1925, N 232, Geol. ser., N 4, p. 87—197.
2329. *Stensiö E. A.* The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. 1. Cephalaspidae. — Skr. Svalbard Nordishavet, 1927, v. 12.
2330. *Stensiö E. A.* The sensory lines and dermal bones of the cheek in fishes and amphibians. — K. Svenska Vetensk. Akad. Handl., 1947, ser. 3, v. 24, N 3.
2331. *Stensiö E. A.* Les Cyclostomes fossiles ou Ostracoderms. — In: Traité de Zoologie, 1958, t. 13 (A), p. 173—425.
2332. *Stensiö E. A.* Permian vertebrates. — In: Geology of the Arctic, v. 1. Toronto, 1961, p. 231—247.
2333. *Stensiö E. A.* Origine et nature des écailles placoides et des dents. — Colloq. int. CNRS, 1962, N 104, p. 75—85.
2334. *Stephan P.* Recherches histologiques sur la structure du tissu osseux poissons. — Bull. sci. France et Belg., 1900, t. 33, p. 289—429.
2335. *Stewart W. N.* Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge et al., Cambridge Univ. Press, 1983.
2336. *Steyaert J., Baillieux E. M.* The structure of Eucampia balaustium Castr. as revealed by the stereoscaning electron microscope. — Nova Hedwigia. Z. Kryptogamenk., 1975, Bd. 26, N 1, S. 195—204.
2337. *Stidd B. M., Cosentino K.* Albugo-like oogonia from the American Carboniferous. — Science, 1975, vol. 190, N 4219, p. 1092—1093.
2338. *Stochastic models of phylogeny and the evolution of diversity* D. M. Raup, S. J. Gould, T. J. M. Schopf et al. — J. Geol., 1973, v. 81, N 4, p. 525—542.
2339. *Stockmarr J.* Species identification of *Ulmus* pollen. — Dan. geol. unders., 1970, Raekke 4, v. 4, N 11.
2340. *Stockton W. L., Cowen R.* Stereoscopic vision in one eye: paleophysiology of the schizochroal eye of trilobites. — Paleobiology, 1976, v. 2, N 4, p. 304—345.
2341. *Storch D.* Sphenophyllum-Arten aus drei intramontanen Karbonbecken — pflanzengeographische Besonderheiten im mitteleuropäischen Karbon. — Schrift. Geol. Wiss. Berlin, 1980, N 16, S. 171—273.
2342. *Studnička F. K.* Das Gewebe der Chorda dorsalis und die Klassifikation der sogenannten «Stützgewebe». — Anat. Anz., 1911, Bd. 38, N 20—21, S. 497—513.
2343. *Sturtevant A. K.* Inheritance of direction of coiling in *Limnaea*. — Science, 1923, v. 58, N 1501, p. 269—270.
2344. *Šusta V.* Lepidodendron a opadávní polštářků jeho kůry. — Rozpr. II Třidy České Akad., 1924, r. 33, N 41, p. 1—6.
2345. *Swain F. M., Bratt J. M., Kirkwood S.* Carbohydrates from Precambrian and Cambrian rocks and fossils. — Geol. Soc. Amer. Bull., 1970, v. 81, N 2, p. 499—504.
2346. *Sylvestr-Bradley P. C.* The new palaeontology. — In: The species concept in paleontology. Systematics Assoc. Publ. 2. London, 1956, p. 1—8.
2347. *Sylvestr-Bradley P. C.* The description of fossil populations. — J. Paleontol., 1958, v. 32, N 1, p. 214—235.
2348. *Symons F., Ringele A.* Study of time-related variability within the genus *Astarte* (Bivalvia): a multivariate approach. — J. Int. Assoc. Math. Geol., 1976, v. 8, N 2, p. 113—136.
2349. *Szalay F. S.* Ancestor, descendant, sister groups, and testing of phylogenetic hypotheses. — Syst. Zool., 1977, v. 26, p. 12—18.
2350. *Szalay F. S.* Functional analysis and the practice of the phylogenetic

method as reflected by some mammalian studies.—*Amer. Zool.*, 1981, v. 21, p. 37—45.

2351. Szöör G. Fossil age determination by thermal analysis.—*J. Therm. Anal.*, 1982, v. 23, N 1—2, p. 83—91.

2352. Tan B. K. Determination of strain ellipses from deformed ammonoids.—*Tectonophysics*, 1973, v. 16, N 1—2, p. 89—101.

2353. Tanabe K. Functional evolution of *Otoscapites peurculus* (Jimbo) and *Scaphites planus* (Yabe), Upper Cretaceous ammonoids.—*Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ.*, 1977, v. D23, N 3, p. 367—407.

2354. Tappan H. The paleobiology of plant protists. Oxford, Freeman, 1980.

2355. Tarlo L. B. The Downtonian ostracoderm *Corvaspis* Woodward, with notes on the development of dermal plates in Heterostaci.—*Palaeontology*, 1960, v. 3, N 2, p. 217—226.

2356. Tarlo L. B. Lignes évolutives chez les Ostracodermes Hétéostraces.—*Colloq. int. CNRS*, 1962, N 104, p. 31—37.

2357. Tarlo L. B. The classification and evolution of the Heterostraci.—*Acta palaeontol. pol.*, 1962, v. 7, N 1—2, p. 249—290.

2358. Tarlo L. B. Aspidin: the precursor of bone.—*Nature*, 1963, v. 199, N 4888, p. 46—48.

2359. Tarlo L. B. Vertebrate. Hard tissues. London and Winchester, The Wykeham science series, 1974.

2360. Tarlo L. B., Mercer J. R. Histology of Dinosaur bone.—In: 16-th Symp. of vertebrate paleontology and comparative anatomy. Reading, 1968.

2361. Tasch P. Information theory applied to invertebrate fossils.—*Trans. Kansas. Acad. Sci.*, 1969, v. 72, N 1—4, p. 195—202.

2362. Tasnádi-Kubacska A. Paläopatologie. Jena, Fischer, 1962, Bd. 1.

2363. Taylor J. D. The structural evolution of bivalve shell.—*Palaeontology*, 1973, v. 16, N 3, p. 519—534.

2364. Taylor J. D., Kennedy W. J., Hall A. The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. Introduction. Nuculacea — Trigonicea.—*Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool.*, 1969, Suppl. 3.

2365. Taylor J. D., Kennedy W. J., Hall A. The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. 11. Lucinacea — Clavagelacea, Conclusion.—*Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Zool.*, 1973, v. 22, p. 255—294.

2366. Taylor P. D. The spiral bryozoan *Terebellaria* from the Jurassic of southern England and Normandy.—*Palaeontology*, 1978, v. 21, N 2, p. 357—391.

2367. Taylor P. D. The inference of extrazooïdal feeding currents in fossil bryozoan colonies.—*Lethaia*, 1979, v. 12, N 1, p. 47—56.

2368. Taylor T. N. Fossil Ubisch bodies.—*Trans. Amer. Microscop. Soc.*, 1976, v. 95, N 1, p. 133—136.

2369. Taylor T. N. The ultrastructure and reproductive significance of Monoletes (*Pteridospermales*) pollen.—*Canada J. Bot.*, 1978, v. 56, N 2, p. 3105—3118.

2370. Taylor T. N. Palaeobotany. An introduction to fossil plant biology. New York e. a., McGraw-Hill, 1981.

2371. Termier H., Termier G. La notion de migration en paléontologie.—*Geol. Rundsch.*, 1956, Bd. 45, N 1, p. 26—42.

2372. Thayer C. W. Size-frequency and population structure of brachiopods.—*Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1975, v. 17, N 3, p. 139—148.

2373. The evolutionary significance of the exine/Ed. J. K. Ferguson, J. Müller.—*Linnean Soc. Sympos. Ser.*, 1976, N 1.

2374. The mechanisms of mineralization in the invertebrates and plants/Ed. N. Watabe, K. M. Wilbur. Univ. South Carolina Press, 1976.

2375. The role of development in macroevolutionary change/P. F. Maderson, P. Alberch, B. C. Goodwin et al.—In: *Evolution and development*/Ed. J. T. Bonner. Heidelberg, Springer Verlag, 1982, p. 279—312.

2376. Thomas G. The species conflict-abstracts and their applicability.—In: *The species concept in paleontology*. Systematics Assoc. Publ. 2. London, 1956, p. 17—31.

2377. *Thomasset J. J.* Recherches sur les tissus dentaires des poissons fossiles.—Arch. Anat., Hist., et Embriol., 1930, t. 11, p. 5—153.

2378. *Thomasson M.* Remarques sur la végétation des environs du Tuléar (Sud-Ouest Malgache). II. Superficie foliaire et ramification chez les végétaux ligneux.—Candolea, 1972, t. 27, N 1, p. 7—13.

2379. *Thompson D. W.* On growth and form. Cambridge Univ. Press, 1942.

2380. *Thompson J.* Errant polychaetes (Annelida) from the Pennsylvanian Essex fauna of Northern Illinois.—Palaeontographica, 1979, Bd. A163, N 4—6, S. 169—199.

2381. *Thompson J., Walton A.* Redetermination of chronology of Aldabra atoll by $^{230}\text{Th}/^{234}\text{U}$ dating.—Nature, 1972, v. 240, N 5377, p. 145—146.

2382. *Tiffney B. H., Barghoorn E. S.* The fossil record of the Fungi.—Occas. Pap. Farlow Herbar. Cryptogam. Bot., 1974, N 7, p. 1—42.

2383. *Tihen J.* A new Pliocene species of Ambystoma, with remarks on other fossil ambystomatids.—Contrib. Univ. Michigan Mus. Paleontol., 1955, v. 12, p. 229—244.

2384. *Tintant H.* Les Kosmocératidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. Publ. Univ. Dijon, 1963, N 29.

2385. *Tipnis R. S.* Fused clusters of Ptiloncodus simplex Harris; an Ordovician phosphatic microfossil.—Pap. Geol. Surv. Canada, 1979, N 79—1C, p. 51—54.

2386. *Tipper J. C.* A method for the quantitative estimation of the faunal content of well cemented fossiliferous rocks.—J. Paleontol., 1976, v. 50, N1, p. 175—179.

2387. *Tissot B., Welte D.* Petroleum formation and occurrence. Berlin, Springer-Verlag, 1978.

2388. *Tomes C. S.* On the structure and development of vascular dentine.—Philos. Trans. Roy. Soc. London, 1878, v. 169, p. 25—44.

2389. *Tomba A.* Fossil eggs of the land snail genus Vallonia (Pulmonata: Valloniidae).—Nautilus, 1976, v. 90, N 1, p. 5—7.

2390. *Toots H.* Sequence of disarticulation in mammalian skeletons.—Contribs. Geol., 1965, v. 4, N 1, p. 37—39.

2391. *Topography and tectonics of the Taconic outer trench slope as revealed through gradient analysis of fossil assemblages/J. L. Cisne, D. E. Karig, B. D. Rabe et al.*—Lethaia, 1982, v. 15, N 3, p. 229—246.

2392. *Towe K. M.* Echinoderm calcite: single crystal or polycrystalline aggregate.—Science, 1967, v. 157, N 3792, p. 1048—1050.

2393. *Tozer E. T.* Marine Triassic faunas of North America; their significance for assessing plate and terrane movements.—Geol. Rundsch., 1982, Bd. 71, N 3, S. 1077—1104.

2394. *Travis D. F.* Structural features of mineralization from tissue to macro-molecular levels of organization in the decapod Crustacea.—Ann. N. Y. Acad. Sci., 1963, v. 169, p. 177—245.

2395. *Travis D. F.* The comparative ultrastructures and organization of five calcified tissues.—In: Biological calcification, cellular and molecular aspects. New York, 1970, p. 203—311.

2396. *Trewin N. H.* Sorting of bivalve populations in a beach environment.—Geol. J., 1973, v. 8, N 2, p. 307—316.

2397. *Troll W.* Organisation und Gestalt in Bereich der Blüte.—Monogr. Gesamtgeb. wiss. Bot., Bd. 1. Berlin, 1928.

2398. *Truemann A. E.* The ammonite body chamber, with special reference to the buoyancy and mode of life of the living ammonite.—Quart. J. Geol. Soc., 1941, v. 96, p. 339—383.

2399. *Turekian K. K.* The marine geochemistry of strontium.—Geochim. et cosmochim. acta, 1964, v. 28, p. 1479—1496.

2400. *Tyler C.* Avian egg shells: their structure and characteristics.—In: International review of general and experimental zoology. New York and London, Academic Press, 1969, v. 4, p. 81—130.

2401. *Udvardi M. D. F.* Dynamic zoography. With special reference to land animals. New York, van Nostrand Reinhold, 1969.

2402. *Ueno J.* Studies on pollen grains of Gymnospermae. Concluding remarks

to the relationships between Coniferae.—J. Inst. Polytechn. Osaka City Univ., ser. D, 1960, v. 11, p. 109—136.

2403. *Uexküll J., Kriszat G.* Streifzuge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Berlin, Springer, 1934.

2404. *Urbanek A.* An attempt at biological interpretation of evolutionary changes in graptolite colonies.—Acta palaeontol. pol., 1960, v. 5, N 2, p. 127—234.

2405. *Urbanek A.* On generation and regeneration of cladia in some Upper Silurian monograptids.—Acta palaeontol. pol., 1963, v. 8, N 2, p. 135—254.

2406. *Urbanek A.* On the morphology and evolution of the Cucullograptinae (Monograptidae, Graptolithina).—Acta palaeontol. pol., 1966, v. 11, N 3—4, p. 292—544.

2407. *Urbanek A.* Neocucullograptinae n. subfam. (Graptolithina) — their evolutionary and stratigraphic bearing.—Acta palaeontol. pol., 1970, v. 15, N 2—3, p. 163—388.

2408. *Urbanek A.* Organizacja i ewolucja kolonii u graptolitów.—Kosmos (PRL), 1971, v. A20, N 5, p. 409—424.

2409. *Urbanek A.* Ultrastructure of microfuselli and the evolution of graptolite skeletal tissues.—Acta palaeontol. pol., 1976, v. 21, N 4, p. 315—331.

2410. *Urbanek A.* Some remarks on colony organisation in graptolites.—Acta palaeontol. pol., 1978, v. 23, N 4, p. 631—635.

2411. *Urbanek A., Mierzejewski P.* Ultrastructure of the tuboid graptolite tubotheca.—Paläontol. Z., 1982, Bd. 56, N 1—2, S. 87—93.

2412. *Urbanek A., Towe K. M.* Ultrastructural studies on graptolites. I. The periderm and its derivatives in the Dendroidea and in Mastigograptus.—Smiths. Contribs. Paleobiol., 1974, N 20.

2413. *Urey H. C.* The thermodynamic properties of isotopic substances.—J. Chem. Soc., 1947, p. 562—581.

2414. *Vachard D., Telliez-Giron C.* Epines de brachiopodes Reticulariacea dans les microfacies du Paléozoïque supérieur.—Rev. Inst. Mex. Petrol., 1978, v. 10, N 2, p. 16—31.

2415. *Valentine J. W.* Biogeographic units as biostratigraphic units.—Amer. Assoc. Petrol. Geol. Bull., 1963, v. 47, N 3, pt. 1, p. 457—466.

2416. *Valentine J. W.* Evolutionary paleoecology of marine biosphere. New Jersey, Prentice Hall, 1973.

2417. *Valentine J. W.* Determinants of diversity in higher taxonomic categories.—Paleobiology, 1980, v. 6, N 4, p. 444—450.

2418. *Van Straelen V. E.* Les oeufs de reptiles fossiles.—Paleobiologica, 1928, Bd. 1, S. 295—312.

2419. *Van Valen L.* Variation genetics of extinct animals.—Amer. Natur., 1969, v. 103, N 931, p. 193—224.

