

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
Биолого-почвенный институт

В. А. КРАСИЛОВ

ЭВОЛЮЦИЯ И БИОСТРАТИГРАФИЯ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1977

УДК 575.8:661.7

Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. М., «Наука», 1977. 256 с.

В книге изложена история эволюционной теории и теории биостратиграфии; представлены искусственная и естественная типологическая, хроностратиграфическая и экостратиграфическая классификации. Рассмотрены методы филогенетического анализа феноклин и хроноклин, значение квантовой эволюции, параллелизма, конвергенции и ретикуляции, принцип необратимости эволюции.

Книга рассчитана на палеонтологов, биостратиграфов, биологов, интересующихся общими проблемами теории эволюции.

Табл. 5, ил. 41, список лит. на 28 стр.

Ответственный редактор
доктор биол. наук Н. Н. ВОРОНЦОВ

© Издательство «Наука», 1977 г.

{3}

ПРЕДИСЛОВИЕ

Смена биофоссилий в последовательных слоях осадочной толщи — единственное прямое доказательство реальности эволюции и основной источник представлений об однонаправленном геологическом времени. Несмотря на столь тесное переплетение интересов, между эволюционизмом и стратиграфией нет полной гармонии. Напротив, уже во времена Дарвина наметились серьезные разногласия, которые, казалось, невозможно урегулировать, не дискредитируя стратиграфию (дарвиновская теория несовершенства геологической летописи) или дарвинизм (внезапное появление высших таксонов). Взаимное разочарование привело к тому, что биологи-эволюционисты, как правило, имеют весьма поверхностное представление о палеонтологической летописи, а стратиграфы не всегда интересуются современным состоянием жизненно важных для них биологических дисциплин.

В наши дни стремительное обновление идейного фонда как геологии, так и эволюционной биологии может привести к необратимому разрыву между ними, если периодически не будут предприниматься попытки (пусть несовершенные) синтеза новых представлений и их ассимиляции теоретической биостратиграфией.

Для меня, как и многих моих сверстников, введением в биостратиграфию явилась книга Д. Л. Степанова «Принципы и методы биостратиграфических исследований» (1958) — сжатое изложение основных принципов биостратиграфической классификации и номенклатуры. Опубликованная в 1962 г. монография В. В. Меннера «Биостратиграфические основы сопоставления морских, лагунных и континентальных свит» охватывала круг проблем, далеко выходящий за пределы титульной темы, и способствовала укреплению историко-стратиграфического направления. Одновременно в англо-язычных странах росла популярность хроностратиграфического направления, приобретшего в последнее время немало сторонников и среди советских стратиграфов. Конечно, идеи легче классифицировать, чем их авторов, и такие ученые, как Б. С. Соколов (1952, 1971, 1972 и др.) и Х. Хедберг (Hedberg, 1948, 1958, 1959, 1964, 1965 и др.) много сделали для развития как того, так и другого направления. Диа-

{4}

лог историко-геологической и хроностратиграфической школ помогает выявить слабые места теории стратиграфической классификации. Противоречия сводятся в основном к различной оценке соотношения непрерывности и прерывистости геологических процессов и развития органического мира, связи между ними и значения естественной периодизации геологической истории для построения международной стратиграфической шкалы. Эти проблемы были в центре внимания автора во время работы над книгой. Предварительный вариант был написан несколько лет назад (Красилов, 1972а), но в дальнейшем его пришлось существенно переработать, привлекая новые факты и гипотезы, так или иначе связанные с центральной проблемой периодичности геологической и биологической эволюции. С другой стороны, отпала необходимость в обсуждении ряда вопросов, более полно освещенных в недавно опубликованных монографиях «Основы стратиграфии» Г. П. Леонова (1973, 1974), обстоятельно излагающего историю создания международной стратиграфической шкалы, и «Введение в теорию стратиграфии» С. В. Мейена (1974), предпринявшего логический анализ принципов стратиграфии.

{5}

Раздел первый **ВВЕДЕНИЕ**

Глава 1. **ОСНОВНЫЕ ВЕХИ ИСТОРИИ ЭВОЛЮЦИОНИЗМА**

Еще в V–III вв. до нашей эры наметились противоречия между редукционизмом (объяснением биологических явлений на основе законов физики: Демокрит, впоследствии Декарт и его школа) и витализмом (признанием специфических свойств живого, с более или менее явным мистическим оттенком: Аристотель, впоследствии Дриш, Осборн и др.). Анаксагор считал упражнение причиной изменения органов. Эмпедокл постулировал вероятностный характер развития. Аристотель (384–322 до нашей эры) предвосхитил Ламарка (стремление к совершенствованию) и Спенсера (выживание лучше приспособленных). Ему принадлежит идея наследования приобретенных признаков и экономии материала (рога компенсируют слабость зубов).

Поиски упорядоченности (системы) организмов велись по двум направлениям — типизации (эссенциализм, или учение Платона о неизменных идеях, которые соотносятся с явлениями чувственного мира, как пламя свечи с его тенью на стенах пещеры) и градации (лестница существ Аристотеля: губки, морские звезды, улитки, насекомые, ракообразные, осьминоги, птицы, четвероногие яйцекладущие и живородящие, кит, человек; древнекитайский ученый Чанг-Цу независимо наметил такую последовательность: водоросли, лишайники, фиалка, кустарники, насекомые, птицы, леопард, лошадь, человек).

Идею градации развивал Лейбниц, автор закона непрерывности: каждое явление — переход между двумя другими. Швейцарский биолог Боннэ дополнил лестницу существ Аристотеля. Попытки эволюционного истолкования лестницы существ можно найти у французских философов Гольбаха, Дидро, Ламетри и Робинэ, которые опирались на труды Боннэ. Робинэ начинал лестницу су-

ществ с минералов, полагая при этом, что усложнение форм отвечает хронологической последовательности их появления. Прогрессировали, впрочем, не сами организмы, а творческая сила, создавшая человека методом проб и ошибок. Существуют только индивиды, а не виды, писал Робинз (1935), поэтому разговоры о постоянстве видов — пустая фантазия.

{6}

Размежевание эссенциализма и градуализма проходило через основные биологические дисциплины XVIII в. — систематику, морфологию и эмбриологию.

Основатель типологической систематики Карл Линней относил к тем или иным видам лишь особи, отвечающие видовому стандарту, остальные описывались как разновидности, не затрагивающие неизменной сущности монотипного вида. Богатый опыт систематика постепенно привел Линнея к признанию изменяемости видов (главным образом вследствие гибридизации), но в отношении высших таксонов он остался на прежних позициях. Жорж-Луи Бюффон, автор многотомной «Естественной истории» (1749–1804 гг.), отверг типологическую концепцию вида как противоречащую принципу непрерывности. Основным критерием вида он считал способность скрещиваться и давать плодовитое потомство, постулируя в то же время градиент различий в плодовитости, делающий границы между видами более или менее условными. Эти и многие другие мысли Бюффона звучат вполне современно. Он предвосхитил политипическую концепцию вида, выделяя очень широкие виды с множеством разновидностей. Теоретические установки Бюффона оказали влияние на выдающегося ботаника-систематика Адансона, выдвинувшего принцип политипической классификации (таксон определяется множеством равноценных признаков, причем весь набор не обязателен для каждого из его членов) — антипод монотипического принципа Линнея.

Жорж Кювье выделил четыре типа животных, которые рассматривал как полностью обособленные и независимые друг от друга морфологические системы. Справедливо отрицая универсальность принципа градации и линейных отношений между организмами, Кювье в своей таксономической практике более последовательно проводил монотипический принцип, чем сам Линней. Он, например, перевел человека из отряда четвероруких в особый отряд двуруких. Типологической морфологии Кювье противостояла синтетическая морфология Гёте и Этьена Жоффруа Сент-Илера. Принимая философскую систему Спинозы, Гёте искал в различных органах (позвонках и частях черепа, листьях и чашелистиках и т. д.) модусы единой исходной субстанции. Он постулировал взаимные превращения (метаморфозы) органов растений, воплощающих общую морфологическую идею, заложенную в прарастении (т. е. гомологичных органов, сводимых к одной и той же структуре архетипа, по терминологии Оуэна). Жоффруа в 1803–1807 гг. разработал теорию гомологии и гомологический метод сравнительной морфологии.

Основатель сравнительной эмбриологии Карл Бэр придерживался типологических взглядов, полагая, что в развитии зародыша сначала определяется основной тип, а затем его вариации в нисходящем порядке, от класса до индивида. Бэр отвергал параллелизм индивидуального развития и морфологической града-

{7}

ции — идею, восходящую к Аристотелю и предвосхищавшую теорию рекапитуляции. Во второй половине XVIII и начале XIX в. идею параллелизма поддерживали с разных позиций Боннэ, Дидро, Кильмейер, Окен и другие ученые. Для Жоффруа параллелизм был одним из доказательств единства органического мира.

В такой интеллектуальной атмосфере возникла первая теория эволюции. Заметим, что теория эволюции — это не сама идея изменяемости видов или исторического развития организмов, а описание движущих сил, механизмов и форм этого процесса. Первый набросок эволюционной теории принадлежит перу Бюффона. По его представлениям, новые формы возникали под влиянием изоляции и сурового климата. При похолодании, отражающем прогрессирующее остывание Земли, они широко расселялись, вытесняя более теплолюбивые формы. Дополнительными факторами эволюции Бюффон считал изменения в поведении, упражнение и неупражнение органов. Ему, таким образом, принадлежит идея физиогенеза (изменения под действием физических условий) и кинетогенеза (изменения в результате упражнения). Под давлением церкви Бюффон был вынужден завуалировать свои эволюционные выводы.

В конце XVIII в. Эразм Дарвин в Англии, Гёте в Германии, Ламарк и Жоффруа во Франции почти одновременно пришли к идее биологического прогресса и высказывали близкие соображения о стремлении к усовершенствованию и изменении поведения как основных факторах эволюции. Эти представления кульминировали в «Философии зоологии» Ламарка (1809 г.). Как и его предшественники, Ламарк видел в «лестнице природы» воплощение эволюционного прогресса, которому придавал значение основного биологического закона. Ламарк считал эволюцию необратимой, прогресс неизбежным и объяснял существование низших форм их относительно недавним появлением. Движущими силами эволюции он признавал стремление к совершенствованию, гибридизацию, появление новых потребностей в связи с изменением поведения, упражнение органов и наследование приобретенных признаков.

Чтобы оценить роль Ламарка в истории эволюционизма, следует вспомнить, что в XVIII в. прогресс еще не был господствующей философской парадигмой. Напротив, история чаще интерпретировалась в регрессивном (деградация после золотого века) или циклическом плане. Бюффон понимал эволюцию как бесконечный регресс и даже допускал происхождение обезьяны от человека (вообще, мифология и такие формы религии, как тотемизм, показывают, что превращение человека в животное, растение или камень в прошлом казалось более допустимым, чем обратный процесс: вспомним «Метаморфозы» Овидия). Боннэ и Кант считали, что в яйцеклетке заключена не только программа развития зародыша определенного вида, но и потенциальная способность превратиться в другой вид, занимающий более высокое

{8}

положение на лестнице существ. С другой стороны, палеонтологические свидетельства прогресса истолковывались как доказательство сотворения все более совершенных форм. Этой точки зрения придерживался и Чарлз Ляйель, автор «Основ геологии» (Lyell, 1830–1833). Он представлял себе творение не как серию периодических актов, а как непрерывное вмешательство — замену одних видов другими на неподвижном геологическом фоне. Дарвин принял эту схему, снабдив ее новым эволюционным механизмом.

Кроме «Основ геологии» большое воздействие на Дарвина оказали биогеографические труды Гумбольдта и книга Мальтуса «О народонаселении», из которой он почерпнул идею размножения в геометрической прогрессии и торможения этого процесса истощением ресурсов среды. Те же книги читал соавтор теории естественного отбора А. Р. Уоллес, прибавивший к ним «Путешествие на „Бигле“» Дарвина. Еще до драматических событий, сопутствовавших появлению первой версии теории естественного отбора в 1858 г., Уоллес опубликовал статью «О законе, регулирующем появление новых видов» — настоящий шедевр эволюционной мысли. Здесь показан параллелизм географической и хронологической дифференциации биоты, намечены принципы кладистского биогеографического анализа, определены общие закономерности изменения разнообразия организмов, сформулированы законы необратимости эволюции и неспециализированных предковых форм. Уоллес до конца жизни оставался в тени Дарвина, он сам предложил термин «дарвинизм». Некоторые его идеи были по достоинству оценены совсем недавно.

Считая проблему вида ключевой в споре между градуалистами и эссенциалистами, Дарвин назвал свой труд «Происхождение видов». Его концепция вида практически совпадает со взглядами Бюффона, которого, по-видимому, следует включить в число авторов, стоявших у истоков дарвинизма. Дарвин писал в «Происхождении видов», что *natura non facit saltum* благодаря постоянному, «постепенному и неуклонному действию естественного отбора, связывая, таким образом, свою теорию с учением Аристотеля.

Критики Дарвина отказывали его теории в новизне, писали о тавтологичности тезиса «выживание наиболее приспособленных», отмечали, что собственно происхождению видов уделено мало внимания и что примеры естественного отбора неубедительны. Тем не менее именно «Происхождение видов» произвело революцию в естествознании. Успех этой книги объясняется тем, что Дарвин положил начало исследованию биологических процессов на уровне экосистемы, не прибегая ни к витализму, ни к картезианскому редукционизму. Многие авторитетные ученые к тому времени уже были убеждены в изменяемости видов. Сильное впечатление произвела опубликованная анонимно в 1844 г. книга «Следы творения», приписываемая издателю Чемберсу.

{9}

Влиятельным популяризатором эволюционных идей был философ-позитивист Герберт Спенсер, способствовавший их проникновению в физиологию и психологию. Однако основное значение имели, очевидно, достоинства самой книги. Исключительно разносторонний исследователь, одинаково успешно работавший над проблемами происхождения коралловых рифов, классификации ракообразных и опыления растений, Дарвин обладал огромной эрудицией, позволившей ему впервые суммировать разнообразные доказательства эволюции. Он удачно интерпретировал в эволюционном духе многие факты, казавшиеся неопровержимым свидетельством постоянства видов и божественного плана творения. «Происхождение видов» поражает богатством эволюционных идей. Здесь в предварительном виде сформулированы принципы построения филогенетической системы, рекапитуляции филогенеза в онтогенезе, морфогенетических корреляций, необратимости эволюции, аналогичной изменчивости и многие другие, разработанные впоследствии Э. Геккелем, А. Н. Северцовым, Дж. Хаксли, Л. Долло, Н. И. Вавиловым и др. И, наконец, блестящий стиль этой книги (к сожалению, пропадающий в отечественных переводах) позволяет считать ее крупным вкладом в английскую прозу (De Beer, 1956).

Теория Дарвина получила широкое признание во всех странах, кроме родины Ламарка. В России эволюционные идеи А. Н. Радищева, П. С. Палласа и К. Ф. Рулье подготовили благоприятную почву для восприятия дарвинизма, получившего поддержку таких ученых, как Н. А. Северцов, И. И. Мечников и В. О. Ковалевский. И все же, признавая заслуги Дарвина, многие ученые считали его теорию всего лишь дополнением к ламаркизму.