2420. *Van Valen L. M.* A natural model for the origin of some higher taxa.—J. Herpetol., 1974, v. 8, p. 109—121.

2421. *Van Valen L. M.* Energy and evolution.—Evol. Theory, 1976, v. 1, p. 179—229.

2422. *Van Valen L. M.* The Red Queen.—Nature, 1976, v. 260, N 5552, p. 575.

2423. *Van Valen L. M.* Evolution as a zero — sum game for energy.—Evol. Theory, 1980, v. 4, p. 289—300.

2424. *Van Valen L. M.* Integration of species: status and biogeography.—Evol. Theory, 1982, v. 6, p. 99—112.

2425. *Vandercammen A.* Sur la présence du prismotest dans les brachiopodes articles.—Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belge, 1962, t. 38, N 7, p. 1—17.

2426. *Vanyo J. P., Awramik S. M.* Length of day and obliquity of the ecliptic 850 Ma ago: preliminary results of a stromatolite growth model.—Geophys. Res. Lett., 1982, v. 9, N 10, p. 1125—1128.

2427. *Vaughan T. W., Wells J. W.* Revision of the suborders, families and genera of the Scleractinia.—Geol. Soc. Amer. Spec. Pap., 1943, N 44.

2428. *Vogel K.* Endosymbiotic algae in rudists?—Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1975, v. 17, N 4, p. 327—332.

2429. *Voříšil G.* Upper Miocene and recent mysid statoliths in Central and Eastern Paratethys.—Micropaleontology, 1981, v. 27, N 3, p. 227—247.

2430. Voigt E. Ein parasitischer Nematode in fossilen Coleopteren-Musculatur aus der eozenen Braunkohle des Geiseltales bei Halle.— Paläontol. Z., 1957, Bd. 31, N 1—2, S. 35—39.
2431. Voight W. Homologie und Typus in der Biologie. Jena, Fischer, 1973.
2432. Vorobyeva E. Evolutionary modifications of the teeth structure in the Paleozoic Crossopterygii.— J. Palaeontol. Soc. India, 1977, v. 20, p. 16—20.
2433. Vorobyeva E. Filogeneticki aspekti paleoichtiologije.— Ichthyologia, 1980, v. 12, N 1, p. 83—91.
2434. Vorobyeva E. I. The current state of the problem of amphibian origin.— In: 3-rd Herpetological European meeting, Praha, 1985, p. 122.
2435. Vorobyeva E. Evolutionary morphology and theory of evolution.— In: Evolution and morphogenesis/Ed. V. J. A. Milkovský, Novák. Praha, Academia, 1985, p. 171—180.
2436. Vorobyeva E. On the evolution of cranial structures in crossopterygians and tetrapods.— In: Vertebrate morphology/Ed. Duncker Fischer. Fortschr. Zool., Bd. 30. Stuttgart—New York, Fischer, 1985, p. 124—133.
2437. Voss-Foucart M. F., Gregoire C. Biochemical composition and submicroscopic structure of matrices of nacreous conchiolin in fossil cephalopods (nautiloids and ammonoids).— Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belge, 1971, t. 47.
2438. Waagen W. Die Formenreiche des Ammonites subradiatus.— Benecke's Geognost. Paläontol. Beiträge, 1869, Bd. II, S. 179—259.
2439. Waddington C. H. Canalization of development and the inheritance of acquired characters.— Nature, 1942, v. 150, N 3811, p. 563—565.
2440. Waddington C. H. Genetic assimilation of an acquired characters.— Evolution, 1953, v. 7, p. 118—126.
2441. Waddington C. H. The strategy of the genes: a discussion of some aspects of theoretical biology. London, Allen and Unwin, 1957.
2442. Waddington C. H. Principles of development and differentiation. New York, Macmillan, 1966.
2443. Wade M. Preservation of soft-bodied animals in Precambrian sandstones of Ediacara, South Australia.— Lethaia, 1968, v. 1, N 2, p. 238—267.
2444. Wagner A. Die geographische Verbreitung der Säugetiere. Leipzig, 1844.
2445. Wake D. B. Functional and evolutionary morphology.— Perspect. Biol. and Med., 1982, v. 25, N 4, p. 603—628.
2446. Walcott C. D. Precambrian fossiliferous formations.— Geol. Soc. Amer. Bull., 1899, v. 10, p. 199—244.
2447. Walker K. R., Alberstadt L. P. Ecological succession as an aspect of structure in fossil communities.— Paleobiology, 1975, v. 1, N 3, p. 238—257.
2448. Walker K. R., Bambach R. K. Feeding by benthic invertebrates classification and terminology for paleoecological analysis.— Lethaia, 1974, v. 7, N 1, p. 67—78.
2449. Walls R. A., Ragland P. C., Crisp E. L. Experimental and natural early diagenetic mobility of Sr and Mg in biogenic carbonates.— Geochim. et cosmochim. acta, 1977, v. 41, N 12, p. 1731—1737.
2450. Walter F. Ueber das Altherthum der Knochenkrankheiten.— J. Chirurgie und Augenheilk., 1825, Bd. 8, S. 1—16.
2451. Walter M. R., Oehler J. H., Oehler D. Z. Megascopic algae 1300 million years old from the Belt Supergroup, Montana: a reinterpretation of Walcott's Helminthoidichnites.— J. Paleontol., 1976, v. 50, N 5, p. 872—881.
2452. Walther J. Allgemeine Palaeontologie. Geologische Probleme in biologischer Betrachtung. Berlin, Borntraeger, 1919, Bd. 1—3.
2453. Walther J. Allgemeine Palaeontologie. Geologische Fragen in biologischer Betrachtung. Berlin, Borntraeger, 1927.
2454. Ward P. Comparative shell shape distribution in Jurassic—Cretaceous ammonites and Jurassic—Tertiary nautiloids.— Paleobiology, 1980, v. 6, N 1, p. 32—44.
2455. Wasmund E. Biocoenose und Thanatocoenose, Biosoziologische Studie über Lebensgemeinschaften und Totengesellschaften.— Arch. Hydrobiol., 1926, Bd. 17, H. 1, S. 1—116.

2456. *Webby B. D.* Trace fossils (pascichnia) from the Silurian of New South Wales, Australia.—*Paläontol. Z.*, 1969, Bd. 43, H. 1—2, S. 81—94.
2457. *Weber J. N.* Skeletal chemistry of scleractinian reef corals: uptake of magnesium from seawater.—*Amer. J. Sci.*, 1974, v. 274, N 1, p. 84—93.
2458. *Wehmüller J. E.* A review of amino acid racemization studies in Quaternary mollusks: stratigraphic and chronologic applications in coastal and interglacial sites, Pacific and Atlantic coasts, United States, United Kingdom, Baffin Island and tropical islands.—*Quatern. Sci. Rev.*, 1982, v. 1, N 2, p. 83—120.
2459. *Weidenreich F.* Knochenstudien. 1. Ueber Aufbau und Entwicklung des Knochens und den Charakter des Knochengewebes.—*Z. Anat. Entwicklungsgesch.*, 1923, Bd. 69, N 3, S. 382—466.
2460. *Weidenreich F.* Knochenstudien. 2. Ueber Sehnenverknöcherungen und Faktoren der Knochenbildung.—*Z. Anat. Entwicklungsgesch.*, 1923, Bd. 69, N 4, S. 558—597.
2461. *Weidenreich F.* Knochenstudien. 4. Ueber den Bau und die Entwicklung des Zahnbeins in der Reiche der Wirbeltiere.—*Z. Anat. Entwicklungsgesch.*, 1925, Bd. 76, N 1—3, S. 218—260.
2462. *Weidenreich F.* Das Knochengewebe.—In: *Handb. mikr. Anat. Menschen*. Berlin, 1930, Bd. 2, N 2, S. 391—520.
2463. *Weidenreich F.* Die Hartsubstanzgewebe des Zahnes in phylogenetischer Betrachtung.—*Paradentium*, 1930, Bd. 2, N 7, S. 193—207.
2464. *Weigelt J.* Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung. Leipzig, 1927.
2465. *Weiler W.* Ein fossiler Cybiide mit Mageninhalt.—*Palaeobiologica*, 1934, Bd. 6, S. 17—24.
2466. *Weiner S.* Molecular evolution from the fossil record—a dream or a reality?—*Paleobiology*, 1980, v. 6, N 1, p. 4—5.
2467. *Weiner S., Hood L.* Soluble proteins of the organic matrix of mollusk shells: a potential template for shell formation.—*Science*, 1975, v. 190, N 4218, p. 987—989.
2468. *Weiner S., Lowenstam H. A., Hood H.* Characterization of 80-million-year old mollusc shell proteins.—*Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1976, v. 73, N 8, p. 2541—2545.
2469. *Weiner S., Traub W.* Organic matrix-mineral relationships in mollusk-shell nacreous layers.—In: *Structural aspects of recognition and assembly in biological macromolecules*/Ed. M. Balaban, J. L. Sussman, W. Traub. Rehovot and Philadelphia, Balaban TSS, 1981, p. 467—482.
2470. *Weismann A.* The origin of the markings of caterpillars.—In: *A. Weismann. Studies in the theory of descendant*. London, Sampson Low, Marston, Searle and Livingston, 1881, p. 161—389.
2471. *Weismann A.* The germ-plasm. A theory of heredity. New York, Scribner, 1898.
2472. *Weismann A.* Vorträge über Descendenztheorie. Jena, Fischer., 1904, Bd. 2.
2473. *Welch J. R.* Phosphannulus on paleozoic crinoid stems.—*J. Paleontol.*, 1976, v. 50, N 2, p. 218—225.
2474. *Wellnhofer P.* Die Pterodactyloidea (Pterosauria) der Oberjura Plattenkalke Süddeutschlands.—*Abh. Bayer. Akad. Wiss., N. F.*, 1970, Bd. 141, S. 1—133.
2475. *Wellnhofer P.* Die Rhamphorhynchoidea (Pterosauria) der Oberjura Plattenkalke Süddeutschlands. III. Paläökologie und Stammesgeschichte.—*Palaeontographica*, 1975, Bd. A149, N 1, S. 1—30.
2476. *Wells J. W.* Scleractinia.—In: *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt. F. Coelenterata. Univ. Kansas Press, 1956, p. 328—437.
2477. *Wells J. W.* Coral growth and geochronometry.—*Nature*, 1963, v. 197, N 4871, p. 948—950.
2478. *Wenger R.* Über einige Aberrationen bei Muschelkalk Ceratiten.—*Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abh.*, 1956, Bd. 103, N 1—2, S. 223—232.
2479. *Went F. W.* Parallel evolution.—*Taxon*, 1971, v. 20, N 2—3, p. 197—226.

2480. *Wepfer E.* Der Buntsandstein des Badischen Schwarzwaldes und seine Labyrinthodonten.—Monogr. Geol. und Paläontol., 1923, Ser. 2, H. 1.
2481. *Westbroek P.* Life as a geologic force: new opportunities for paleontology?—Paleobiology, 1983, v. 9, N 2, p. 91—96.
2482. *Westoll T. S.* On the evolution of the Dipnoi.—In: Genetics, paleontology and evolution/Ed. G. L. Jepsen, G. G. Simpson, E. Mayr. Princeton, Princeton Univ. Press, 1949, p. 121—184.
2483. *Westoll T. S.* The nature of fossil species.—In: The species concept in paleontology. Systematics Assoc. Publ. 2. London, 1956, p. 53—62.
2484. *Westoll T. S.* Radotina and other tesserate fishes.—J. Linn. Soc. London (Zool.), 1967, v. 47, p. 83—98.
2485. *Wetzel W.* Schalen-Parasitismus bei Ammoniten (aufgrund schleswig-holsteinischer Funde).—Meyeniana, 1964, N 14, S. 66—69.
2486. *White T. E.* The endocrine glands and evolution. 3. Os cementum, hypsodonty and diet.—Contr. Univ. Michigan Museum paleontol., 1959, v. 13, p. 211—265.
2487. *Whittington H. B.* Ontogeny of Elliptocephala, Paradoxides, Sao, Blainia and Triarthrus (Trilobita).—J. Paleontol., 1957, v. 31, N 5, p. 934—946.
2488. *Whittington H. B.* The Burgess Shale: history of research and preservation of fossils.—Proc. North. Amer. Paleontol. Conv. Chicago, 1969, v. 1, p. 1170—1201.
2489. *Whittington H. B.* The Middle Cambrian trilobite Naraoia, Burgess Shale, British Columbia.—Philos. Trans. Roy. Soc. London, 1977, v. B280, p. 409—443.
2490. *Wiley E. O.* An annotated Linnean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems.—Syst. Zool., 1979, v. 28, p. 308—337.
2491. *Wiley E. O.* Ancestors, species and cladograms — remarks on the symposium.—In: Phylogenetic analysis and paleontology/Ed. J. Cracraft, N. Eldredge. New York, Columbia Univ. Press, 1979, p. 211—225.
2492. *Wiley E. O.* Phylogenetics. New York, John Wiley and sons, 1981.
2493. *Williams A.* Differentiation and growth of the brachiopod mantle.—Amer. Zool., 1977, v. 17, N 1, p. 107—120.
2494. *Williamson W. C.* On the microscopical structure and development of the scales, dermal teeth of some ganoid and placoid fishes.—Philos. Trans. Roy. Soc. London, 1849, v. 139, p. 435—475.
2495. *Williamson W. C.* Investigations into the structure and development of the scales and bones of fishes.—Philos. Trans. Roy. Soc. London, 1851, v. 141, p. 643—702.
2496. *Wind F. H., Dinkelman M. G., Wise S. W.* Jurassic scolecodont-like microfossils from the Falkland Plateau (DSDP, Site 330).—Init. Repts. Deep Sea Drill. Proj., 1977, v. 36, p. 829—843.
2497. *Wisniowsky P.* Ueber den Aufbau der Knochen des Innerskelettes bei Cypriniden.—Anat. Anz., 1935, Bd. 80, N 9—12, S. 161—204.
2498. *Wolff J.* Diversity and faunal composition of the deep — sea benthos.—Nature, 1977, v. 267, N 5614, p. 780—785.
2499. *Wollrab V., Streibl M., Sorm F.* Ueber die Zusammensetzung der Braunkohle. VI. Analysis von Wachskomponenten des Montanwachses mittels Hochtemperatur-Gas-Verteilungschromatographie.—Coll. Czech. chem. comm., 1963, v. 28, N 7, p. 1904—1913.
2500. *Woodger J. H.* On biological transformations.—In: Essays on growth and form presented to d'Arcy Wentworth Thompson/Ed. W. E. Le Gross Clark, P. B. Medawar. Oxford, Clarendon Press, 1945, p. 94—120.
2501. *Woodger J. H.* What do we mean by «Inborn»?—Brit. J. Philos. Sci., 1953, v. 3, p. 319.
2502. *Woodward A. S.* Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). London, 1895, v. 3.
2503. *Wootton R. J.* Paleozoic insects.—In: Annual review in entomology, v. 26. Palo Alto, Calif., 1981, p. 319—344.
2504. *Wright J., Holser W. T.* Secular variations of REE, Th and U in marine

- fossil apatite as a measure of redox in Phanerozoic oceans.— В кн.: 27 Между-
нар. геол. конгр. Москва, 4—14 апр. 1984 г. Тез. докл. Т. 9. М., 1984, с. 233—234.
2505. Wright S. An intensive study of the inheritance of color.— Carnegie
Inst. Washington Publ., 1916, v. 241, pt. 11, p. 59—160.
2506. Würtenberger L. Studien über die Stammesgeschichte der Ammoniten.
Ein geologischer Beweis für die Darwinische Theorie. Leipzig, 1880.
2507. Yano I. Calcification of crab exoskeleton.— In: The mechanisms of
biomineralization in animals and plants. Proc. 3-rd Internat. Biominer. Symp.
Tokyo, 1980, p. 187—197.
2508. Yochelson E. L. Matheva, a proposed new class of mollusks.— U. S.
Geol. Surv. Prof. Pap., 1966, N 523-B.
2509. Yochelson E. L. Stenothecoida, a proposed new class of Cambrian
Mollusca.— Lethaia, 1969, v. 2, N 1, p. 49—62.
2510. Zangerl R. Chondrichthyes I.— In: Handbook of paleoichthyology. Stutt-
gart — New York, Gustav Fischer, 1981, Bd. 3A.
2511. Zeitzschel B. Oceanographic factors influencing the distribution of
plankton in space and time.— Micropaleontology, 1978, v. 24, N 2, p. 139—159.
2512. Zell H., Zell I., Winter S. Das Gehäusewachstum der Ammonitengattung
Amaltheus de Monfort während der frühontogenetischen Entwicklung.— Neues
Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh., 1979, N 10, S. 631—640.
2513. Zhdanov V. M., Tikhonenko T. J. Viruses as a factor of evolution.
Exchange of genetic information in the biosphere.— Adv. Virus Res., 1974, v. 19,
p. 361—394.
2514. Zidek J. A new shark egg capsule from the Pennsylvanian of Oklahoma
and remarks on the chondrichthyan egg capsules in general.— J. Paleontol., 1976,
v. 50, N 5, p. 907—915.
2515. Ziegler A. M. Silurian marine communities and their environmental
significance.— Nature, 1965, v. 207, N 4994, p. 270—274.
2516. Ziegler A. M., Cocks L. R. M., Bambach R. K. The composition and
structure of Lower Silurian marine communities.— Lethaia, 1968, v. 1, N 1, p. 1—
27.
2517. Ziegler B. Die ammoniten — Gattung Aulacostephanus im Oberjura
(Taxonomie, Stratigraphie, Biologie).— Palaeontographica, 1962, Bd. A119.
2518. Zimmermann W. Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik und ande-
rer Gruppierungswissenschaften.— In: Handbuch der biologische Arbeitsmethoden,
Abt. IX, Bd. 3. Berlin — Wien, 1931, S. 941—1053.
2519. Zimmermann W. Ueber Mutationen in wilden Populationen.— Mitt. Zool.
Mus. Berlin, 1933, Bd. 19, S. 439—452.
2520. Zimmermann W. Grundlagen der Evolution. Frankfurt a/M, Kloster-
mann, 1948.
2521. Zittel K. A. Geschichte der Geologie und Paläontologie bis Ende des
19 Jahrhunderts. München — Leipzig, Oldenbourg, 1899.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ И НАИМЕНОВАНИЙ

Аберрация развития — см. морфозы.

Автогенез — предполагаемый процесс эволюции, направление и характер которого определяются исключительно внутренней спецификой организмов, а внешние воздействия при этом могут играть лишь роль факторов, освобождающих внутренние латентные потенции организмов.

Автополиплоидия — увеличение количества наборов хромосом, кратное их гаплоидному числу, свойственному данному виду, культуре или организму.

Адаптация (приспособление) — 1) способность живых систем к устойчивому поддержанию своих существенных параметров; 2) процесс, ведущий к росту устойчивости существенных параметров организации.

Адаптивная норма — стандартный фенотип, т. е. совокупность жизненных циклов или их стадий, возникающих как исторически оправданный, устойчивый (наследственный и адаптивный) ответ на воздействия исторически типичной внутренней и внешней среды.

Алгоритм — система правил, строго определяющих последовательность логических или математических действий при решении некоторой вычислительной или исследовательской задачи.

Алель — любое из взаимоисключающих выражений (состояний) гена.

Аллогенез — направление эволюции группы (таксона), при котором происходит смена одних частных приспособлений другими, приблизительно равноценными, а общий уровень организации остается прежним.

Аллополиплоидия — объединение в клетках гибридного организма хромосомных наборов двух или большего числа исходных видов.

Анагенез — 1) направление эволюции группы (таксона), ведущее к общему усовершенствованию их строения и функционирования и открывающее путь к дальнейшей прогрессивной эволюции всей филогенетической ветви (синоним: арогенез); 2) см. телогенез.

Аноморфия — филогенетически вторичная (молодая) модальность признака.

Ареал (биогеографический) — площадь земной поверхности или водных бассейнов, в пределах которой локализовано распространение вида, рода или другого таксона; ареал палеогеографический представляет собой не плоскую фигуру, а некоторое объемное тело, отображающее его пространственно-временное распространение, осложненное к тому же эволюционными изменениями вида или других таксонов.

Ареал-тип — некоторый реальный или абстрактный ареал, отображающий множество (группу) конкретных совпадающих географических ареалов таксонов, которые объединяются в один комплекс; при выделении ареал-типов (и комплексов ареалов-коареалов) не учитывается мозаичность («кружево») реальных ареалов и допускается не очень полное (в пределах одной и той же батиметрической зоны) совпадение по вертикали.

Ареала кружево (биогеографическое) — общая картина географического ареала вида, отражающая распределение участков, занятых его представителями, и не занятых ими в связи с непригодностью условий существования.

Ареалогия — направление био- и палеобιοгеографических исследований, изучающее географические ареалы ныне существующих и вымерших таксонов органического мира.

Арогенез — процесс преобразования организации, ведущий к ароморфозу (см. синоним — анагенез).

Ароморфоз — морфофизиологические свойства (изменения, отличия) таксона (группы), обеспечивающие его членам более высокий уровень организации по сравнению с их филогенетическими предками.

Архаллаксис — скачкообразное эволюционное преобразование дефинитивной стадии онтогенеза (или морфогенеза органа), вызванное изменением его хода, начиная с исходной стадии.

Архетип — структура инвариантных свойств членов данного таксона; предлагались две интерпретации. 1) «идея» (закон), в соответствии с которой построены организмы данной естественной группы — таксона (Р. Оуэн); 2) ансамбль признаков, свойственных ближайшему общему предку всех членов данной естественной группы — таксона организмов (Ч. Дарвин).

Астогенез (астогения) — развитие колонии от начала и до конца ее существования.

Аутопоморфия — отличие по аноморфии (см.).

Аутплезиоморфия — отличие по плезиоморфии (см.).

Афанизия — тип редукции органа, при которой он прогрессивно дифференцируется на ранних стадиях развития, а на последующих стадиях редуцируется вплоть до полного исчезновения.

Батмогенез — прогрессивная эволюция, в основе которой, согласно концепции Э. Д. Кона, лежит особого вида энергия — сила роста или батмизм.

Биогенетический закон Э. Геккеля — обобщение, согласно которому онтогенез есть краткое повторение (рекапитуляция) филогенеза.

Биогеографический пояс (надобласть) — основная биохория (см.) климато-биогеографического районирования — подразделение, флора, фауна и отложения которых указывают на принадлежность к определенной климатической зоне.

Биогеоценоз — природный комплекс, представляющий собой совокупность живых и неживых компонентов наиболее однородного участка территории или акватории.

Биологический прогресс — процесс, ведущий к биологическому (точнее экологическому) процветанию группы (таксона) и выражающийся в росте численности организмов данного таксона, расширении его ареала, в увеличении экологической валентности членов данного таксона — расширении его адаптивной зоны (экологической ниши) и росте числа подтаксонов в рамках данного таксона.

Биологический регресс — процесс, противоположный биологическому прогрессу, ведущий к биологическому (точнее экологическому) угнетению (депрессии), а в пределе — к вымиранию группы (таксона); выражается в падении численности организмов данного таксона, сокращении его ареала, в понижении экологической валентности — сужении адаптивной зоны (экологической ниши) таксона и сокращении числа подтаксонов в рамках данного таксона.

Биотурбации — следы разнообразных движений организмов, образовавшихся в мягких осадках до их литификации.

Биофация ископаемая — 1) фация, т. е. отложения, связанные единством условий осадконакопления и определенным литологическим составом; выделяется по комплексу содержащихся в ней остатков ископаемых организмов и характеризует известное единство местообитания последних в рамках одного или нескольких сходных биотопов; 2) комплекс остатков ископаемых организмов, связанных с определенной фацией (последнее значение термина характерно для американских авторов).

Биохории — обобщенное наименование подразделений био- и палеобιοгеографического районирования; различают зоохории и фитохории, хорологические (собственно био- и палеобιοгеографические), климатобιοгеографические (зональные и аazonальные), экосистемные (биофациальные и ландшафтно-географические) биохории.

Бластогенез, или гистерогенез — индивидуальное развитие многоклеточного животного при бесполом (вегетативном) размножении; в отличие от эмбриогенеза, исходной стадией является не яйцо, а почка состоящая из группы соматических клеток; отсутствуют дробление и гастрულიция; в значительной мере зависит от тканей материнской особи; развитие дочерней особи в колонии с момента ее появления в виде почки и до конца ее существования относится к этой категории явлений.

Брадителия — крайне замедленная эволюция группы на фоне ее длительного существования.

Броккизм — термин, предложенный Л. Ш. Давиташвили, для обозначения концепции филогенетического старения Дж. Брокки; см. филогеронтизм.

Вейсманнизм — см. теория зародышевой плазмы А. Вейсмана и неodarвинизм.

Викарирование географическое — географическое замещение одних популяций или видов другими.

Выбор — реализация некоторого из множества возможных состояний системы (пространства выбора).

Генеалогия — система кровного родства, т. е. система связей между непосредственными предками и потомками.

Генетическая ассимиляция — повышение наследуемости (стабилизация) исходно неустойчивого фенотипического отклонения в процессе отбора его носителей.

Генотип — генетическая конституция организма, совокупность всех его наследственных задатков.

Геополимеры — новообразования, возникающие при субаквальной фоссилизации органического вещества путем геосинтеза из продуктов деструкции биополимеров; количественно основная форма существования органического вещества в осадочных отложениях.

Гетеробатмия — неодинаковый уровень специализации разных функциональных систем (органов) организма, достигнутый в ходе эволюции; особенно наглядно проявляется в процессе эволюции переходных групп.

Гетерологические ряды — ряды, каждый из которых построен из гомопластических друг другу свойств (признаков), независимо возникших в двух или нескольких родственных филетических линиях, образуя поперечное сечение системы этих линий; последовательность таких рядов, относящихся к разным гомопластическим признакам, свидетельствует в пользу общности направлений специализации филетических линий, пересекаемых системой общих для них гетерологических рядов, и инерционности их эволюции, по крайней мере, от ближайшего для них общего предка.

Гетеротопия — эволюционное изменение места закладки органа в онтогенезе.

Гетерохрония — эволюционное изменение сроков наступления тех или иных событий и(или) скорости протекания процессов индивидуального развития.

Гибридизация — скрещивание между несходными особями двух или нескольких (в течение ряда поколений) видов или надвидовых таксонов, разных популяций одного вида или разных генотипов или фенотипов.

Гипергенез («сверхспециализация») — предельная фаза (стадия) телогенеза (см.), для которой характерен очень большой груз инадаптивности (см. инадаптация); эволюционный процесс заторможен; дестабилизация (см.), наступающая вслед за этой стадией, как правило, ведет к вымиранию.

Гипогенез — форма катагенеза (см.), при которой процессы фетализации (см.) или неотении (см.) являются характерным типом проталлаксов (см.).

Гистогенез — процесс развития ткани.

Голография — метод регистрации и воспроизведения волновых полей; может быть реализован, в частности, фотографическими способами; в отличие от традиционной фотографии на фотопластинке регистрируется не изображение предмета, а интерференционная картина, возникающая при наложении излучения, распространяющегося от объекта, и световых волн, исходящих непосредственно от источника света; при освещении голограммы источником, использованным при съемке, за ней возникает объемное изображение объекта, неотличимое от оригинала; эффект голографии применим при распознавании палеонтологических объектов, при идентификации уникальных образцов, исследовании недоступных микроскопу изогнутых поверхностей, в музейном деле — для получения изображений морфологических деталей, невозпроизводимых слепками и фотографиями.

Голоморфовид — фрагмент фратрии (см.).

Голофилетический таксон (монофилетический таксон, по В. Геннигу) — таксон, объединяющий всех потомков данного общего предка по синапоморфии (см.), не имеющий потомков (дочерних таксонов того же или более высокого ранга) и являющийся частным случаем монофилетического таксона (см.) в первом значении.

Гомеорезис — способность процесса удерживать набор существенных пара-

метров своей траектории в заданных пределах при определенных внутренних возмущениях и(или) внешних воздействиях, называемых малыми.

Гомеостаз (гомеостазис) — способность системы удерживать набор существенных параметров своего состояния в заданных пределах при определенных внутренних возмущениях и(или) внешних воздействиях, называемых малыми.

Гомогения — первичное гомологическое сходство родственных организмов, являющееся следствием непосредственного унаследования признаков сходства от ближайшего общего предка этих организмов.

Гомологические ряды Э. Д. Копэ — ряды свойств (признаков), построенные по следующим правилам: 1) каждый ряд признаков независимо приобретен одной из систем родственных филетических линий; 2) каждый признак одного ряда гомопластичен соответствующим признакам одного или нескольких других рядов; наличие таких рядов свидетельствует в пользу общности направлений специализации филетических линий, объединенных общими гомологическими рядами, и инерционности их эволюции, по крайней мере, от ближайшего для них общего предка.

Гомоплазия — вторичное гомологическое сходство родственных организмов, не являющееся непосредственно унаследованным от ближайшего общего предка этих организмов; результат параллелизма.

Гомотаксис — соответствие элементов (или их части) в двух или нескольких линейно упорядоченных последовательностях.

Девиация — скачкообразное эволюционное преобразование дефинитивной стадии онтогенеза (или морфогенеза органа), вызванное изменением его хода, начиная с одной из промежуточных (средних) стадий.

Дейталаксы (координации) — вторичные филогенетические преобразования организма, охватывающие семофилезы (см.) большей части его функциональных, эндосоматических систем (органов), компенсирующие частичные нарушения целостности, вызванные проталлаксами (см.) и обеспечивающие гомеостаз (см.) таксона.

Дестабилизация (эманация) — качественный режим развития (см.) и творчества (см.), ведущий к разрушению достигнутой организации, нарушению устойчивости (приспособленности); при этом объем памяти, уровень преемственности (см.) и направленности развития (см.) понижается, свобода выбора (см.) и творчества — возрастает.

Дивергенция — процесс возникновения отличий («расхождение признаков») в разных филетических линиях потомков общего предка.

Дильювианизм (дильювиальная гипотеза) — представление о том, что окаменелости являются остатками животных и растений, погибших, согласно библейскому мифу, во время всемирного потопа.

Естественная система (систематика) — 1) система, отражающая суть вещей (К. Линней); 2) система, устойчивая к введению в нее новых объектов и(или) признаков объектов, принадлежащих той же системе объектов общего рода; чем менее при этом меняется структура системы, тем она естественнее (В. Уэвелл); 3) система, отражающая историю происхождения одних объектов от других и структуру их родственных (филогенетических) отношений (Э. Геккель); 4) система, в которой положение («адрес») объекта указывает все существенные свойства этого объекта (А. А. Любищев).

Жизненные формы — группы видов, имеющие сходные морфоэкологические приспособления для обитания в сходных условиях среды, точнее — обладающие сходным умвелтом (см.).