Дарвин заменил стремление к совершенствованию ламаркистов и непрерывное сверхъестественное вмешательство Ляйеля и Оуэна рациональным механизмом естественного отбора, но вопрос о природе изменчивости вынужден был оставить открытым. Этот пробел в теории Спенсер и сам Дарвин в поздних работах заполнили ламарковскими факторами (прямое воздействие среды, упражнение и неупражнение). В результате естественному отбору была отведена довольно скромная роль. Э. Коп писал, что не выживание наиболее приспособленных, а их возникновение — основная проблема. Сочувственно цитируя слова Хаксли «в чем гипотеза эволюции нуждается, так это в хорошей теории изменчивости», он пытался построить такую теорию на базе ламаркизма. Форма, по его представлениям, определяется законами симметрии и изменяется под действием силы роста (батмизм), которую направляет сознание (архэстетизм) и движения (кинетогенез). Эволюция формы сводится к выпадению или надставке (акцелерации или ретардации) онтогенетических стадий в плане ортогенеза. В конце XIX в. многие ученые придерживались таких взглядов. Альтернативное объяснение изменчивости, основанное

{10}

на корпускулярной теории наследственности, было предложено гениальным физиком и биологом Мопертюи более чем за сто лет до «Происхождения видов», но оно было прочно забыто. Не была известна Дарвину и работа его современника, августинского монаха Грегора Менделя (1868), который, экспериментируя с садовым горохом, открыл расщепление аллелей и независимое наследование неаллельных генов. В начале XX в. законы Менделя были подтверждены де Фризом, Корренсом и Чермаком на растениях и несколько позднее Бэтсоном, Паннетом и Кэно на животных. Пониманию их биологического смысла способствовали исследования Августа Вейсмана, постулировавшего мейоз, открытие хромосом (1884 — год смерти Менделя) и расшифровка Саттеном хромосомного механизма наследственности (1902). Большой вклад в теорию изменчивости внесли Бэтсон и Паннет (1906 г.), установившие сцепление генов, Янссенс, впервые описавший кроссинговер, Морган (1910 г.), исследовавший механизм определения пола и сцепленное с полом наследование признаков (теперь Дарвин мог бы получить ответ на занимавший его вопрос, почему белые голубоглазые кошки обычно глухи, а черепаховая окраска встречается только у самок). Морган продемонстрировал линейное расположение генов в хромосоме и положил начало составлению кроссоверных карт хромосом. Это дало возможность приступить к детальному изучению мутаций.

Мутационная теория де Фриза вначале носила типологический характер и предполагала возникновение новых форм путем скачкообразных изменений многих признаков сразу. Однако Морган и Меллер на дрозофиле продемонстрировали мутации с очень слабым фенотипическим проявлением. Позднее работы Г. Меллера и Н. В. Тимофеева-Ресовского с сотрудниками по индуцированному мутагенезу показали, что «невидимые» мутации, вызывающие небольшие изменения, со-

ставляют наиболее многочисленную группу. Хотя большинство из них снижало жизнеспособность, Меллер полагал, что именно в этой группе следует искать очень редкие мутации с полезным действием, которые могут быть подхвачены естественным отбором.

Так, благодаря синтезу идей Дарвина и Менделя, возникла эволюционная теория, которую называют синтетической, или неodarвинизмом. У ее истоков стояли такие ученые, как С. С. Четвериков, Н. И. Вавилов, И. И. Шмальгаузен, Н. В. Тимофеев-Ресовский в СССР, Т. Морган, Г. Меллер, С. Райт, Р. Фишер, Ф. Добжанский, Дж. Стеббинс, Э. Майр, Дж. Симпсон в США, Дж. Холдейн и Дж. Хаксли в Англии. Книга Хаксли «Эволюция — современный синтез» (1942 г.) дала название всему направлению. Первый шаг в развитии синтетической теории заключался в создании новой концепции изменчивости, вытеснившей старую концепцию, связанную с именами Бюффона, Эразма Дарвина, Жоффруа, и особенно Ламарка. Попытки экспериментальной проверки действия ламарковских факторов давали негативные

{11}

результаты. Некоторые эксперименты, свидетельствовавшие в пользу ламаркизма, оказались фальсифицированными (так было с получившими печальную известность опытами Пауля Каммерера) или методически некорректными (например, опыты Студенцова на крысах, которые на какое-то время ввели в заблуждение И. П. Павлова). Однако возможность теоретического опровержения наследования приобретенных признаков и прямого влияния среды появилась значительно позднее в связи с развитием молекулярной генетики.

Классическая генетика оперировала условными единицами наследственности. Лишь в 1941–1942 гг. Касперсон и Браше установили связь нуклеиновых кислот с синтезом белка и высказали предположение, что они могут быть веществом наследственности. После работ Эйвори с сотрудниками по генетической трансформации бактерий (1944) и затем Херши и Чейза по фаговой ДНК (1952) стало ясно, что ДНК и есть носитель генетической информации. В 1953 г. Уотсон и Крик предложили структурную модель ДНК, которая помогла расшифровать нуклеотидный «язык» генетического кода (1961–1962 гг.), понять механизм репликации, транскрипции и трансляции. Этот механизм предполагает передачу информации лишь в одном направлении — от нуклеиновых кислот к белкам. Следующим шагом в выяснении взаимоотношений между наследственностью и средой, иначе говоря между генами и цитоплазмой, было создание Жакобом и Моно в 1961 г. модели регуляции активности генов бактериального генома. Жакоб констатировал, что вещества, содержащиеся в цитоплазме, служат лишь стимуляторами: они действуют на сигналы начала синтеза, а механизм и конечный продукт синтеза полностью определяется последовательностью нуклеотидов ДНК.

Оппозицию неodarвинизму составляли ученые, считавшие, что направленность эволюции невозможно объяснить действием естественного отбора на неопределенную изменчивость. Среди них назовем Л. С. Берга, выдвинувшего концепцию номогенеза — эволюции на основании закономерностей, а не случайностей. Действительно, представление о чисто стохастической природе мутагенеза и равновероятности любых мутаций вскоре пришлось оставить. Изучение изменчивости на огромном материале по культурным растениям привело Н. И. Вавилова к выводу о параллельном мутировании гомологичных генов у родственных организмов, сформулированном в виде закона гомологических рядов (1922 г.). Д. Д. Ромашов и Е. И. Балкашина (1935 г.) подтвердили этот вывод на дрозофиле.

Второй шаг в развитии неodarвинизма заключался в разработке популяционно-генетических основ теории естественного отбора. Была определена исходная позиция для анализа эволюционных процессов — равновесная популяция, подчиняющаяся правилу Харди-Вайнберга (1908 г.): относительные частоты

{12}

генов и генотипов в ряду поколений остаются неизменными, эволюции нет. Нарушение равновесного состояния, изменение генофонда и (или) частоты генотипов в результате различной скорости мутирования, дрейфа генов или отбора — это и есть эволюция. С. С. Четвериков первым постулировал значение резких колебаний численности («волн жизни») для изменения генных частот (1905, 1926 гг.). Эти стохастические процессы, названные генетико-автоматическими, или дрейфом генов, были исследованы в начале 30-х годов Д. Д. Ромашовым, Н. П. Дубининым и С. Рай-

том. При этом Ромашов полагал, что эффективному действию отбора предшествует увеличение частоты редких аллелей в результате дрейфа. Представление об отборе как изменении относительного вклада различных генотипов в последующие поколения в соответствии с их адаптивной ценностью было уточнено с помощью математических моделей Р. Фишера (1930 г.). В такого рода моделях высокая адаптивная ценность приписывалась одному или немногим генотипам. Однако изучение природных популяций дрозофил, начатое группой С. С. Четверикова в 1925 г., показало, что они насыщены многочисленными мутациями. По выражению Четверикова, вид, как губка, впитывает в себя различные генотипы. Четвериков пришел к выводу, что взаимодействие генов может маскировать фенотипическое проявление некоторых из них и что отбор действует на весь ансамбль генов — генотипическую среду. В последнее время молекулярно-генетические исследования подтвердили правильность теории Четверикова. Генетический полиморфизм природных популяций оказался значительно более высоким, чем можно было ожидать на основании прежних теоретических моделей. Кимура (1968 г.) и его последователи выдвинули гипотезу нейтральности большинства мутаций по отношению к отбору, в известной мере воскрешающую типологическую концепцию мутационной изменчивости (бесконечные вариации, не затрагивающие адаптивной сущности генотипа, заставляют вспомнить платонические тени идей). В последнее время было введено даже представление о типовом аллеле. Дискуссия вокруг нейтрализма еще продолжается, однако уже можно предположить, что объем нейтральной (или псевдонейтральной) части полиморфизма контролируется условиями отбора. Таким образом, открытия популяционной генетики требовали дифференциации понятия отбор.