Загадочные организмы (проблематики, энigmatики, энigmatы) — вымершие животные или растения, положение которых в системе не установлено; чаще это отдельные виды, реже роды, семейства, отряды, которые на современном уровне знаний не удается включить в более высокие таксоны.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости (закон Н. И. Вавилова) — устанавливает параллелизм в спектрах наследственной изменчивости организмов, принадлежащих разным таксонам: 1) виды и роды характеризуются тождественными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм для одного вида, можно предвидеть нахождение тождественных форм у других видов и родов; чем ближе генетически

расположены в общей системе роды и виды, тем полнее тождество в рядах их изменчивости; 2) целые семейства в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды, составляющие семейство; теоретической основой гомологии рядов фенотипической изменчивости у близких таксономических групп является представление о единстве их происхождения.

Закон зародышевого сходства (закон К. М. Бэра) — эмпирическое обобщение, согласно которому индивидуальное развитие организмов, принадлежащих одному типу организации, протекает в направлении от общего к частному; вследствие этого их сходство максимально на ранних стадиях развития и последовательно уменьшается к поздним стадиям.

Закон необратимости эволюции (закон Л. Долло) — 1) вид или таксон иного ранга, раз исчезнувший, не может появиться снова; его существование во времени непрерывно (Ч. Дарвин); 2) организм не может вернуться к прежнему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков; в этом смысле его история неунитарна (Л. Долло); 3) ни одно реализованное в процессе развития состояние объекта не может быть полностью забыто (не влиять на дальнейший ход его развития) на любом конечном отрезке времени.

Изменчивость тератологическая — возникновение уродств, редких (по частоте сопоставимых с частотой мутаций) и сильно отличающихся от нормы индивидуальных (внутрипопуляционных) изменений организации.

Изоабберранты — особи данного вида, реализовавшие в своем индивидуальном развитии один и тот же морфоз (см. морфозы).

Изореагенты — особи данного вида, реализовавшие в своем индивидуальном развитии один и тот же фенотип (нормальный или абберрантный).

Индаптация — свойства организации, возникающие в процессе предшествующей адаптивной эволюции, но препятствующие дальнейшей успешной адаптивной эволюции в одном или нескольких возможных направлениях; является необходимым следствием противоречивости процесса развития и известной односторонности процесса прогрессивной специализации, выражающейся прежде всего 1) в противоречии достигнутого уровня устойчивости (адаптации) и перспектив дальнейшего изменения (будущей адаптации); 2) запрете на параллельную (одновременную) оптимизацию не только всех, но даже многих, функциональных систем организма; последнее неизбежно ведет к противоречиям; 3) адаптации к внешней среде и коадаптации частей и аспектов целого; 4) скорости процесса специализации и координированности различных сторон (аспектов) этого процесса; понятие, противоположное преадаптации (а не адаптации).

Инбридинг — скрещивание между близко родственными особями.

Инерция развития — следствия, выявляющиеся по мере дальнейшего развития под действием причин, влиявших в прошлом.

Информация — субъективная мера организованности объективно существующей структуры системы.

Итерация — 1) многократное повторение какой-либо процедуры (операции); 2) см. эволюция итеративная, первая форма (по К. Бойрлену).

Ихноценоз — совокупность разнообразных следов жизнедеятельности современных организмов (следов хождения, ползания, зарывания, сверления и пр., а также свидетельство функциональной деятельности — пищеварения, болезни и пр.).

Катагенез — 1) совокупность природных процессов изменения осадочных пород после их возникновения в результате диагенеза и до превращения в метаморфические породы (в петрографии осадочных пород); 2) предельное выражение телогенеза (см.); процессы редукции являются характерным (хотя и не единственным) типом протолаксиса (см.) и преобладают над процессами прогрессивного дифференцирования целого; синоним — общая дегенерация (в филогенетике).

Катастрофизм (теория катастроф) — концепция, рассматривающая ход геологической и биологической истории как чередование длительных эпох относительного покоя и кратких катастрофических событий, резко преобразовавших лик планеты и жизни на ней; в крайнем выражении принималось полное уничтожение всего живого в результате катастроф и повторные «акты творения» —

см. мультикреационизм (А. д'Орбиньи, Л. Агассиц и др.); ср. правило пере-
межающегося равновесия.

Катена — последовательная смена ассоциации наземных растений на пло-
щади; в настоящее время применяется также для обозначения последователь-
ности донных сообществ на склоне седиментационного бассейна.

Кладизм (филогенетическая систематика) — предложенная В. Геннигом
таксономическая программа, требующая создания системы организмов, точно
отражающей структуру их кровного родства (т. е. генеалогии), которая уста-
навливается по критерию голофилии; таксоны такой системы состоят из эле-
ментов (подтаксонов), но не имеют потомков (дочерних таксонов того же или
иного более высокого ранга); предковые (парафилетические, см.) таксоны над-
видового ранга не признаются; претендует на роль дальнейшей конкретизации
программы построения филогенетической систематики (см.).

Кладогенез (адаптивная радиация) — 1) средняя фаза (стадия) процесса
специализации (см.); выражается в стабилизации основ структурной организа-
ции большинства подтаксонов первого порядка; определяет существенные черты
дальнейших возможных направлений собственной специализации последних и
общий характер возможной дивергентной эволюции таксона как целого; 2) см.
дивергенция.

Ключ диагностический — совокупность упорядоченных признаков и набор
правил, предписывающих определенную последовательность выполнения логи-
ческих операций при диагностике палеонтологических и других объектов; раз-
личают три основных типа ключей: 1) монотомические ключи представляют
собой перечень признаков, наиболее характерных для каждого из таксонов
рассматриваемой группы объектов; при этом во главу угла ставятся специфи-
ческие признаки, свойственные тому или иному таксону; 2) в дихотомических
ключях признаки группируются по принципу альтернативности (теза и анти-
теза); 3) политомические ключи предполагают отказ от тез и антитез и осу-
ществляют диагностику на основе совокупности комбинаций признаков.

Ключевой ароморфоз — свойство или признак организма, приобретение ко-
торого существенно изменяет взаимоотношения его функциональных систем,
обычно путем снятия одного из коренных внутренних противоречий организа-
ции его филогенетического предка, открывая на основе прежней организации
новое перспективное направление специализации.

Коареал (комплекс ареалов) — множество (группа) относительно хорошо
совпадающих географических ареалов таксонов; отображается на карте-схеме
ареал-типом (см.).

Колония ложная — форма существования некоторых одиночных корал-
лов, возникающая в случае осевого чашечного почкования или почкования от
краевой зоны полипа; образование ложной колонии часто «провоцируют» орга-
низмы-комменсалы.

Конвергенция — эволюционный процесс, ведущий к независимому приобре-
тению сходств членами двух или нескольких филетических линий в связи со
сходством в образе жизни (умельте, см.), но вне связи с их родством (ана-
логическое сходство); иногда как конвергенцию, кроме того, рассматривают и
сходства, независимо возникшие в родственных филетических линиях.

Константа распознавания — величина, определяющая максимальное коли-
чество классов объектов, не объединяющихся более чем в один таксон выше-
стоящего иерархического уровня; при визуальном рассмотрении соответствует
так называемому «объему абсолютной оценки» (7 ± 2); в классификационных
задачах может принимать значение 15; константа распознавания должна учи-
тываться при кодировании признаков палеонтологических и других объектов
и при оценке классификационных критериев (число таксонов высшего уровня,
превышающее 15, может свидетельствовать о неоптимальности критериев, по-
ложенных в основу выделения классов).

Костная ткань — основной компонент кости-органа — продукт деятельности
специальных клеток — остеобластов; топографически различают костную ткань
перихондрального, периостального, мезостального, эндостального и энхондраль-
ного происхождения.

Кость-орган — элемент скелета большинства позвоночных животных; раз-
вивается на основе соединительной ткани (покровная, накладная, мембран-

ная), хряща (преформирован хрящем; неудачные синонимы — хрящевая, хондральная, замещающая энхондральная) и хорды.

Креод — нормальный путь (траектория) развития; в более широком смысле — любая из более или менее устойчивых траекторий, осуществляемых в пространстве возможностей данной эпигенетической системы (см.) и составляющих в совокупности ее характеристику.

Критерий непрерывности ряда переходных форм — эмпирический критерий гомологии целых или их частей (аспектов) — меронов, являющийся необходимым в тех случаях, когда непосредственное сравнение объектов затруднено их внешним несходством: в этом случае непосредственно сравниваемые объекты можно связать рядами переходных форм, такими, чтобы каждые два соседних члена ряда могли быть уверенно прогомологизированы при помощи критериев положения (см.) и (или) специального качества.

Критерий положения — эмпирический критерий гомологии частей (аспектов) — меронов (см.) по относительному положению (отношениям и связям — коннексии) каждого из них в рамках своего целого.

Критерий специального качества — эмпирический критерий гомологии целых по составу и структуре отношений и связей (коннексии) внутренних элементов — меронов (см.) каждого из них.

Ламаркизм — эволюционная концепция Ж. Б. Ламарка, рассматривающая в качестве движущих сил эволюции внутреннее стремление организмов к совершенствованию (принцип градации), способность организмов к целесообразным наследственным реакциям на изменения среды (принцип наследования приобретенных признаков), прямое влияние внешних факторов и упражнения и неупражнения органов.

Макроэволюция — эволюция на уровне выше вида.

Матрица органическая (матрикс органический) — весь комплекс органических веществ, имеющих в объеме минерализованной структуры, вне зависимости от дискуссионных вопросов о конкретной роли той или иной фракции.

Мерон — класс гомологичных друг другу частей (аспектов) разных целых или повторяющихся в рамках одного целого; основная единица в меронии (см.).

Мерономия — дисциплина, объединяющая принципы расчленения объектов и выполнения классов их частей (аспектов) — меронов как систем объектов общего рода (по С. В. Мейену).

Мероценоз (псевдоценоз) — скопление органических остатков, представляющих собой отделившиеся от живых особей части в результате циклически повторяющихся жизненных процессов (панцирь, сброшенный при линьке членистоногим, опавшие листья дерева, созревшие и отделившиеся от растения плоды, шишки, споры, пыльца и т. д.).

Меторизис — изменение онтогенеза, при котором орган, первоначально развивающийся из зачатков различного происхождения, у более поздних форм начинает развиваться преимущественно или целиком за счет одного из этих зачатков (по В. М. Шимкевичу).

Микропалеонтология — раздел палеонтологии, объектами исследований которого являются микроскопические ископаемые остатки организмов — микрофосилии, требующие применения специфических методов их извлечения из горных пород и последующего изучения.

Микроэволюция — эволюционный процесс, протекающий в популяциях одного вида и завершающийся видообразованием.

«Мобилизационный резерв» изменчивости — совокупность вариаций (морфов, см.), реализуемых особями данного вида в экстремальных условиях развития и составляющих материал естественного отбора (по С. М. Гершензону и И. И. Шмальгаузену).

Модальность признака — конкретный вариант состояния системы, используемый в качестве признака (если признак — строение конечности хордовых, то его модальности — плавник, нога, рука, ласт, крыло и т. д.).

Модификационный спектр — совокупность всех потенциально возможных фенотипических вариаций, реализуемых зародышевой клеткой в индивидуальном развитии в данном интервале внешних условий.

Молекулярная палеонтология — направление палеонтологии, изучающее мо-

лекулярные следы жизнедеятельности организма прошлых геологических эпох с целью суждения по молекулярным остаткам об эволюции живого и биосферы.

Молекулярные, или химические, ископаемые (хемофоссилии) — ископаемые биомолекулы и их геохимические дериваты, найденные в геологических объектах.

Монофилетический таксон — таксон, возникший путем монофилии: 1) строгой монофилии: а — таксон, ближайший общий предок всех членов которого принадлежит этому же таксону; б — см. голофилетический таксон; в — см. парафилетический таксон в первом значении; 2) широкой монофилии или ограниченной полифилии — см. пахифилетический таксон в первом значении.

Монофилия — процесс происхождения нескольких видов (или таксонов иного ранга) от общего для них предка.

Морфа — внутривидовая групповая категория, выделяющаяся по внешнему облику группа фенотипов внутри вида или популяции.

Морфовид (морфологический вид) — «вид», выделяемый на основании морфологических отличий.

Морфозы, или элементарные модификации — любые реализованные в онтогенезе необратимые отклонения (абберации) от нормального взрослого фенотипа — адаптивной нормы (см.) или ее вариантов, вызываемые исторически не типичными факторами внутренней и (или) внешней среды.

Морфокина — набор модальностей признака, упорядоченный в соответствии с траекторией филогенетического преобразования одних модальностей в другие.

Морфофизиологический прогресс — см. ароморфоз и арогенез.

Морфофизиологический регресс — см. катагенез.

Мультикреационизм — учение о многократных творческих актах, воссоздававших органический мир после его уничтожения в результате последовательных катастроф (термин впервые предложен Д. Л. Степановым в данной книге).

Мутуализм — форма симбиоза, при которой сожительствующие организмы взаимно полезны и не приносят друг другу вреда.

Мутационизм — совокупность представлений, согласно которым эволюционные новшества возникают скачкообразно в ходе индивидуальных онтогенетических циклов как устойчивые (наследственные) изменения; наиболее распространенная форма современного мутационизма связана с истолкованием естественного отбора как фактора, обеспечивающего распространение «полезных мутаций».

Мутации В. Ваагена — разновидности одного вида во времени; согласно В. Ваагену, смена форм определяется внутренними факторами развития вида.

Направленность эволюции (ортогенез) — выражается в зависимости каждого последующего состояния эволюирующего объекта более чем от одного предыдущего (точнее — от состояния, предшествующего операнду), что исключает возможность чисто случайного ненаправленного поведения объекта в силу исторической сопряженности всех состояний развивающегося объекта.

Наследственность — способность организмов передавать свои свойства потомкам в нисходящем ряду поколений; устойчивое воспроизведение организации или отдельного признака в онтогенезе потомков.

Неодарвинизм — версия дарвинизма, принадлежащая А. Вейсману (см. вейсманизм) и А. Р. Уоллесу; главное его отличие от версий Ч. Дарвина и Э. Геккеля заключается в отрицании наследования «приобретенных свойств» (соматических изменений), прямого приспособительного влияния среды на организм и признании естественного отбора единственным творческим и направляющим фактором эволюции; с дальнейшим развитием часто связывают формирование синтетической теории эволюции (см.).

Новизна — новизна данного состояния в процессе развития определяется его независимостью от предыдущих состояний (случайностью по отношению к ним).

Неоламаркизм — совокупность эволюционных концепций, основанных на различных положениях ламаркизма (см.); характерная черта всех форм нео-

ламаркизма — отрицание творческой роли естественного отбора в процессе эволюции.

Неотения — крайнее выражение типогенеза: полное или факультативное выпадение дефинитивной стадии и перенос репродуктивной функции на одну из промежуточных стадий онтогенеза предка; см. пedomорфоз.

Номогенез — эволюционная концепция Л. С. Берга, согласно которой эволюционный процесс осуществляется на основе закономерностей и обусловлен реализацией внутренней запрограммированности развития и изначальной целесообразности живого.

Нуклеация (в биоминерализации) — начальная стадия кристаллизации, характеризующаяся появлением кристаллитов-зародышей. В палеонтологической литературе наличие этой стадии при биоминерализации рассматривается как аксиома. В медицинской биофизике [1641] показана ее ограниченная справедливость (например, стадии нуклеации нет в кристаллизации белков).

Олигомеризация — уменьшение в филогенезе числа гомомонных сериально гомологичных функциональных систем (органов), связанное с процессами интенсификации (прогрессивная дифференцировка или слияние части органов), разделения (гетерономизация органов) их функций и адаптивной редукции.

Онтогенез — индивидуальное развитие, необратимое в пределах жизни данного организма, но циклически повторяющееся в существенных чертах при смене поколений.

Онтогенетическая разница — тип различия между онтогенезами двух родственных форм или морфогенезами гомологичных органов (по А. Ремане); например, их расхождение в начальных стадиях при наличии тождества в конце, или же наоборот; расхождение в средней части при тождестве в начале и в конце, и т. п.

Операнд — состояние системы, непосредственно испытывающее воздействие или возмущение оператора.

Оператор — внутреннее возмущение или внешнее воздействие, способное вызвать переход операнда в состояние выбора.

Операция выбора — взаимодействие операнда с оператором, определяющее условия (например, распределение вероятностей пространства выбора) совершения выбора.

Организация — 1) внутренняя упорядоченность, согласованность отношений (взаимодействий) более или менее дифференцированных и автономных элементов (аспектов или частей) целого, обусловленная его строением (структурой); 2) процесс, ведущий к образованию и совершенствованию взаимосвязей между элементами целого.

Палеобиогеография — область знаний, находящаяся на стыке палеонтологии и палеогеографии, занимающаяся восстановлением по ископаемым остаткам географического распространения растений и (или) животных минувших геологических периодов.

Палеобиоценоз (палеоценоз, ископаемое сообщество, палеосообщество) — часть древнего биоценоза, сохранившаяся в ископаемом состоянии.

Палеоизация — термин, введенный М. Флоркеном, для обозначения самопроизвольного внутреннего процесса изменения состава органического вещества после его перехода в ископаемое состояние (в отличие от процесса диагенеза, связанного с влиянием внешней среды).

Палеосукцессия — последовательная смена палеобиоценозов во времени на определенном участке суши или дна бассейна.

Палингенез — повторение взрослых стадий предков в онтогенезе потомка (по Э. Геккелю).

Параллелизм, или параллельное развитие (в филогенетике) — процесс развития в сходном направлении двух или нескольких первоначально дивергировавших эволюционных линий.

Парафилиетический таксон — 1) монофилиетический таксон (в первом значении), имеющий потомков (одна или несколько дочерних таксонов того же или более высокого ранга), члены которого объединены по симплезиоморфии (см.); использование таких таксонов запрещает таксономическая программа кладизма (см.); 2) см. пахифилиетический таксон (см.) в первом значении.

Пахифилиетический таксон — таксон, возникший путем пахифилии (см.):

1) таксон, ближайший общий предок всех членов которого находится (иногда глубоко) в недрах предкового таксона; члены такого таксона объединяют признаки, испытавшие параллельное становление (процесс ведущий к образованию такого таксона называют также широкой монофилией или ограниченной полифилией); 2) см. полифилетический таксон в 1-м — 4-м значениях.

Пахифилия — процесс перехода потомков нескольких филетических линий на новый, общий для них уровень организации; в результате образуется пахифилетический таксон (см.).

Перечеканка видов — концепция, рассматривающая видообразование как чередование длительных периодов постоянства видовых признаков с краткими фазами внезапного превращения («перечеканки») старого вида в новый; ср. правило перемежающегося равновесия Н. Эддреджа и С. Гоулда.

Плезиоморфия — филогенетически первичная (древняя) модальность признака (см.).

Плейотропия — множественное проявление одного и того же генного изменения, т. е. воздействие его одновременно на несколько признаков.

Полиморфизм — наличие в пределах одного вида групп отличных по облику особей, не имеющих переходных форм.

Политипическая (популяционная) концепция вида — концепция, согласно которой вид рассматривается учеными как сложная и изменчивая в деталях система, основным элементом которой является популяция; политипический вид включает разнообразные внутривидовые категории — подвиды, экологические морфы и др.

Политомия — принцип построения диагностических систем, основанный на позиционном кодировании и учете полной совокупности признаков, наблюдаемых на исследуемых объектах.

Полифилетический таксон — таксон, образовавшийся в результате полифилии: 1) широкой полифилии — таксон, существенное сходство членов которого не связано с их родством (существование таких таксонов противоречит принципу исторического становления существенных свойств организмов и принципу незаменимости информации); 2) гибридогенной полифилии — таксон, образовавшийся в результате гибридизации филогенетически родственных предковых форм; 3) симбиогенной полифилии — таксон, образовавшийся в результате тесной интеграции симбиотических предковых форм, иногда филогенетически весьма далеких, но находящихся на сравнительно низком уровне организации; 4) трансдукционной полифилии — таксон, образовавшийся в результате трансдукции генетического материала от одного надвидового предкового таксона к другому (образованные таким способом таксоны не известны); 5) ограниченной полифилии или широкой монофилии — см. пахифилетический таксон в первом значении.

Полифилия — процесс происхождения таксона, члены которого происходят от двух или нескольких предковых таксонов.

Постнеодарвинизм — термин, предложенный Г. Симпсоном. Л. Ш. Давиташвили употреблял его для обозначения синтетической теории эволюции (см.).

Правило аристоксеноза (правило Г. Ф. Осборна) — эмпирическое правило, гласящее, что для системы родственных филетических линий, являющихся продуктом одной фазы адаптивной радиации (кладогенеза), характерны определенное единство направлений специализации и более или менее широкое развитие параллелизмов, включая независимое достижение новых (иногда более высоких) уровней организации; эти процессы выражаются в образовании гомопластических сходств, образующих систему гомологических и гетерологических рядов Э. Д. Копэ, общих для всех или части этих филетических линий; осуществляющийся в соответствии с этим правилом филогенетический процесс был назван аристоксенозом, а его свойства интерпретированы как следствие процесса ограниченного и направленного параллельного творчества.

Правило градации или постепенного прогрессивного усовершенствования организмов (правило Ж.-Б. Ламарка — Л. Агассица) — эмпирическое правило гласящее: 1) вымершие формы организмов по общему уровню организации и (или) по степени специализации, как правило, стояли гораздо ниже, чем современные родственные им формы; 2) в древних отделах стратиграфической

шкалы не встречаются представители высших классов растительного и животного царств; 3) в пределах способных сохраняться отрядов (порядков) и еще более — семейств мы находим почти всюду восходящее развитие — возрастание степени специализации; однако, это правило не имеет силы закона: так, в современной биоте во всех классах мы встречаем множество представителей, стоящих по общему уровню организации и (или) степени специализации значительно ниже вымерших форм.

Правило инадаптивной специализации (правило В. О. Ковалевского) — эмпирическое правило, связывающее перспективность дальнейшей адаптивной эволюции данного филума с уровнем его инадаптации (см.), приобретенной в процессе предшествующей эволюции в виде «платы» за достигнутый уровень адаптации; установлено путем сравнения палеонтологической истории параллельно развивавшихся таксонов, сравнимого уровня специализации, но резко различающихся по характеру дальнейшей адаптивной эволюции: инадаптивно специализированный таксон (с большим грузом инадаптации) понижает темп адаптации и переходит в фазу биологического регресса, часто завершающуюся вымиранием, в то время как экологически близкий, но эвадaptивно специализированный таксон (с малым грузом инадаптации), продолжает свой путь биологического прогресса.

Правило родственных отклонений (правило Н. П. Кренке) — эмпирическое правило, согласно которому изменения, считающиеся тератологическими для одного таксона, являются нормой для другого, часто близкого к нему; обычно чем более резкой является аномалия для данного вида, тем в более отдаленном родстве с ним будет состоять тот вид, у которого соответствующие признаки окажутся нормальными.

Правило направленности эволюции (ортогенеза) — эмпирическое правило, фиксирующее наличие определенной тенденции (или системы взаимосвязанных тенденций) филогенетического развития для каждой естественной группы организмов (таксона); тесно связано с правилом эволюционной инерции.

Правило перемежающегося равновесия (правило Н. Эддреджа и С. Годула) — в палеонтологических рядах филетически сменяющих друг друга видов (и более высоких таксонов) обычно наблюдается чередование длительных периодов относительного статиса и кратких периодов основательных перестроек организации.

Правило прогрессивной специализации (правило Ш. Денере) — любое эволюционное преобразование в рамках установившегося (прежнего) направления специализации является более безопасным для существования филума, чем преобразование, заметно выходящее за эти рамки и резко повышающее вероятность вымирания; поэтому имеет место эмпирическое правило: чем дальше зашла специализация в данном направлении (чем более специализирован таксон), тем реже встречаются случаи кардинального изменения ее направления.

Правило происхождения от неспециализированных предков (правило Э. Д. Коп) — эмпирическое правило, гласящее, что новые крупные группы организмов обычно происходят не от высших специализированных представителей предкового филума, а от сравнительно мало специализированных форм.

Правило типичной смены фаз (стадий) филогенетического цикла (адаптогенеза) — эмпирическое правило, фиксирующее порядок следования фаз (стадий), которые проходят филум в процессе специализации: типогенез — кладогенез — телогенез; вымирание или смена направления специализации, в принципе, может наступить до завершения полного филогенетического цикла (так же как смерть и размножение могут наступить до завершения полного онтогенетического цикла), но если данное направление специализации сохраняется, то следующая фаза (стадия) по завершении предыдущей наступает с обязательностью закона.

Правило эволюционной энергии (правило Л. Додерлейна и О. Абеля) — эмпирическое правило фиксирующее: 1) сильную зависимость последующих филогенетических событий от предшествующих, что интерпретируется как свидетельство инерционного влияния прошлого эволюции на ее будущее; 2) тенденцию большинства филогенетических событий укладываться в рамки ранее избранных направлений специализации, а не формировать новые (см. правило прогрессивной эволюции).

Преадаптация — свойства организации, возникающие в процессе предшествующей эволюции, облегчающие дальнейшую успешную адаптивную эволюцию в ранее избранном и (или) ином направлении; возможна благодаря преемственности (зависимости последующих состояний развивающейся системы от предыдущих); любое данное направление специализации имеет продолжение постольку, поскольку предыдущее состояние этого процесса обладает преадаптацией и не обладает сильной инадаптацией к последнему; следовательно, известный уровень преадаптации на каждом шаге эволюции обеспечивает направленность и адаптивность, без которых немислим и процесс эволюции; яркими примерами преадаптации являются ключевые ароморфозы; понятие, противоположное инадаптации.

Предпыльца — мисоспоры, характеризующиеся сочетанием прорастания, свойственно спорам, с проникновением мисоспор в семязачаток аналогичного пыльца. Растения с предпыльцой занимают переходное положение от споровых к голосеменным; на ископаемом материале проведение четких граней между предпыльцой, спорами и пыльцой затруднительно.

Преемственность — зависимость последующих состояний в процессе развития от предыдущих (точнее — от состояний, предшествующих операнду).

Презумпция — правило, согласно которому некоторый факт принимается как достоверный до тех пор, пока не получены надежные свидетельства обратного.

Преформизм — представление, согласно которому каждой особенности взрослого организма соответствует свой особый детерминирующий фактор (или группа факторов) в зародышевой клетке.

Признак — любое свойство, позволяющее «признать» объект, т. е. продемонстрировать его сходство с какими-то другими объектами и отличие от третьих. Различают признаки таксономические и диагностические. Первые из них играют роль при классификации объектов, а вторые используются для распознавания объектов и могут быть количественными и качественными. Различают признаки альтернативные (типа «да — нет»), меристические (заданные непосредственным счетом), ранжированные (заданные перечислением интервалов изменчивости) параметрические (образующие непрерывный ряд значений). Градации некоторого признака могут быть взаимоисключающими (аристотелевы признаки) или сосуществующими (неаристотелевы признаки).

Принцип гомотаксиса (принцип Т. Г. Гексли) — гомотаксис сменяющих друг друга комплексов ископаемых и вмещающих их литологических напластований в двух или большем числе разрезов свидетельствует лишь о тождестве последовательности образования вмещающих слоев, но не доказывает их одновременности.

Принцип корреляций (принцип Ж. Кювье) — эмпирическое обобщение, устанавливающее факт взаимной согласованности (корреляции): 1) формы (структуры) органа с его функцией, поэтому зная форму органа ископаемого организма можно судить о его функции; 2) формы и функции данного органа с таковыми почти всех прочих органов организма, поэтому, в меру их согласия, по ископаемому остаткам организма или даже его части удается судить о форме и функции целого; 3) условий существования организма с формой и функциями его органов, поэтому, в меру их согласия, зная форму и функции ископаемого организма можно судить об условиях его существования — образе жизни; 4) цели функционирования каждого органа с общей целью функционирования всех органов организма, направленной на поддержание жизни организма как целого; 5) разнообразия сочетаний органов в организмах с их структурной и функциональной совместимостью; 6) изменений в одном или нескольких органах и их функциях с изменениями в других органах и функциях того же организма.

Принцип незаменимости информации (принцип А. А. Ляпунова) — полностью утраченная информация (несохранившаяся ни в одном экземпляре) восстановлена быть не может; заменять друг друга могут только порции информации, произошедшие из одного источника и являющиеся результатом перекодирования одна другой.

Принцип относительности новизны — если предположить повторное возникновение информации, тождественной полностью утраченной (несохранившейся

ни в одной копии), то установить ее тождество с последней окажется невозможным в виду отсутствия объекта для сравнения.

Принцип параллелизма — представление XVIII в., согласно которому последовательные стадии индивидуального развития организмов соответствуют восходящему ряду нижестоящих форм, образующих в совокупности иерархическую «лестницу существ».

Принцип парсимонии (*принцип простоты; принцип экономии; «бритва Оккама»*) — гносеологическое правило, согласно которому из альтернативных гипотез, равно согласующихся с фактами, следует выбирать самую простую, включающую минимальное число прямо не проверяемых предложений.

Принцип симметрии причин и следствий (*принцип П. Кюри*) — выражает симметрический аспект принципа причинности; симметрия причин сохраняется в симметрии следствий; и следовательно: 1) данное событие причинно обусловлено в меру сохранения в симметрии его структуры симметрии структуры его причин; 2) судить о причинах по их следствиям можно в меру сохранения симметрии структуры первых в симметрии структуры вторых; 3) данное состояние системы ново в меру нарушения в симметрии его структуры симметрии структуры предыдущего состояния; 4) данное состояние системы преемственно связано с предыдущим в меру сохранения в симметрии структуры первого симметрии структуры второго.

Прогрессионизм — представление ряда сторонников катастрофизма, о том, что появляющаяся после каждой катастрофы новая фауна и флора характеризуется более высокоорганизованными представителями по сравнению с предшествующими.

Проталлаксы (*основное звено развития, по В. Е. Руженцеву*) — первичные филогенетические преобразования организма, охватывающие семофилезы всегда немногочисленных эктосоматических систем (органов), определяющие и поддерживающие данное направление прогрессивной специализации, обеспечивая гомерезис филогенеза.

Протерогенез — «предвосхищение» облика взрослого потомка в ранних стадиях индивидуального развития (по О. Шиндевольфу). Синоним — профетические фазы (по А. П. Павлову).

Развитие — процесс, сопровождающийся новообразованием и преемственностью в ряду следующих друг за другом состояний самоорганизующегося объекта.

Развитие канализированное — помехоустойчивый путь онтогенетических преобразований, ведущий к осуществлению стабильного (нормального) фенотипа.

Расстояние таксономическое — количественная мера сходства (или различия) сравниваемых палеонтологических (и других) объектов, вычисляемая по совокупности значений признаков, присущих этим объектам.

Рецемизация — утрата асимметрии в смысле правых/левых структур.

Регулируемые вариации развития — проявления изменчивости онтогенетических стадий, нивелируемые в дальнейшем ходе онтогенеза.

Ретардация — замедление темпов эмбрионального развития или запаздывания эмбриональной закладки органа у потомков по сравнению с предками.

Рефрен — упорядоченный набор признаков (или состояний одного признака, по С. В. Мейену).

Сальтационизм — концепция, предполагающая внезапное преобразование организмов, приводящее к появлению новых таксонов высокого ранга.

Селекционизм — эволюционная теория, в основу которой положен принцип естественного отбора.

Семофилез — филогенетические преобразования части или аспекта эволюлирующей системы; не представляет собой самостоятельного и независимого от целого процесса развития; изолированное рассмотрение данного семофилеза методически оправдано в меру внутреннего единства и обособленности филогенетической судьбы соответствующей части или аспекта в рамках целого.