Вспомним, что еще Ч. Дарвин отделял внутривидовую форму отбора (половой отбор) от межвидовой. В работах Шмальгаузена, Уоддингтона, Мазера выделены стабилизирующая, канализирующая, дизруптивная и другие формы отбора, которые оказывают различное, нередко встречное давление на генотипический состав популяции. Преобладание той или иной формы отбора определяет характер эволюционных процессов, и представление о многообразии форм отбора, как показал И. И. Шмальгаузен, ведет к признанию разнокачественности эволюционных процессов

{13}

Концепция разнокачественности эволюционных процессов — также важнейшее достижение теории эволюции XX в. А. Н. Северцов (1939) ввел представление об ароморфозе — изменении общего уровня организации и идиоадаптации — диверсификации на одном уровне (Ренш предложил для явлений того же порядка термины анагенез и кладогенез). Он связал эти представления с теорией филэмбриогенеза, описывающей появление филогенетически значимых изменений на различных стадиях онтогенеза. По мнению Северцова, изменения ранних стадий — архаллакисы — могут иметь (хотя не всегда имеют) далеко идущие эволюционные последствия. К аналогичным выводам пришли английские исследователи Гарстанг и де Бир, разработавшие теорию неотенического происхождения хордовых. Эти авторы видели принципиальное различие между микроэволюцией и мегаэволюцией — точка зрения, идущая в разрез с основными постулатами синтетической теории, но согласующаяся с идеей Гольдшмидта (1940 г.) о макромутациях, или системных мутациях. Эта, по существу, типологическая концепция осталась вне поля зрения синтетической теории. Между тем исторический опыт показывает, что многие типологические идеи были ассимилированы эволюционизмом (например, понятие архетипа, восходящее к субстанциям Спинозы и прарастению Гете было введено типологом Оуэном, трансформировалось у Дарвина в общего предка группы родственных организмов, у Майра — в интегрированную часть предкового генотипа, обладающую большой эволюционной инерцией, у Симпсона — в обобщенный адаптивный тип).

Многие генетики полагают, что высокий полиморфизм популяций противоречит концепции макромутаций. Однако именно исследование этого явления наводит на мысль, что для эволюции важны не столько изменения аллельных состояний отдельных локусов, сколько нарушения регуляторных механизмов и эпистатического равновесия.

С проблемой мегаэволюции связаны данные палеонтологов о различных темпах эволюционных преобразований. Палеонтологическая летопись свидетельствует о резких изменениях скорости эволюции и периодических всплесках диверсификации, сопровождающих ароморфные преобразования (Zeuner, 1958). Дж. Симпсон ввел понятие кванта эволюции — скачкообразного перехода от одного адаптивного равновесия к другому (Simpson, 1944). Мы очень смутно представляем себе

роль геологических факторов в этих процессах — ортодоксальные дарвинисты вообще не отводят им никакой роли. Эта и другие периферийные проблемы синтетической теории, возможно, займут центральное место в новом синтезе.

К. Поппер писал о естественном отборе гипотез: побеждают те из них, которые лучше приспособлены к интеллектуальной среде своего времени (Popper, 1972). Вымирание менее удачли-

{14}

вых гипотез обедняет идейный фонд науки. Мы сохраняем вымирающие виды — не следует ли позаботиться и о вымирающих гипотезах?

Глава 2.

РАЗВИТИЕ ТЕОРИИ БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ

Развитие биостратиграфии началось с (1) понимания природы биофоссилий, (2) признания изменений органического мира во времени и (3) выявления зависимости между составом биофоссилий и последовательностью напластования. Первый шаг был сделан античными авторами и затем в XV в. Леонардо да Винчи, который высказывал вполне современно звучащие соображения о латеральных сменах пород, ассоциациях биофоссилий и их связи с тектоническими движениями. Первые изображения биофоссилий были опубликованы Конрадом Гесснером в 1565 г.

В 1668 г. Стено сформулировал принцип соответствия последовательности напластования относительному возрасту слоев. Он отмечал, что в древнейших отложениях биофоссилий нет, они появляются в более поздних слоях и указывают на пресноводную или морскую обстановку осадконакопления. Эти соображения Стено предваряют биостратиграфическую классификацию. В теоретической геологии XVIII в., как и в биологии, противостояли друг другу концепции прерывистого и непрерывного развития. Первую развивали нептунисты. Решающую роль в формировании осадочной оболочки они отводили библейскому потопу — явлению эпизодическому и в то же время глобальному. В этом источник катастрофического и типологического мышления нептунистов. По их представлениям, земная кора состоит из небольшого числа дискретных формаций, повсеместно сохраняющих постоянный минералогический состав. Их идейные противники — плутонисты настаивали на длительности существования Земли, непрерывности развития земной коры и принципиальном сходстве геологических процессов в прошлом и настоящем. Эти идеи были выдвинуты в середине XVIII в. Ломоносовым и Фюкселем и получили дальнейшее развитие в трудах Джеймса Хаттона, Гоффа и других ученых. Хаттон опирался на учение Аристотеля о постоянстве законов природы и не признавал скачков. Стратиграфия в XVIII в. развивалась под знаком нептунизма. Первая стратиграфическая классификация была предложена Леманном (Lehmann, 1756). Он выделял неслоистые первичные породы (Ganggebirge), слоистые отложения потопа (Flotzgebirge) и неконсолидированные осадки, накопившиеся после потопа. Несколькими годами позднее Ардуино предложил деление Венецианских Альп на первичные, вторичные и третичные горные со-

{15}

оружения (Arduino, 1759). Эта классификация была в основном геоморфологической с учетом литологии (сильно смятые породы без биофоссилий в первичных горах, слоистые известняки и глины с биофоссилиями во вторичных, гравийно-песчаные и вулканогенные в третичных, перекрытых аллювием).

Карл Линней в 1732–1749 гг. и затем Торберн Бергман в 1766 г. писали о постепенном отступании моря и увеличении площади континентов, рассматривая библейский потоп как эпизод позднейшей истории Земли. Бергман модифицировал схему Леманна, различая первичные, слоистые, смешанные и вулканические отложения. Глава школы нептунистов Вернер добавил к этой схеме «переходные слои» между первичными и слоистыми, В окончательном варианте (1796) его схема включала первичные (Urgebirge) переходные (Ubergangsgebirge), слоистые (Flotzgebirge), вулканические и аллювиальные (Aufgeschwammtegebirge) формации. Ученики Вернера стремились распознать эту типичную последовательность формаций во многих странах.

Таким образом, первые стратиграфические схемы основывались на таких признаках, как литологический состав, метаморфизм, слоистость, генезис (аллювий) и геоморфологическое положение пород. Биостратиграфический аспект сводился к констатации появления биофоссилий на опреде-

ленном стратиграфическом уровне. Еще в 1670 г. Роберт Хук впервые писал об изменении органического мира и вымерших организмах. В биофоссилиях он видел ключ к геохронологии и палеогеографии (Dott, Batten, 1971).

Однако большинство палеонтологов в то время связывали происхождение биофоссилий с библейским потопом, во время которого Ной спас по паре организмов каждого вида и тем самым ликвидировал биостратиграфические последствия катастрофы. Отвергая идею эволюции органического мира, они относили все биофоссилии к ныне живущим видам. Шейхцер описал в 1726 г. своего знаменитого «допотопного человека», а Бергман упоминал находки живых белемнитов и трилобитов.