Сестринская группа — группа непосредственных потомков некоторого предка.

Симплезиоморфия — сходство по плезиоморфии (см.), унаследованное от более или менее отдаленного общего предка.

Синапоморфия — сходство по апоморфии (см.), возникшей у ближайшего общего предка сходных групп.

Синтетическая теория эволюции — современное направление эволюционного учения, характеризующееся объединением дарвинизма с генетикой и экологией.

Система — более или менее произвольно выбранный конечный (в познавательном отношении) аспект структуры вместе с его материальным носителем.

Система развития — см. эпигенетическая система.

Систематика — 1) учение о классификации организмов — см. таксономия; 2) в широком смысле — учение о разнообразии организмов — см. типология.

Систематика филогенетическая — 1) выдвинутая Ч. Дарвином и развитая Э. Геккелем таксономическая программа, основанная: а) на признании исторического становления живых организмов и всех их существенных свойств; б) на признании теснейшей связи «естественных» отношений организмов с их родством; в) претендующая, тем самым, на роль дальнейшей конкретизации линнеевской программы построения естественной системы; г) на признании главной целью — построение системы организмов, отражающей структуру их родственных (филогенетических) отношений; 2) систематика конкретных организмов, построенная в соответствии с программой, обозначенной в п. 1; 3) см. кладизм.

Снятие — возникновение новой структуры, сохраняющей в опосредованном виде свойства предшествовавших и преемственно с ней связанных структур.

Специализация — качественный режим развития и творчества, обеспечивающий все позитивные преобразования организации; при этом система становится все более устойчивой (приспособленной), запоминание превосходит забвение, объем памяти, уровень преемственности и направленности развития растут по мере осуществления процесса, а свобода выбора и творчества понижается.

Сравнение — логический метод познания, лежащий в основе суждений о сходстве и различии объектов и явлений; осуществляется путем сопоставления объектов с целью выявления (экспликации) их отношений как подсистем в системе (классе) объектов общего рода.

Стабилизационная перестройка — эволюционное преобразование отрезка развития, предшествующего в онтогенезе какой-либо стадии, стабилизируемой естественным отбором; прогрессирует в последовательных онтогенетических циклах от этой стадии ко все более ранним.

Структура — совокупность (ансамбль) устойчивых внутренних связей объекта, обеспечивающих его целостность и тождественность самому себе, т. е. сохранение основных свойств при различных внутренних и внешних возмущениях.

Структура (топография) ареала — общая картина распределения плотностей заселения географического ареала популяциями и особями вида.

Сукцессия — последовательная смена биоценозов во времени на определенном участке суши или дна бассейна; смена биоценозов в ходе сукцессии представляет собой сукцессионный ряд.

Таблица политомическая — форма записи информации в виде матрицы, строки которой соответствуют исследуемым объектам, столбцы — признакам, а символы (например, цифры), располагаемые на пересечении строк и столбцов — конкретным значениям признаков, наблюдаемым на данном объекте.

Таксономия — 1) систематика — учение о разнообразии некоторого универсума целых — объектов-систем, рассматриваемых с точки зрения их принадлежности к классам — системам объектов общего рода, называемым таксонами и выделяемым по тому или иному основанию; 2) теория систематики — учение о таксонах, способах их выделения, диагностики, группировки и соподчинения.

Творчество — процесс запоминания выбора, случайного по отношению к состоянию, предшествующим операнду (см.).

Телеология — учение о целенаправленных и целесообразных процессах и явлениях в природе, для которых был постулирован особый вид причин — «конечные причины»; источник «конечных причин» искали во внешних целопологающих воздействиях на объекты, обнаруживающие целенаправленное поведение (внешняя телеология, Х. Вольф); а также во внутренней организации

объектов, обнаруживающих целенаправленное поведение (имманентная телеология, Аристотель, Г. В. Лейбниц, Ф. В. Шеллинг, Г. В. Ф. Гегель); кибернетикой установлено, что в основе всех форм целенаправленных (в том числе и целесообразных) процессов лежит механизм отрицательной обратной связи; см. телеонмия.

Телеонмия — способность системных объектов к целенаправленному (целесообразному) поведению, обусловленному наличием в их внутренней организации (структуре) одного или нескольких контуров отрицательной обратной связи; любое целенаправленное движение (поиск) может осуществляться только от менее устойчивых состояний к более устойчивым.

Телогенез (специализация в узком смысле; анагенез) — завершающая фаза (стадия) процесса специализации; выражается в направленной филетической эволюции таксона и его подтаксонов первого порядка; для нее характерны: редукция как тип дейталлакс и переход адаптивной радиации на все более низкие таксономические уровни.

Теория зародышевой плазмы А. Вейсмана — теория в соответствии с которой эволюция основана исключительно на отборе наследственных зачатков (ид. детерминантов и т. п.), составляющих «бессмертную» зародышевую плазму, передаваемую из поколения в поколение через половые клетки; индивидуальное развитие основано на разделении (сегрегации) этих зачатков в соматических клетках в соответствии с их тканевой спецификой; изменения в этих клетках не имеют эволюционной роли, поскольку они гибнут вместе со смертью особи и не передаются потомкам.

Теория ортогенеза — концепция, согласно которой эволюция следует по пути, предопределенному внутренними свойствами — латентными потенциями — организмов; роль факторов, освобождающих эти латентные потенции, приписывается влиянию внешних (эктогенетический ортогенез, по В. Гааке, Т. Г. Т. Эймер) или внутренних (автогенетический ортогенез, по Р. С. Лалл) факторов.

Тератология — область знаний, изучающая аномалии организмов и отклонения органов и причины их происхождения.

Типогенез — начальная фаза (стадия) процесса специализации, определяющая в существенных чертах ее дальнейшее возможное направление; выражается в стабилизации основ структурной организации нового таксона.

Типолиз — процесс дестабилизации данного таксона, которым завершается его филогенетический цикл, если типолиз не ведет к вымиранию, то вслед за ним начинается филогенетический цикл нового таксона.

Типологическая концепция — концепция, игнорирующая изменчивость и рассматривающая членов популяции как копии «типа», соответствующего «идее» в понимании Платона.

Типология — учение о разнообразии некоторого универсума целых — объектов-систем и их элементов — частей и (или) аспектов и (или) отношений между ними, рассматриваемых с точки зрения принадлежности тех и других к классам — системам объектов общего рода, — выделяемым по тому или иному основанию.

Типостаз — большая часть филогенетического цикла, охватывающая фазы (стадии) кладогенеза и телогенеза, в течение которой сохраняются все характерные признаки таксона, а его филогенез носит характер прогрессивной специализации.

Транзитивный полиморфизм — сохраняющийся в среде поколений обратимый (демонстрирующий взаимные переходы вариантов) полиморфизм, прослеживающийся как на внутривидовых последовательностях предков и потомков, так и на таксономически значительно более длинных интервалах.

Трансдукция вирусная — перенос фрагментов генома от одного организма другому, осуществляемый вирусами.

Уведеть — структура отношений системы к своей среде; противоположно не понятию «среда», а понятиям «внешние воздействия» и «внутренние возмущения».

Устойчивость — способность системы или процесса сохранять ансамбль существенных для них параметров при малых случайных внутренних и (или) внешних возмущениях; в биологии синоним устойчивости — приспособленность.

Фен — вариация признака, обусловленная генетически и неподразделяемая на составные компоненты без потери качества.

Фенотип — совокупность всех свойств и признаков организма, формирующихся в процессе взаимодействия его генотипа и среды развития.

Фенотипическая норма — адаптивная норма (см.).

Фетализация — способ эволюционных изменений, характеризующийся замедлением темпов морфогенеза отдельных структур и приводящий к сохранению у взрослого организма эмбриональных или ювенильных особенностей (по Л. Больку).

Фиксизм — в биологии учение о постоянстве (неизменяемости) видов.

Филогенетика — 1) наука о филогенезе (см.) и его закономерностях, 2) совокупность методов реконструкции филогенеза и в первую очередь генеалогии (см.).

Филогенез — 1) конкретный ход эволюции, осуществленный организмами на Земле; 2) эволюционный процесс, осуществленный конкретным таксоном.

Филогеронтизм — концепция, рассматривающая последовательность фаз (стадий) филогенетического развития таксона по аналогии с таковыми для онтогенеза (детство — юность — зрелость — старость), а процесс вымирания — по аналогии с процессом старения.

Филэмбриогенез — эволюционное изменение хода индивидуального развития организмов.

Финализм — признание наличия внутренней силы, управляющей филогенетическими изменениями органических форм и ведущей эволюцию к предустановленной конечной цели.

Фратрия — группа популяций, существовавшая в течение определенного промежутка времени и составляющая сегмент (часть, отрезок) филетической линии.

Функция — циклический (и в этом смысле обратимый) процесс, направленный на сохранение и поддержание специфических свойств системы.

Хелотаксономия — раздел таксономии, изучающий разнообразие химического состава организмов с точки зрения их сходств и различий.

Целое — взаимно ограничивающая и направляющая поведение более или менее самостоятельных элементов (частей, аспектов и отношений между ними) организация, существенные свойства которой не вытекают из свойств отдельных, несвязанных между собой элементов (т. е. являются нерасторжимыми свойствами целого).

Ценогенез — 1) любая «фальсификация» (нарушение) повторения организации предков в онтогенезе потомков (рекапитуляции), вызванная адаптивными перестройками в процессе эволюции онтогенеза (Э. Геккель); 2) изменения ранних и средних стадий онтогенеза, непосредственно направленные на повышение устойчивости (приспособленности) этих стадий и не обусловленные стабилизационной перестройкой последующих, более поздних, стадий онтогенеза; 3) форма телогенеза, при которой эмбриональные или личиночные приспособления являются характерным типом проталлакс (А. Н. Северцов).

«Черный ящик» — условное название системы, в которой внешне наблюдательно доступны лишь входные и выходные величины, а внутреннее устройство ее и процессы, в ней протекающие, неизвестны; в этих условиях можно сделать ряд важных выводов о поведении системы; такой подход открывает возможности изучения систем, устройство которых либо неизвестно, либо слишком сложно для того, чтобы можно было по свойствам составных частей этих систем и структуре связей между ними сделать вывод об их поведении.

Шпренты — биотурбации, представляющие собой серию концентрических арок между вертикальными компонентами V-образной норки животного, обычно параллельных ее основанию; шпренты фиксируют прежние положения основания норки.

Эволюция — необратимый процесс исторического развития организмов, осуществляющийся в среде поколений.

Эволюция итеративная — особый случай очень тесной, обычно аллохронной, параллельной эволюции; наблюдается только в фазе телогенеза; известна в двух формах: 1) длительно персистирующая фила периодически порождает

еще более специализированные, обычно гипергенные, короткоживущие параллельные ответвления; 2) инадаптивная форма понижает уровень специализации путем гипогенеза, но, сохраняя очень узкое направление специализации, осуществляет филогенез параллельный таковому предковой формы; до детальной филогенетической реконструкции исходные и сверхспециализированные формы обычно противопоставлялись как два разных таксона, причем в первом случае один из них имел прерывистое стратиграфическое распространение, а во втором случае — оба; такого рода примеры неоднократно интерпретировались как случаи обратимости эволюции.

Эвтаксоны — палеонтологические таксоны, более или менее эквивалентные таксонам неонтологии.

Эквифинальность — тождество конечных результатов сравниваемых онтогенетических циклов при наличии различий в их начальных стадиях.

Эктогенез — концепция, рассматривающая процесс эволюции как непосредственный результат воздействия изменения внешних условий на организмы.

Эндосоматические функциональные системы (органы) — функциональные системы организма, главные функции которых непосредственно связаны с внешней средой и обеспечивают устойчивость (адаптацию) организма к ней.

Эндосоматические функциональные системы (органы) — функциональные системы организма, главные функции которых непосредственно не связаны с адаптацией к внешней среде и обеспечивают координацию частей и аспектов целого, т. е. его гомеостаз.

Эпигенетическая концепция эволюции — представление об эволюции как о преобразовании системы индивидуального развития; становление эволюционного новшества рассматривается как процесс его стабилизации, начинающийся с отбора соответствующего фенотипического отклонения и ведущий к изменению организации зародышевой клетки.

Эпигенетический ландшафт — совокупность путей развития, потенциально, осуществимых для данного зародыша или его части, выраженная в виде трехмерной пространственной модели, т. е. в виде системы русел и водоразделов (по К. Х. Уоддингтону).

Эпигенетическая система — организация зародышевой клетки, определяющая специфическое для данного вида пространство возможных путей и конечных результатов индивидуального развития.

Эффект «черной королевы» (или эффект Л. Ван Валена) — в силу постоянной эволюции среды обитания и, в первую очередь, биотической среды, как правило, для поддержания даже достигнутого уровня относительной приспособленности необходима дальнейшая адаптивная эволюция; «чтобы находиться на месте надо быстро бежать».

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Аббревиация 2 — 58, 183
Аберрация 1 — 528, 532; 2 — 111, 150, 166, 206
Автогенез 1 — 65
Автогенетический ортогенез 1 — 65, 66
Автополиплоидия 2 — 197, 201
Адаптация 1 — 520; 2 — 84, 85, 96, 97, 99
Адаптивная (фенотипическая) норма 2 — 77, 89, 90, 111, 166, 174, 181
— радиация (иррадиация). См. кладогенез
Акритархи 2 — 122, 123
Акселерация 1 — 57, 58, 198; 2 — 177, 179, 192
Актуопалеонтология 1 — 417
Алгоритм 2 — 60, 63, 67
Алгоритмизация 2 — 67
Аллель (-и) 2 — 144, 160
Аллогенез 2 — 100
Аллоиметроны 1 — 68; 2 — 92, 93
Аллополиплоидия 2 — 197, 202
Амфиэробы 2 — 119
Анаболия 2 — 178, 183, 190, 191
— отрицательная (афанизия) 2 — 183
Анагенез 2 — 109
Анаэробы 2 — 119
Ансамбль-вид 1 — 166
Ансамбль-род 1 — 166
Антидарвинизм генетический 1 — 69
Апоморфия 1 — 485, 487, 488, 521
Ареал (географический)
— гомогенный 2 — 9
Ареал дизъюнктивный 2 — 10
— дисперсный 2 — 10
— островной 2 — 10
— политопный 2 — 10
— сплошной 2 — 10
— объемный 2 — 12, 13
Ареал-тип 2 — 13, 14
Ареала кружево 2 — 9
— структура (топография) 2 — 9
Ареалов границы
— неподвижные 2 — 11
— подвижные 2 — 11
— прогрессивные 2 — 11
— регрессивные 2 — 11
Ареало-генетический принцип (районирования) 2 — 13, 14, 17
Ареалология 2 — 8
Аристокенез 1 — 68; 2 — 92, 97, 99, 100, 112, 113
Аристокены (ректиградации) 1 — 68; 2 — 111—113
Арогенез 2 — 83, 104, 109, 112
Ароморфоз 2 — 83, 103, 104
— ключевой 2 — 94, 104, 105, 108, 110, 115
Архаллакис 2 — 181, 186, 190, 193—195, 203, 206
Архетектоника 1 — 92
Архетип 1 — 498, 514, 515, 521; 2 — 86
Астогенез 1 — 124, 207—209
Аутапоморфия 1 — 485, 488, 490, 492
Аутоплезиоморфия 1 — 485, 488, 491
Аэробы 2 — 119
Батмизм 1 — 57
Батмогенез 1 — 57
Биогенетический закон (Э. Геккеля) 1 — 38, 59, 98, 210; 2 — 86, 171, 173, 178—180, 188, 189, 192
Биогеографический пояс (надобласть) 2 — 21—23
Биогеохимия молекулярная 1 — 344
Биогеоценоз 2 — 25, 26
Биолиты 2 — 120
Биофация (биологическая фация) 2 — 25
— ископаемая 2 — 25, 218
Биологический закон инерции (О. Абеля) 1 — 63, 64
— прогресс 2 — 100

— регресс 2 — 81, 99, 100
 Биометрия 2 — 59
 Биоминерализация 1 — 241, 244, 249, 253
 — индуцируемая 1 — 256, 257
 — матрицируемая 1 — 243, 244, 249, 257
 Биомолекулы 1 — 343—345
 Биопластология 1 — 58, 59
 Биопризнаки 1 — 68
 Биопровинция (биозона) 2 — 12
 Биостратонемия 1 — 416, 417
 Биотурбации 1 — 405, 406
 Биофациальное направление (районирования) 2 — 24, 27
 Биохория
 — азональная 2 — 16, 23, 24
 Биохория широтная (зональная) 2 — 16, 21, 22, 23
 Биохорологические исследования (районирования) 2 — 8, 15, 16, 22, 27, 28
 Биохорология 2 — 8
 Благотенез (гистерогенез) 1 — 198, 207
 Брадигенез (см. ретардации) 2 — 183
 Брадителля 2 — 102
 «Бритва Оккама» 1 — 488
 Броккизм. См. филогеронтизм

Вейсманизм. См. теория зародышевой плазмы (А. Вейсмана)

Вид биологический (неонтологический) 1 — 529; 2 — 12

— палеонтологический (сукцессионный, палеовид, фратрия) 1 — 529; 2 — 12

Видообразование итеративное. См. эволюция итеративная

Викарирование географическое 2 — 358

Выбор 2 — 79, 81, 84, 96

Выбора операция 2 — 79, 81, 84

Генеалогия 1 — 483, 484, 487, 489

Генетическая ассимиляция 2 — 196

Геносистематика 1 — 511, 515

Генотип 1 — 527; 2 — 182

Генофонд 1 — 526

Геоархеография 1 — 20

Геоботаника историческая (палеогеоботаника, палеофитоценология) 2 — 46, 47

Геомикробиология 2 — 248

Геополимеры 1 — 344, 345

Геофлора 2 — 34, 35

Гетеробатмия 2 — 98, 109

Гетерогенезис 2 — 98

Гетерологические ряды (Э. Д. Копа) 2 — 111, 112

Гетеростилия 1 — 499

Гетеротопия 1 — 96, 115, 118

Гетерофилия 1 — 499

Гетерохрония 1 — 62, 115, 198; 2 — 177, 180, 181, 186, 190, 192, 193

Гибридизация 2 — 197, 201, 202

Гибридогенез 2 — 202, 297

Гиногенез 2 — 297

Гипергенез («сверхспециализация») 2 — 102

Гипогенез 2 — 98, 102

Гипотеза делювианизма 1 — 28

— «органического отбора» 1 — 67

Гистогенез 1 — 207, 286, 319

Голоморфовид 1 — 530

Голофитетическая группа (голофилетический, или монофилетический таксон, по В. Геннигу) 1 — 487, 488, 491

Голофилия 1 — 486, 487

Гомеозис 1 — 96

Гомеоморфия. См. гомоплазия

Гомеорезис 2 — 83

Гомеостаз 1 — 77, 518

Гомологизация 1 — 93—95, 98, 101, 449, 474

Гомологические ряды (Э. Д. Копа) 2 — 111, 112

Гомология латентная (потенциальная) 2 — 92, 94, 110, 111

— косвенная 2 — 92

Гомоплазия (гомеоморфия) 1 — 485, 492; 2 — 92, 111

Гомотаксис 1 — 49, 51, 85

Градуализм (см. правило постепенности эволюции) 2 — 86

Девияция 2 — 181, 186, 189—194

Дедифференциация (органов) 1 — 119, 120
Дейталаксы (координации) 2 — 96
Дестабилизация (эманация) 2 — 81
Диапоморфия 1 — 485
Дивергенция (закон дивергенции) 1 — 48, 49, 464, 498; 2 — 190
Естественная система (систематика) 1 — 497

Естественный отбор 1 — 50, 53, 54, 57, 68, 60, 75, 77

Живое вещество биосферы 1 — 340, 365

Жизненная (-ые) форма (-ы) 2 — 45—48, 50, 53

Загадочные организмы (проблематики, палеонтологические проблематики, энigmatики, энigmatы) 1 — 229—236

Закон адаптивной радиации (Г. Ф. Осборна) 1 — 49

— адаптивной и инадаптивной эволюции (закон Ковалевского) 1 — 49, 53, 54, 68

— гомологических рядов в наследственной изменчивости (закон Вавилова) 1 — 102, 461, 463, 500—503

— зародышевого сходства (К. М. Бэра) 1 — 98, 210; 2 — 148, 170, 178, 188

— наследственности (закон сохранения вида, идоcтазис) 1 — 66

— «нижней челюсти» 1 — 424

— обратимости эволюции (закон биогенетических циклов) 1 — 66; см. также итеративная эволюция

Закон прерывистости (Д. Н. Соболева) 1 — 66; 2 — 115, 116. См. также правило прерывистого равновесия

— (принцип, правило) необратимости эволюции (Л. Долло) 1 — 49, 61; 2 — 113—116, 118

— родственных отклонений (правило Н. П. Кренке) 1 — 462, 464, 465: 502
— увеличения роста в филогенетиче-

ских ветвях (Э. Д. Копа — Ш. Делере) 1 — 64, 523

— эволюции (закон органического роста). См. филогеронтизм

Запись онтогенетическая 2 — 179, 180, 186, 188, 189, 191

Известковый нанопланктон 1 — 476

Известковые нанофоссилии 1 — 477

Изоаберранты 2 — 360

Изобииоценоз (параллельное сообщество) 2 — 45

Изменчивость аналогическая (по Ч. Дарвину) 1 — 461

— внутривидовая 1 — 456, 457

— внутриколоннальная 1 — 533

— возрастная 1 — 527, 530

— генетическая 1 — 527

— географическая (топографическая) 1 — 527, 530, 534

— групповая (межпопуляционная) 1 — 527, 530 — 534

— дискретная (прерывистая, качественная, альтернативная) 1 — 527

— индивидуальная 1 — 120, 530 — 532, 534

— клинальная (непрерывная, количественная, рядовая) 1 — 527

— коррелятивная (корреляционная, соотносительная, сопряженная, зависимая) 1 — 527

Изменчивость модификационная 1 — 499

— тератологическая 1 — 222—224, 502

— фенотипическая (видимая) 1 — 527

— физиологическая (функциональная) 1 — 527

— хронографическая

— — направленная 1 — 71, 527

— — ненаправленная 1 — 527

— экологическая (биотопическая) 1 — 527, 534

— этологическая (поведения) 1 — 527

Изореагенты 2 — 360

Инадаптация 2 — 99

Инбридинг 2 — 149

- Инволюция 2 — 115
 Инерция развития 2 — 78
 Информация 2 — 79
 Ирредукционизм 1 — 23
 Итеративное формообразование 1 — 500; 2 — 100
 Итерация 1 — 62; 2 — 100
 Ихнофоссилии 2 — 218
 Ихноценоз 1 — 421
- Карносистематика 1 — 511
 Катагенез 1 — 347, 353; 2 — 98
 Катастрофизм (теория катастроф) 1 — 34—39, 41, 45, 67
 Катена 1 — 396
 Квантовая эволюция 2 — 87
 Кибернетика филогенетическая 1 — 517
 Кинетогенез 1 — 57
 Кладизм (кладистика, клади-
 стическая систематика, филогенетическая
 систематика) 1 — 447, 458, 480, 506,
 507
 Кладизм трансформированный (нео-
 кладизм) 1 — 91
 Кладогенез (адаптивная радиация)
 1 — 68; 2 — 100, 102, 112
 Кладограмма (дендрограмма) 1 —
 480, 491
 Климатобиогеографическое направ-
 ление (районирования) 2 — 20, 27
 Ключ диагностический (определи-
 тельный)
 — дихотомический 2 — 63, 64
 — монотомический 2 — 63, 64
 — политомический 2 — 63, 64
 Ключевой ароморфоз 2 — 94, 104,
 105, 108, 110, 115
 Коареал (комплекс ареалов) 2 — 13,
 14
 Кодирование 2 — 61—65, 68, 69
 Колониальность 1 — 123—125, 128,
 129, 131, 139
 Колония (биологич.) 1 — 123, 124,
 131, 138, 207
 — временная 1 — 125
 — ложная 1 — 131
 Комидология 1 — 417
- Конвергенция 1 — 461, 464, 488, 489,
 492
 Конкретная флора 2 — 34
 Коннекция 1 — 518
 Константа распознавания 2 — 361
 Концепция вида монотипическая (ти-
 пологическая) 1 — 525
 — политипическая (популяционная)
 1 — 528, 529
 — персистентности 1 — 51, 62
 Костная ткань 1 — 280, 281, 285—288
 Кость — орган 1 — 288
 Креационизм 1 — 34, 35, 38, 45, 56
 Креод 2 — 175
 Криптапоморфия 1 — 485
 Критерий непрерывности ряда пере-
 ходных форм 1 — 98
 — положения 1 — 93, 449
 — специального качества 1 — 96
 Кульминация (биологическая) 1 —
 54, 55
- Ламаркизм 1 — 47, 52, 67
 Ламарко-дарвинизм («геккелевский
 дарвинизм») 1 — 56
 Ландшафт 2 — 26
 Ландшафтно-географическое направ-
 ление (районирования) 2 — 25—27
 Лигнотафлора 1 — 467
 Линнеон (линнеевский вид) 1 — 461
 Липогенез (липопалингенез) 2 — 192
 Ложная плезиоморфия (криптомор-
 фия) 1 — 485
 — синапоморфия 1 — 487
- Макроэволюция 1 — 69
 Матрица органическая 1 — 243, 244,
 336
 Мерон 1 — 92, 93, 96, 449, 501
 Мерономизация 1 — 92, 449, 450
 Мерономия 1 — 92, 449, 459, 513
 Мероценоз 1 — 421
 Метаморфоз катастрофический 1 —
 199
 — эволюционный 1 — 199
 Метод биопластический 1 — 59
 — взаимного освещения 1 — 505
 — внегруппового сравнения 1 — 493,
 494

— генеалогической реконструкции 1 — 483
 — Герасимова 1 — 182
 — изотопный 1 — 328; 2 — 220, 228
 Метод кальций-магниевый 1 — 332; 2 — 220
 — конструктивного совершенства 1 — 493, 496
 — математического моделирования 1 — 517
 — морфофункционального анализа 1 — 55, 106, 371
 — онтогенетический 1 — 494
 — радиоуглеродный 2 — 228
 — сравнительно-гистологический (А. М. Заварзина) 1 — 291
 — таксономических аналогий 1 — 495
 — тройного параллелизма 1 — 60, 98; 2 — 188
 — этологический 1 — 55, 184, 404
 Методы генотипические (филогенетики) 1 — 511
 — фенотипические 1 — 511
 — экстрасоматические 1 — 511
 Меторизис 1 — 96
 Механоламаркизм 1 — 56, 58; 2 — 171
 Микропалеонтология 2 — 232, 233, 236
 Микрофилогения 1 — 507—509
 Микрофоссилии 2 — 123—125
 Микроэволюция 1 — 465, 466
 Мобилизм (континентов) 2 — 225
 Модальность признака 1 — 484, 485
 Молекулярная палеонтология 1 — 338—342
 Монофилия 1 — 486; 2 — 39, 108
 Морфа 1 — 528, 532, 534
 Морфовид 1 — 526
 Морфогенез 1 — 64, 66, 199; 2 — 189, 191
 Морфоз (-ы) 2 — 175, 176
 Морфоклина 1 — 488, 493, 494
 Морфофизиологический прогресс 2 — 98
 — регресс 2 — 98
 Мультикреационизм 1 — 35—39, 41
 Мутационизм 1 — 73; 2 — 195—197
 Мутация (-и) Ваагена 1 — 51, 52, 63

Направленность эволюции (ортогенез) 1 — 70, 71, 72
 Наследственность 1 — 71
 Некрология 1 — 416, 417
 Некроценоз 1 — 420, 421
 Неокатастрофизм 1 — 64, 74
 — автогенетический 1 — 74
 — ациклический 1 — 67, 74
 — пиклический 1 — 67, 74
 — эктогенетический 1 — 74
 Неоламаркизм 1 — 56—59, 62, 64; 2 — 175
 Неотения 2 — 115, 183, 193
 — факультативная 2 — 194
 Новизна 2 — 79—81, 86, 97
 Номогенез 1 — 65
 Номотетизация 1 — 462

Область (био- и палеобиогеографическая) 2 — 15
 Одонтод 1 — 298, 299
 Одонтодиум 1 — 299
 Округ (био- и палеобиогеографический) 2 — 15
 Онтогенез 1 — 42, 198; 2 — 169, 174
 Онтогенез мозаичного типа 2 — 175
 — регуляционный 2 — 174, 175
 Онтогенетическая разница 2 — 179
 Онтогенетический метод 1 — 197, 202, 204, 494, 495
 Онтоцикл 1 — 58
 Операнд 2 — 80, 81, 83
 Оператор 2 — 84
 Орган-род 1 — 453
 Организация 2 — 83
 Организм 2 — 76, 77, 95, 117
 Ориктокомплекс 1 — 421
 Ориктоценоз 1 — 420, 421
 Ортогенез 1 — 56, 62; 2 — 83
 — автогенетический 1 — 65
 — эктогенетический 1 — 76—78
 Ортоламаркизм 1 — 56

Палеоальгология 1 — 466, 474, 475
 Палеобиогеографическое районирование 2 — 15, 18—22, 27
 Палеобиогеография 2 — 5, 24—30, 225
 Палеобиогеоценоз 2 — 25

Палеобиоценоз 1 — 388; 2 — 26
 Палеогистология 1 — 207
 Палеоизация 1 — 265, 337
 Палеокарпология 1 — 467
 Палеоксиология 1 — 467
 Палеоландшафт 2 — 25, 26
 Палеомикология 1 — 466, 467
 Палеоневрология 1 — 213
 Палеопалинология 1 — 468—472
 Палеопатология 1 — 219, 221, 222
 Палеосукцессия 2 — 56
 Палеотермометрия 1 — 328, 383; 2 — 220
 Палеофизиология 1 — 10, 27, 211
 Палеофлористика 2 — 31—34, 43
 Палеоэмбриология 1 — 10, 197
 Палингенез 2 — 171, 178, 186, 188
 Панбиосфера 2 — 245
 Панпсихизм 1 — 56
 Парадигматический подход (метод) 1 — 170, 212
 Параллелизм (параллельное развитие) 1 — 461, 495; 2 — 100, 104, 105, 110, 172, 173, 176, 196, 198
 — географический 1 — 49
 — морфофункциональный 1 — 110, 130
 — параконвергентный 1 — 110
 Паратаксон 1 — 448—450; 2 — 29, 33
 Парафилетические группы 1 — 486
 Парафилия 1 — 486
 Педоморфоз (неотения) 2 — 193,
 Плезоморфия 1 — 485, 494, 521
 Плеоморфизм 1 — 499
 Полимеризация 1 — 121, 130, 131
 Полиморфизм внутривидовой 1 — 500, 504, 507
 — генетический 1 — 499
 — модификационный 2 — 194
 — необратимый 1 — 498
 Полиморфизм обратимый 1 — 498
 — сезонный (альтернативный, цикломорфоз) 1 — 499
 — транзитивный 1 — 464, 498, 500, 502
 — функциональный 1 — 110, 111, 121, 123, 132, 134
 Политипическая (популяционная) концепция вида 1 — 528, 529