В 1719–1725 гг. английский геолог Джон Стрейчи, описывая разрезы шахтных полей, указывал стратиграфическую приуроченность биофоссилий. Христиан Фюксель в 1762 г. составил стратиграфическую схему пермских–триасовых отложений Тюрингии, включающую девять основных и шесть переходных серий, и привел их палеонтологическую характеристику. Эти работы способствовали признанию изменения органического мира во времени. Бюффон в «Эпохах природы» (1779) предложил первое каузальное объяснение эволюции, связывая ее с прогрессирующим охлаждением Земли, изменением климата и горообразованием. В 1780 г. Жиро-Сулави опубликовал первую биостратиграфическую схему из пяти «веков»: первый — с остатками исключительно вымерших животных; второй — со «смешанной» морской фауной, содержащей вымершие и ныне живущие виды;

{16}

третий — с моллюсками современного облика; четвертый — с остатками растений и пятый — с млекопитающими (см. Mallory, 1970).

Преемник Стрейчи Уильям Смит, работавший над проектированием каналов, по которым в то время на лодках вывозили уголь из шахт, сформулировал в 1796 г. свой знаменитый принцип «природа отвела каждому классу (организмов) свой собственный слой». К 1799 г. он располагал списками руководящих форм и в 1815 г. составил геологическую карту на биостратиграфической основе.

Смит был последователем Вернера и полагал, что каждый слой имеет глобальное распространение. Поэтому своей задачей он считал не корреляцию, а идентификацию слоев. Во Франции Жорж Кювье и Александр Броньяр, изучая разрезы морских и континентальных отложений Парижского бассейна, пришли к тем же выводам, что и Смит. В поисках объяснения смены остатков морских и наземных организмов Кювье предложил теорию множественных потопов, частично заимствованную у преформиста Боннэ, писавшего в середине XVIII в. о катастрофах, после которых уцелевшие зачатки дают начало более совершенным организмам. Последователи Кювье дополнили теорию множественных катастроф креационизмом (множественными актами творения) и прогрессионизмом (созданием в последовательных актах творения все более совершенных организмов). Прогрессионистами были ведущие геологи и палеонтологи середины XIX в. — Агассис, Седжвик, Мурчисон и др. Они наметили контуры современной международной стратиграфической классификации. В 1838 г. Седжвик и Мурчисон предложили термин палеозой, а в 1840 г. Филипп выделил мезозой и кайнозой, в который вошли третичные слои Ардуино. Стратиграфическая классификация приобретала иерархическую форму. В 1831 г. Омалиус Д'Аллау ввел представление о ярусе — основной единице стратиграфической классификации в работах Д'Орбиньи (1842–1849). Границы ярусов (их объем варьировал в широких пределах — от современной системы или отдела до современного яруса) Д'Орбиньи проводил по резкой смене фаций и комплексов биофоссилий. В то же время Квенштедт, выдвигавший эволюционные идеи, пытался использовать для корреляции полные диапазоны вертикального распространения видов (предельные зоны, по современной терминологии), получаемые суммированием диапазонов в конкретных разрезах. Его ученик Оппель в 1856–1858 гг. сформулировал определение зоны — слоев с постоянным набором диагностических видов. Зона Опделя — такая же типологическая категория, как и ярус Д'Орбиньи.

Основным оппонентом кювьеровцев был Чарльз Ляйель, который дополнил униформизм Хаттона представлением о постоянной скорости геологических процессов и использовал его в борьбе с катастрофизмом. До 1856 г. Ляйель был креационистом, но в отличие от катастрофистов допускал не периодические акты тво-

{17}

рения, а непрерывное божественное вмешательство, в ходе которого одни виды постепенно заменялись другими. Успех «Основ геологии» Ляйеля, по-видимому, объясняется последовательным проведением логического принципа наиболее простого решения (известного так же как принцип Оккама, или «бритва» Оккама). В исторической геологии попытка объяснения явлений прошлого путем сопоставления с аналогичными современными явлениями и введение поправок или дополнительных гипотез лишь в том случае, если такое объяснение окажется неудовлетворительным, соответствует принципу Оккама. Именно в этом, а не в постоянстве скорости геологических процессов, на котором настаивал Ляйель, состоит методологическое значение актуализма. Стратиграфическая практика Ляйеля в общем отвечала его теоретическим установкам. Вслед за Ардуино и Жиро-Сулави, он различал первичные, вторичные и третичные отложения, приблизительно отвечающие докембрию, девону–мезозою и кайнозою. Между первичными и вторичными он выделял широкую переходную зону, включающую кембрий и силур. Ляйель предложил деление третичных отложений, основанное на изменении процентного содержания современных видов. Его, таким образом, можно считать автором статистического метода, противостоящего типологической биостратиграфии Смита.

В теоретическом плане «Основы геологии» Ляйеля знаменовали отрыв истории органического мира, трактуемой как последовательное усовершенствование, от истории земной коры, не имеющей определенной направленности. Это был радикальный шаг, так как, по существу, все предшественники Ляйеля — делювианисты, катастрофисты, бюффонисты, креационисты, прогрессисты — постулировали прямую связь между геологическими и биологическими изменениями. Ляйель превратил прогресс жизни во внешнеотсечную систему по отношению к геологической истории. Дарвин сделал следующий шаг в том же направлении.

Во время путешествия на «Бигле» Чарлз Дарвин завершил свое геологическое образование по «Основам геологии» Ляйеля и воспринял концепцию униформизма. В основном труде Дарвина — «Происхождение видов» — стратиграфическим проблемам посвящены главы десятая «О несовершенстве геологической летописи» (по объему она вдвое больше четвертой главы «Естественный отбор или выживание наиболее приспособленных»), одиннадцатая «Геологическая последовательность органических форм» и ряд страниц в других главах. Принято думать, что Дарвин продемонстрировал несовершенство (неполноту) палеонтологической летописи. В действительности Дарвин признавал, что тезис о несовершенстве летописи носит чисто умозрительный характер и выдвинут им в противовес представлениям Кювье, Агассиса, Барранда, Фолкнера, Форбса и других катастрофистов об отсутствии связующих звеньев и одновременном изменении органического мира на всем земном шаре. Дарвин считает эти пред-

{18}

ставления иллюзорными и объясняет их тем, что перерывы между осадочными толщами по продолжительности во много раз превышают сохранившиеся обрывки летописи. К тому же большая часть земного шара геологически не изучена, многие захоронения скрыты под водами океанов или уничтожены метаморфизмом (в докембрийских толщах). Новые формы в момент возникновения имели ограниченное распространение и численность, шансы их захоронения невелики. В силу этого начальные стадии эволюционных преобразований не оставили следов в летописи. Появление нового вида в конкретном разрезе — чаще всего результат иммиграции, что вполне объясняет отсутствие промежуточных форм. Иллюзия одновременных смен организмов в различных странах объясняется ошибками стратиграфической корреляции: некоторые современные виды Северной Америки ближе к плиоценовым, чем к ныне живущим европейским видам. Параллелизм смен отражает расселение новых прогрессивных форм и вытеснение ими примитивных, которые в силу общего несовершенства организации вымирают почти одновременно. Дарвин заключает пророчеством упадка «благородной науки» геологии из-за удручающего несовершенства геологической летописи. «Я смотрю на геологическую летопись как на историю мира, изложенную неполно, на неустойчивом диалекте и косноязычно; мы имеем лишь последний том этой истории, посвященный двум или трем странам. В нем уцелели лишь короткие главы и на каждой странице — лишь несколько строк» (здесь и далее перевод автора). За теми, кто считает геологическую летопись более полной, Дарвин признавал право отвергнуть теорию эволюции.

Как и его предшественники, Дарвин считал смену органических форм основой стратиграфической ординации, но вслед за Ляйелем отрицал причинную связь между геологическими и биологическими процессами. По Дарвину, они развивались параллельно, независимо друг от друга. Автономность, непрерывность и необратимость эволюции организмов позволяет использовать ее для хронометрии геологической истории: «Поскольку наиболее важная причина эволюции органического мира, почти не зависящая от изменения (возможно, внезапного) физических условий, заключается во взаимодействии организмов — усовершенствование одного ведет к усовершенствованию или вытеснению другого — суммарное изменение состава биофоссилий последовательных формаций, очевидно, служит хорошей мерой относительного (но не действительного) временного интервала между ними».

Обобщая накопленный к тому времени опыт палеонтологических исследований, Дарвин высказывает ряд соображений, оказавших большое влияние на развитие биостратиграфии:

- 1) появление и вымирание видов не было повсеместно одновременным;
- 2) виды разных родов и классов изменялись с различной скоростью и в различной степени (си-лурийская *Lingula* мало отли-

{19}

чается от современных видов этого рода, тогда как другие моллюски и ракообразные значительно изменились);

- 3) темпы эволюции на суше были более высокими, чем в море;
- 4) высшие организмы, за редкими исключениями, эволюционировали быстрее низших, что объясняется их более сложными связями со средой (принцип ускорения эволюции);
- 5) если вид исчез с лица земли, нет оснований ожидать, что точно такой же вид появится снова при восстановлении прежних условий существования (эта формулировка необратимости эволюции предвосхищает принцип Долло);
- 6) из-за длительного переживания древних специализированных форм в рефугиумах вымирание происходит медленнее, чем зарождение и расселение новых видов;
- 7) корреляция морских отложений более точна, чем континентальных, так как разнообразие условий на суше препятствует быстрому расселению новых форм.

Параллелизм смен доминирующих типов животных в различных странах был в то время уже хорошо известен, и Дарвин квалифицирует его как величайшее завоевание палеонтологии («едва ли какое-либо из палеонтологических открытий впечатляет больше, чем факт почти одновременного изменения форм жизни во всем мире» и далее: «этот великий факт параллельной смены форм жизни»). Он ссылается на работы Ляйеля, Вернейля, д'Аршиака, Барранда, Прествича, продемонстрировавших параллелизм палеозойских и третичных смен в Чехии и Скандинавии, Англии и Франции, Европе и Северной Америке. Принцип параллелизма позволил распознать меловые отложения в Северной Америке, Индии, на мысе Доброй Надежды и Огненной Земле, хотя в этих странах нет писчего мела и европейских меловых видов. Дарвин полагал, что смены почти одновременны на обширных территориях, так как новые виды происходят от доминирующих видов, изначально широко расселены и повсеместно вытесняют родительские виды. Вместе с тем он возражал против строгой синхронизации смен, так как процесс замещения прежних доминантов новыми мог протекать с различной скоростью в зависимости от локальных условий. Такие несовпадения остаются, по мнению Дарвина, незамеченными из-за малой разрешающей способности биостратиграфического метода. Томас Хаксли назвал параллелизм смен гомотаксисом и высказал в более радикальной форме мысль о разновозрастности гомотаксальных (занимающих одинаковое положение в параллельных сукцессионных рядах) фаун и флор. Я уже обращал внимание на часто встречающиеся в литературе неточности в трактовке концепции Хаксли (Красилов, 1971). Принцип гомотаксиса заключается в параллелизме смен доминирующих форм. Он был открыт задолго до Хаксли, которому мы обязаны лишь термином. Что же касается разновозрастности гомотаксальных стадий,

{20}

то Хаксли впервые придал ей значение общего стратиграфического правила (правило Хаксли).

Под влиянием Дарвина геологи и палеонтологи, стоявшие на позициях креационизма, быстро рекрутировались в ряды эволюционистов. Несмотря на предостережения Дарвина относительно

неполноты геологической летописи, возникла надежда, что последовательность эволюционных стадий может стать основой стратиграфических построений. Первые эволюционные ряды были описаны для беспозвоночных Ваагеном, Неймайром, Павловым, Карпинским, а для позвоночных — Томасом Хаксли и В. О. Ковалевским, которого по праву считают основателем палеоэкологии («палеобиологии»). В этой области плодотворно работали Луи Долло, Абель, положивший начало палеосинэкологическим реконструкциям, А. А. Борисьяк и другие палеонтологи. В 1883 г. Неймар предложил биогеографическую классификацию юрской биоты и наметил положение климатических зон. Вместе с тем первые филогенетические реконструкции были, в сущности, морфологическими рядами, отражавшими направленное изменение некоторых признаков. По словам Борисьяка (1946), «на базе таких недоработанных филогенезов (в виде прямых линий) ... вскоре в палеонтологии пышно расцвел ламаркизм во всей радуге своих оттенков». В биостратиграфии идеи Дарвина также долгое время не находили признания. Амадеус Грабо, который в «Основах стратиграфии» (Grabau, 1924) 25 раз ссылается на Дарвина в связи с образованием коралловых рифов и другими частными проблемами, следующим образом характеризует биостратиграфический метод: «С тех пор как в результате многолетнего изучения современных и ископаемых организмов мы осознали, что с древнейших времен и по сей день животные и растения постепенно становились все более сложными и разнообразными, стало возможным использовать остатки организмов, заключенные в слоях, как хронологические индексы истории Земли и, обобщая многочисленные данные по всем геологическим уровням и обширным территориям, воссоздать последовательность развития организмов, которая параллельна стратиграфической последовательности формирования земной коры». Итак, в основу биохронологической индексации должно быть положено постепенно прогрессирующее усложнение организмов. Эта установка существенно отличается от дарвиновской и гораздо ближе к ламаркизму. Ламарк считал эволюцию необратимым процессом прогрессирующего усложнения организации. Дарвин гораздо более сдержанно относился к идее морфологического прогресса и подчеркивал, что его теория не включает усложнение организации в качестве обязательного элемента. К тому же он скептически относился к возможности объективной оценки высоты организации, сочувственно цитируя мнение Карла Бэра, что пчела выше рыбы. Геологическая последовательность форм, по Дарвину, отнюдь не всегда отвечает последовательности от низ-

{21}

ших к высшим. Так, пластинчатожаберные и брюхоногие моллюски процветают, тогда как более высокоорганизованные головоногие пришли в упадок. Совершенно ясно, что в приведенной выше формулировке Грабо, отражающей позицию наиболее авторитетных биостратиграфов того времени, прогресс трактуется по Ламарку, а не по Дарвину.

Господствовавшие в первой половине XX в. представления о периодичности эволюции и ее связи с тектогенезом также расходились с теорией Дарвина. О периодичности горообразовательных процессов писали авторы теории геосинклиналей — американские геологи Холл и Дана (1859, 1873 гг.). А. П. Карпинский (1880 г.), обобщая большой фактический материал по Русской платформе и Уралу, пришел к выводу о закономерных ритмических движениях земной коры. Эмиль Ор постулировал одновременное развитие горообразовательных процессов во всех геосинклиналях. Идею геологических пульсации — периодической активизации и затухания тектогенеза в глобальных масштабах — поддерживали Бубнов, Штилле, Бухер, Холмс, Кюнел, Обручев и другие ведущие тектонисты. Принималось, что эти тектонические ритмы ответственны за пульсационный характер эволюции организмов. По словам Баррела, «движущие силы эволюции действуют не постоянно, а эпизодически» (Barrel, 1917). В работах Сушкина (1922), Шухерта, (Schuchert, Levene, 1927), Умбgroва (Umbgrove, 1947), Грабо (1924) обобщены обширные материалы, подтверждающие связь эволюции с тектогенезом и ее периодичность. Теория ритмов стала хрестоматийной. Так, Шухерт и Данбар в своем учебнике геологии пишут: «Великие возмущения земной коры создают условия, критические для большинства типов живых существ, и ведут к ускорению эволюционных преобразований» (Schuchert, Dunbar, 1933). Известный палеонтолог, автор книги «Органическая эволюция» Ричард Лалл постулирует существование «периодов ускорения, кульминационных точек эволюции, которые почти неизбежно совпадают с великими геологическими преобразованиями, причем соответствие настолько точное и частое, что законы случая не подходят для объяснения». В те годы часто цитировали метафору Лалла: «Изменения условий среды побуждают

ленивый поток эволюции к ускоренному движению» (Lull, 1947). Лалл подчеркивает, что эти представления не делают его сторонником ламаркизма, так как влияние геологических преобразований на эволюцию могло быть не прямым, а косвенным, через естественный отбор. Тем не менее идея сопряжения тектонических и эволюционных пульсации чужда системе взглядов Ляйеля и Дарвина, гораздо ближе катастрофизму, и особенно учению Бюффона об эпохах природы. Таким образом, хотя Дарвин первым заставил геологов и палеонтологов поверить в эволюцию, его идеи вплоть до сороковых годов XX в. не оказывали заметного влияния на биостратиграфию. Как это ни парадоксально, Дарвин, имя которого отождествлялось с эво-

{22}

люционизмом вообще, способствовал проникновению в науки о Земле взглядов своих предшественников — Бюффона и Ламарка, нашедших здесь более благоприятную почву.