Полифилетическая группа 1 — 486
 Полифилия 1 — 62, 486, 508; 2 — 119
 Полихронная флора 2 — 34
 Полиэмбриония 1 — 136
 Подвид (географическая раса) 1 — 528
 Популяция ископаемая 1 — 69, 387; 2 — 77, 95
 Постнеодарвинизм 1 — 69, 70
 Правило адаптивной направленности развития (адаптиогенеза) 2 — 84
 — адаптивной радиации 2 — 100, 101
 — адаптивной редукции 2 — 97
 — аристокенеза (правило Осборна) 2 — 99, 110, 112
 — возникновение нового наследственного признака (правило Руженцева) 2 — 89, 91, 112
 — возникновения филогенетических новшеств, преимущественно на поздних стадиях онтогенеза 2 — 86
 — генетического униформизма 1 — 120, 573
 — гомологических и гетерологических рядов (Э. Д. Копэ) 2 — 92
 — градации или постепенного прогрессивного усовершенствования организмов (правило Ламарка—Агасица) 1 — 40; 2 — 85, 86
 — дестабилизации (правило Жерихина) 2 — 89, 91
 — инадаптивной специализации (правило Ковалевского) 1 — 54; 2 — 99
 — итеративной эволюции 2 — 100
 — Кренке. См. закон родственных отклонений (Н. П. Кренке)
 — мозаичной эволюции 1 — 68, 520; 2 — 98, 99, 109, 113
 Правило монофилии 2 — 108
 — «перемежающегося равновесия» или правило пунктуализма (правило Эддреджа и Гоулда) 2 — 80, 86, 89, 112
 — постепенности и непрерывности эволюции 2 — 86
 — прогрессивной специализации (правило Депере) 1 — 64, 523; 2 — 91

— прогрессивной эволюции или ароморфоза 2 — 103
 — происхождения от неспециализированных предков (правило Копа) 1 — 57, 58, 64, 523
 — специализации экто- и эндосоматических подсистем организма в филогенезе 2 — 96, 97, 99, 100
 — типичной смены фаз (стадий) филогенетического цикла (адапациогенеза) 2 — 101
 — эволюционной инерции (правило Додерлейна—Абеля) 1 — 63; 2 — 108, 111
 Предпыльца 1 — 469
 Преемственность 2 — 78, 86, 111
 Презумпция древности 1 — 484
 — прогрессивности эволюции 1 — 496
 — унаследованности 1 — 482, 489
 Признак 1 — 484, 492, 511; 2 — 117
 Признаки несамостоятельные 1 — 454
 — профетические (пророческие) 1 — 65
 — самостоятельные 1 — 454
 Принцип ареало-генетический 2 — 13, 14, 17
 — взаимозаменяемости 2 — 79
 — внутреннего усовершенствования 1 — 56
 — гомотаксиса 1 — 49—51
 Принцип деляминации (расслоения) 1 — 296
 — корреляции (частей организма) 1 — 32, 33, 163, 179, 516
 — Кюри 2 — 368
 — (метод) тройного параллелизма 1 — 98
 — мозаичной детерминации 2 — 143
 — монотопных выборок (рядов) 1 — 456, 457
 — монофилии 1 — 508; 2 — 79, 108, 109
 — мультифункциональности 1 — 110
 — незаменимости (невосстановимости, невосполнимости) утраченной информации (А. А. Ляпунова) 2 — 79, 114, 367
 — общей пространственно-временной

локализации дискретных частей (элементов) организма 1 — 163
 — опережения 1 — 122
 — относительной новизны 2 — 80
 — парсимонии (простоты, экономии) 1 — 488
 — типологической модели 1 — 162
 — условий существования 1 — 516
 — установления органической связи частей организма 1 — 163
 — эквифинальности (правило Ру) 2 — 148, 170
 Проблема целостности 1 — 516
 Провинция (биогеографическая) 2 — 15
 Протерогенез 2 — 183
 Псевдодарвинизм 1 — 73
 Псевдофоссилии 1 — 231
 Псевдоценоз 1 — 421
 Психоламаркизм 1 — 56, 57, 62

Радикал 1 — 501, 502
 Развитие 2 — 78, 83
 — канализированное 2 — 78—81
 Район (био- и палеобиогеографический) 2 — 14, 15
 Раналиевая гипотеза 1 — 506
 Растительность 2 — 31, 46, 52—55
 Реверсия 1 — 485, 488; 2 — 115
 Редукционизм 1 — 23
 Рекапитуляция 1 — 58, 59, 98, 198, 210; 2 — 178, 180, 181, 186, 188
 Реквиградация 2 — 111, 112
 Ретардация 1 — 57, 198; 2 — 183, 192
 Рефрен 1 — 102, 462—464, 500—502; 2 — 45
 Рудиментация (отрицательный архаллаксис) 2 — 182, 183

Сальтационизм 1 — 42, 45—47, 64, 66, 115, 116, 118; 2 — 194
 Сектор (био- и палеобиогеографический) 2 — 36
 Селекционизм 1 — 65
 Семофилез 2 — 96, 98, 111, 113
 Сестринская группа 1 — 483, 487
 Симплезиоморфия 1 — 485, 488, 492

- Синапоморфия 1 — 485, 487—489, 491, 492, 494
 Синтетическая теория эволюции (постнеодарвинизм) 1 — 60, 69, 70, 79, 146, 497; 2 — 144—146
 Система 1 — 448, 497
 — развития. См. эпигенетическая система
 Систематика 1 — 448, 497
 — естественная 1 — 497
 — филогенетическая 1 — 480, 497, 507, 508, 510
 Системы кодирования непозиционные 2 — 61, 62
 Системы позиционные 2 — 61, 62
 Снятие 2 — 95, 96, 104
 Событийная стратиграфия 2 — 215
 Специализация (биологическая) 1 — 54; 2 — 82, 92
 Страна (био- и палеогеографическая) 2 — 24
 Стратофлора 2 — 34
 Строматолиты 2 — 120
 Субституция 2 — 178, 179
 Сукцессия 1 — 382, 398, 400; 2 — 47
 Сфероморфиды 2 — 123
 Сценарий (в филогенетике) 2 — 119

 Таксон 1 — 448, 450
 — голофилетический 1 — 487
 — инадаптивный 2 — 100
 — монофилетический 1 — 486
 — парифилетический 1 — 487
 — полифилетический 1 — 508
 — эвадаптивный 2 — 99
 — эндемический 2 — 10
 Таксономия 1 — 448, 449
 — числовая 1 — 511
 Танатология 1 — 417
 Танатомасса 1 — 421
 Танатотоп 1 — 420
 Танатоценоз 1 — 420, 421, 425, 435
 Тафономия 1 — 376, 416, 424, 434
 Тафофлора 2 — 34
 Тафоценоз 1 — 420, 421, 425; 2 — 34
 Творчество 2 — 79, 90, 99, 110
 Тейльзона 2 — 12

 Тейльпровинция 2 — 12
 Тектология 1 — 92
 Телеономия 1 — 73
 Телогенез 2 — 98, 101, 102
 Теория биогенеза (Д. Н. Соболева) 1 — 66, 67
 — Ген 2 — 246
 — зародышевой плазмы (А. Вейсмана) 2 — 142, 143
 — лепидомориевая 1 — 298
 — микроэволюции генетическая 2 — 197
 — мозаичной эволюции 1 — 68, 520; 2 — 98, 99, 109, 113
 — «перечеканки» 1 — 45
 — филэмбриогенеза 2 — 169, 180, 181, 183
 — целостности развития организма 1 — 516
 — эпигенетической эволюции 2 — 147
 Тератология 1 — 219, 220
 «Тетракинетическая» теория эволюции (Г. Ф. Осборна) 1 — 67, 68
 Типогенез 2 — 88, 101, 194
 Типолиз 1 — 75; 2 — 88, 102
 Типологическая концепция 1 — 529; 2 — 33
 Типостаз 2 — 86
 Транзитивный полиморфизм 1 — 464, 498, 500, 502
 Трансдукция 1 — 510, 511
 — вирусная (трансгрессия) 1 — 503

 Ультрамультикреационизм 1 — 35
 Умвельт 2 — 84, 85, 88, 99, 103, 104
 Униформизм 1 — 21, 74
 Устойчивое (типичное) развитие 2 — 147
 Устойчивость 2 — 81, 82, 88
 Учение о стабилизирующем (канализирующем) отборе (И. И. Шмальгаузена — К. Х. Уоддингтона) 2 — 146

 Фазы биогенеза (по Д. Н. Соболеву) 1 — 67

— анабазиса (восхождения) 1 — 67
 — катабазиса (нисхождения) 1 — 67
 — метабазиса (превращения) 1 — 67
 — стасисбазиса (устойчивости) 1 — 67
 Фазы филогенеза (по О. Шиндewolf-фу) 1 — 75
 — типогенеза 1 — 75; 2 — 101
 — типополиза 1 — 75; 2 — 101, 102
 — типостаза 1 — 75
 Фазы (этапы, стадии) пространственно-временного распространения вида (рода и т. д., по В. Н. Дубатову и Н. Я. Спасскому)
 — неондемика 2 — 12
 — полипровинциальная 2 — 12
 — полирегиональная 2 — 12
 — реликтоэндемическая 2 — 12
 Фен 1 — 69, 528, 537; 2 — 111
 Фенетика 1 — 69, 508
 Фенотип 1 — 515, 527; 2 — 145
 Фетализация 1 — 113, 203; 2 — 116, 183, 193, 206
 Физогенез 1 — 57
 Филогенез 1 — 42, 480, 481, 497; 2 — 76, 86
 Филогенетическая кибернетика 1 — 517
 Филогенетический цикл (филоцикл) 2 — 102
 Филотеронизм 1 — 43, 53, 58, 59, 66
 Филокреод (канал филогенетического развития) 2 — 92
 Филэмбриогенез
 — вторичный 2 — 180, 181
 — первичный 2 — 180, 194
 Фитоценология 2 — 46
 Флора 2 — 31, 34, 46
 Флористико-фаунистическое направление (районирования) 2 — 16, 18, 19, 27, 40
 Флорогенез 2 — 31, 34, 35, 38—40, 44
 Флорогенетика 2 — 37, 39—41
 Форм-род 1 — 453
 Форма (в политипической концепции вида) 1 — 528, 532
 Фратрия 1 — 529
 Функция 1 — 107, 110

Хемотаксономия 1 — 349, 351, 352
 Хемофоссилии (биохимические фоссилии, биологические маркеры, молекулярные ископаемые, молекулярные фоссилии, геохимические фоссилии, реликтовые соединения) 1 — 339, 340, 341, 343, 347, 349, 352, 353, 359

Царство (био- и палеобιοгеографическое) 2 — 15
 Целое 2 — 96, 97
 Ценогенез 2 — 171, 178, 181, 186, 188, 189
 Ценоквант 2 — 34
 Центр разнообразия 2 — 11
 — расселения 2 — 9
 Цикл тафономический 1 — 418, 419

«Черный ящик» 1 — 107

Шпириты 1 — 408

Эволюция аллометрическая (по Г. Ф. Осборну) 2 — 111
 — ароморфная. См. арогенез
 — дискоординированная (инадаптивная) 1 — 54
 — итеративная 1 — 62, 500; 2 — 92, 100, 116
 — координированная (адаптивная) 1 — 54
 — параллельная 1 — 495; 2 — 105, 108, 1012. См. также параллелизм
 — скачкообразная 2 — 196, 197, 203
 — сопряженная (коэволюция) 1 — 53
 — филетическая 2 — 87
 — онтогенеза 2 — 169, 174, 185, 189
 Эвтаксоны 1 — 448—451; 2 — 33
 Экосистемное районирование 2 — 20, 27
 Эктогенез 1 — 76, 77, 78
 Эктосоматические функциональные системы 1 — 518; 2 — 96

Эмбриональные модусы 2 — 186, 191, 195

Эндемизм реликтовый 2 — 10

Эндосоматические функциональные системы 2 — 96

Эпигенетическая концепция эволюции 2 — 142, 166—168

Эпигенетическая система 2 — 157

Эпигенетический ландшафт 2 — 153, 154

Эпистаз 2 — 183

Эпитаксия 1 — 242, 251

Эффект («точка»). Пастера 2 — 125

— «черной королевы» (Л. Ван Вальена) 2 — 102, 200

СОДЕРЖАНИЕ

Часть пятая

ПРИНЦИПЫ И НАПРАВЛЕНИЯ

ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

5.1. Палеобиогеографические исследования. <i>В. П. Макридин, С. В. Мейен</i>	5
5.2. Методы палеофлористических исследований и проблемы флорогенеза. <i>С. В. Мейен</i>	31
5.3. Методы палеогеоботанических реконструкций. <i>С. В. Мейен</i>	44

Часть шестая

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И МАТЕМАТИКА

6.1. Формализация, математизация и применение ЭВМ в палеонтологии. <i>А. Н. Олейников</i>	57
---	----

Часть седьмая

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ

ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

7.1. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции. <i>А. С. Раутиан</i>	76
7.2. Ранние этапы развития жизни на Земле. <i>Б. С. Соколов, М. А. Федонкин</i>	118
7.3. Эволюция как эпигенетический процесс. <i>М. А. Шишкин</i>	142
7.4. Закономерности эволюции онтогенеза. <i>М. А. Шишкин</i>	169

Часть восьмая

ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ И ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

8.1. Связь палеонтологии с другими научными дисциплинами. <i>А. С. Алексеев, С. В. Мейен</i>	210
8.2. Микропалеонтология. <i>А. С. Алексеев</i>	232
8.3. Значение палеонтологии для развития биологии. <i>Л. П. Татаринов</i>	241
8.4. Палеонтология и эволюция биосферы. <i>Б. С. Соколов, И. С. Барсков</i>	245
8.5. Роль палеонтологии в культуре. Охрана палеонтологических памятников. <i>А. С. Алексеев</i>	254
Список литературы. Подготовил к печати <i>А. С. Алексеев</i>	258
Словарь терминов и наименований. Подготовил к печати <i>А. С. Раутиан</i>	356
Предметный указатель. Подготовила к печати <i>Е. И. Кузьмичева</i>	373

СПРАВОЧНИК СПЕЦИАЛИСТА

Шишкин Михаил Александрович, Мейен Сергей Викторович,
Алексеев Александр Сергеевич и др.

Современная палеонтология

МЕТОДЫ, НАПРАВЛЕНИЯ, ПРОБЛЕМЫ,
ПРАКТИЧЕСКОЕ ПРИЛОЖЕНИЕ

В ДВУХ ТОМАХ

Том 2

Заведующий редакцией *В. А. Крыжановский*
Редакторы издательства *Л. С. Дмитриева, Ю. А. Рожнов*
Переплет художника *И. А. Слюсарева*
Художественный редактор *Г. Н. Ючевская*
Технические редакторы *Л. Я. Голова, Л. А. Мурашова*
Корректоры *Е. В. Наумова, Л. В. Зайцева*

ИБ № 6925

Сдано в набор 09.11.87. Подписано в печать 15.03.88. Т-05842.
Формат 60×90^{1/16}. Бумага типографская № 1. Гарнитура Литературная. Печать высокая. Усл.-печ. л. 24,0. Усл. кр.-отт. 24,25. Уч.-изд. л. 32,85. Тираж 3100 экз. Заказ 3363/1344—2.
Цена 2 р. 10 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.

Отпечатано с набора в Ленинградской типографии № 4 ордена Трудового Красного Знамени Ленинградского объединения «Техническая книга» им. Евгении Соколовой Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 190000, Ленинград, Прачечный переулок, 6. Зак. 370.

2007

20.10.07



НЕДРА