Наиболее уязвимыми местами этой биостратиграфической концепции были диспропорция между локальным характером наблюдений и глобальным масштабом обобщений, типологический принцип классификации и неопределенность каузальных связей между тектогенезом и эволюцией, постулируемых лишь на основании временных совпадений. В сороковых годах она подверглась резкой критике с позиций региональной стратиграфии, теории непрерывного тектогенеза и синтетической теории эволюции. Детальные стратиграфические исследования регионального плана продемонстрировали несоответствие местных естественных рубежей границам международной шкалы, иные взаимоотношения между стратонами, чем в европейских стратотипах, и общую неадекватность типологического подхода. У многих сложилось впечатление, что идея естественной стратиграфической классификации в глобальных масштабах несостоятельна.

Эти же наблюдения вызвали реакцию против канона фаз тектонической активизации. После крушения контракционной теории геология на какое-то время лишилась общей модели развития литосферы. Совпадение эпизодов тектогенеза в разных странах представлялось теоретически неоправданным. К тому же более точные датировки определенно свидетельствовали о диахронном проявлении складчатости даже в пределах одной геосинклинали. Поэтому идею «пульса Земли» сочли дискредитированной. Возникло представление о непрерывном тектогенезе. Раз глобальные тектонические фазы оказались мифом, то и разговоры о совпадении с ними эволюционных событий лишена смысла («разговоры о вымирании граптолитов или появлении наземной флоры и тетрапод в результате каледонского горообразования — это просто пустословие») (Westoll, 1954).

Укрепление позиций синтетической теории эволюции, разработка мутационной теории изменчивости привели к отказу от эволюционных механизмов Бюффона и Ламарка. Симпсон, Борисяк. Сильвестр-Брэдли и другие палеонтологи использовали в своих работах методы исследования популяционного полиморфизма и выдвинули такие понятия, как хроноклина и палеодем. В широком эволюционном синтезе Шмальгаузена, Хаксли, Симпсона обсуждалось эволюционное значение геологических факторов (Хаксли писал, что «смена доминирующих типов сопровождается и направляется изменениями глобального климата». Huxley, 1942), но чаще всего эти факторы оставались вне поля зрения теоретиков микроэволюционного процесса, мегаэволюция же сводилась к накоплению мелких изменений. Идея этапов эволюции всей биоты многим казалась по меньшей мере сомнительной. Представления о зависимости темпов эволюции от скорости мутирования и смены поколений, казалось, исключали возможность

{23}

совпадения этапов эволюции различных групп организмов. Работы Симпсона (1948; Simpson, 1944, 1949 и др.) — известного палеонтолога синтетической школы — способствовали проникновению этой системы взглядов в биостратиграфию. Отмечая, что мысль о совпадении тектонических и эволюционных событий стала общим местом текстов по исторической геологии, Симпсон решительно отвергает ее. Хотя в силу непрерывности тектогенеза всегда можно найти тектонический эпизод, близкий по времени к тому или иному эволюционному событию, каузальной связи между ними чаще всего нет. Вопреки широко распространенному мнению, что ларамийский тектогенез сыграл решающую роль в вымирании динозавров и завоевании млекопитающими господствующего положения, Симпсон пишет, что история млекопитающих была бы в общих чертах той же, какой мы ее знаем, если бы ларамийского тектогенеза не было вообще. Периоды квантовой, или взрывной, эволюции в развитии различных групп организмов не совпадают. Несоответствие па-

леозоя, мезозоя и кайнозоя палеофиту, мезофиту и кайнофиту, по мнению Симпсона, убедительно демонстрирует одновременность основных событий в различных эволюционных линиях и их независимость от тектогенеза. Таким образом, теоретические установки, которыми биостратиграфия руководствовалась в течение почти 150 лет, были стремительно ниспровергнуты и заменены подчас прямо противоположными по смыслу (если до 1940 г. мысль о совпадении этапов тектогенеза и биологической эволюции была общим местом историко-геологических текстов, то позднее таким же общим местом стало отрицание подобной связи). Это повлекло за собой пересмотр принципов стратиграфической классификации. Концепция непрерывности, восходящая к Хаттону, Лайелю и Дарвину, наконец, утвердилась в биостратиграфии, потеснив типологическую концепцию Вернера, Смита и Д'Орбини. Представления о единицах международной шкалы как естественных подразделениях геологической истории теперь казались наивными, полуфантастическими, целиком принадлежащими, по словам Уэстолла (Westoll, 1954), минувшей героической эпохе дальних маршрутов и быстрых решений (эпитет «наивный» таит в себе некоторую опасность и нередко оборачивается против тех, кто его употребляет; например, «наивные» мысли непунистов об осадочных гранитах и горах на дне океанов уже не выглядят наивными). В статье, со знаменательным названием «Палеозой, мезозой, кайнозой — геологическое бедствие» Рэстолл пишет, что «геология — это история непрерывного эволюционного прогресса, которую нельзя расщепить на искусственные отрезки. И хотя какие-то путевые столбы вроде систем и серий нужно сохранить для описания из соображений удобства, нет никаких философских оснований для подразделения их на три большие группы, не имеющие адекватных границ и, вероятно, очень различные по временному объему» (Rastall, 1944). Сложилось впечатление, что

{24}

современная международная шкала, основанная на региональной европейской шкале, теряет значение естественной классификации за пределами Европы. Так, Холлис Хедберг пишет: «Поколения стратиграфов пытались с большим или меньшим успехом втиснуть отложения всего мира в эту схему (европейскую шкалу — *В. К.*), вопреки тому факту, что если бы стратиграфические подразделения были впервые выделены на другом континенте, получилась бы совсем иная стратиграфическая классификация» (Hedberg, 1948). Поскольку в геологическом развитии отдельных регионов было мало общего, ни европейская, ни какая-либо иная региональная шкала не может претендовать на универсальное значение. К тому же в каждом районе можно построить множество независимых классификаций, используя различные категории стратиграфических признаков (литологические, палеонтологические, геохимические, палеомагнитные и т. д.). Интеграция частных шкал осуществляется их калибровкой относительно системы строго фиксированных точек отсчета геологического времени — геохронологических уровней, составляющих хроностратиграфическую шкалу. В отношении выбора таких точек отсчета мнения расходятся. Одни предлагают использовать для этой цели этапы эволюции какой-либо архистратиграфической группы организмов (Мессежников, 1966; Егоян, 1969; Крашенинников, 1971; Розанов, 1971, и др.), другие — апробированные международными соглашениями референтные слои в стратотипах, однозначно определяющие положение геохронологического уровня, прослеживаемого от стратотипа всеми доступными средствами (Hedberg, 1948 и др.). Эта хроностратиграфическая концепция получила широкое признание. Однако в последние годы наметилась тенденция к возрождению принципов естественной стратиграфической классификации. Большую роль здесь сыграла разработанная в конце 60-х годов глобальная модель эволюции литосферы—тектоника плит. Она позволила связать разрозненные региональные наблюдения в общую картину. Оказалось, что эта картина противоречит концепции непрерывного тектогенеза: скорость движения плит периодически изменяется. Небесспорными оказались и некоторые постулаты синтетической теории эволюции. Изучение факторов, контролирующих выявленный в последние годы высокий генетический полиморфизм природных популяций, помогает понять роль общей физико-географической ситуации, пространственной и временной устойчивости среды обитания в эволюционных процессах. Многие генетики и палеонтологи работают в этом направлении (Bretskey, Lorenz, 1969; Valentine, 1971 a, b; Schopf, Gooch, 1972; Valentine et al., 1973; Красилов, 1976 г., и др.). Новые идеи биогеоценологии и системного анализа проясняют смысл палеонтологических свидетельств прерывистой эволюции биоты (Newell, 1963; Eldridge, Gould, 1972). Все это способствует обновлению и укреплению теории естественной стратиграфической классификации.

Глава 3.
ПРИНЦИПЫ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ

ТЕОРИЯ СТРАТИГРАФИИ

Практическое значение стратиграфии настолько велико, что прикладные аспекты здесь явно доминируют над теорией. Может быть, поэтому до сих пор не вполне ясно, что подразумевается под теорией стратиграфии. Хотя стратиграфы из поколения в поколение занимаются выяснением временных отношений слоев, едва ли можно считать само собой разумеющимся, что временные отношения более важны для классификации, чем, скажем, генетические или структурно-тектонические. Тем не менее именно временные отношения лежат в основе общей стратиграфической классификации и общих геологических карт, тогда как другие отношения отражены лишь в классификациях (и картах) для некоторых специальных целей. Теория стратиграфии должна, по-видимому, объяснить, почему это так.

Принцип Стено позволяет трансформировать непосредственно наблюдаемые пространственные отношения во временные. Однако возможности прослеживания слоев ограничены и последовательность залегания в разобщенных разрезах можно установить лишь на основе временных отношений (процедура претерпевает инверсию), а эти последние — на основе стратиграфически значимых признаков. Выяснение временных отношений слоев в разобщенных разрезах называют корреляцией. Применение тех или иных методов корреляции предполагает возможность оценки стратиграфических признаков, в свете того или иного понимания геологической истории. Здесь вступает в действие стратиграфическая теория.

В исторических науках теория, по словам Энгельса, — это отражение исторического процесса в обобщенной и последовательной форме. В первых стратиграфических теориях Лемана, Ардуино, Бергмана, Вернера и других ученых XVIII в. (см. раздел II) постулировалось увеличение дислоцированности, метаморфизма, содержания вулканических пород от молодых слоев к более древним и обилия органических остатков в обратном направлении. Жиро Сулави и Ляйель считали основной закономерностью увеличение вверх по разрезу доли доживших до наших дней видов среди биофоссилий (на этом основано предложенное Ляйелем деление третичных отложений). По Дарвину, биологический прогресс, отраженный палеонтологической летописью, мог бы стать стратиграфической теорией. Но, в отличие от Ламарка, Дарвин не считал прогресс неперенным атрибутом эволюции, указывая, что более древние члены филума нередко более высоко организованы, чем последующие. Несоответствие

{26}

(или слишком отдаленное соответствие) реальной истории послужило причиной отказа и от других ранних теорий. Более перспективным оказалось изучение реальной смены биофоссилий в геологических разрезах. Смит, Д'Орбиньи, Мурчисон, Оппель придавали эмпирически установленной в европейских разрезах последовательности биофоссилий всемирное значение. Европейская шкала, будучи экстраполированной на другие страны, стала отражением не только того, что произошло в каком-то месте, но и того, что должно было произойти повсеместно. Она, таким образом, приобрела теоретический смысл.

Реакцией на типологическое применение европейской шкалы в качестве мирового стандарта без учета изменчивости стратиграфических признаков была попытка абстрагировать международную шкалу от реальных геологических событий, рассматривать ее как условное (для удобства) деление временного континуума, означающее по существу, отказ от общей стратиграфической теории и превращение стратиграфии в чисто прикладную науку. Более того, временные отношения становятся информационно стерильными и стратиграфическая классификация теряет преимущества перед другими типами классификаций геологических объектов.

Итак, возможна ли общая стратиграфическая теория? Мы видим, что этот вопрос имеет решающее значение. Ответ на него тесно связан с проблемой геологического времени.

ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ ВРЕМЯ

Хотя философский анализ концепций времени восходит к глубокой древности, мы все еще далеки от удовлетворительных результатов. У античных философов время отчетливо ассоциировалось с движением. Крайние позиции были определены Гераклитом (мир — непрерывное движение) и Парменидом (мир статичен, время — это последовательность, в которой мы его познаем). Платон считал время атрибутом движения теней неподвижных идей. Зенон в своих знаменитых парадоксах пытался определить квантовую природу движения и времени.

Аристотель положил начало обособлению времени от движения, которое более последовательно проведено Августином: время не зависит от движения, отсчет времени продолжается также и в состоянии покоя. Здесь легко угадывается ньютоновская концепция абсолютного времени. По словам Ньютона, «абсолютное, действительное, математическое время само по себе и по своей природе течет равномерно, безотносительно к чему-либо внешнему и называется также длительностью». Описывая математическое время как непрерывную последовательность точечных моментов, лишенных продолжительности, Ньютон исходил из аналогии с геометрической прямой линией. Временные отношения событий у него измерялись дистанцией между

{27}

моментами, к которым они приурочены. Время, таким образом, не выводилось из последовательности событий, а, напротив, определяло их.

Сильную оппозицию теории Ньютона составил Лейбниц, трактовавший время как последовательность событий. В частной теории относительности Эйнштейна измерение интервалов времени зависит от относительного движения счетчиков и, следовательно, абсолютное время исключается. Однако общая теория относительности, принимая четырехмерный пространственно-временной континуум Минковского, наделяет время свойствами пространства, т. е. в какой-то степени близка редукционистской концепции Ньютона (см. Whitrow, 1961).

Ньютон не определил, по отношению к чему течет математическое время, каким образом можно доказать, что оно течет равномерно или каким образом это можно опровергнуть. Кант связывал интуитивное представление об абсолютном времени с операцией счета, переходом внимания с одного объекта на другой и непрерывным сдвигом ощущения настоящего, иначе говоря, с экстраполяцией свойств психологического процесса на (несуществующий) физический процесс. Действительно, внимание фокусируется на объектах внешнего мира по очереди. Из этого, однако, не следует, что время — артефакт процесса познания. Уитроу считает нашу способность воспринимать последовательность событий во времени адаптацией к среде, находящейся в движении. Эта способность возрастает в индивидуальном развитии и, по-видимому, возростала в ходе эволюции.

Представление об абсолютном времени, вероятно, вытекает из сопоставления физиологических ритмов с теоретически более устойчивыми ритмами — движением маятника или вращением Земли вокруг оси. Известно, что и то, и другое не вполне устойчиво. Однако можно представить себе идеально устойчивый ритмический процесс, который может служить абсолютными часами. Иначе говоря, абсолютные часы — это круговой процесс, не обладающий поступательным движением. Абсолютное время Ньютона — это и есть абсолютные часы. Я думаю, что решительное отделение времени от его меры (часов) поможет избежать многих недоразумений. Время (в отличие от часов) связано с поступательным движением. Нередукционистское определение времени могло бы выглядеть так: время — это след поступательного движения в памяти биологических и небиологических систем. Абсолютное время — это след однонаправленного процесса, не обладающего собственной периодичностью в памяти системы, способной адекватно запечатлеть такое движение.

В повседневной жизни мы имеем дело с ритмическими процессами, обладающими некоторым поступательным движением и с направленными процессами, обладающими некоторой периодичностью, т. е. с несовершенными часами и неабсолютным

{28}

временем, которое само (в силу периодичности) может служить часами. С другой стороны, абсолютные часы не имеют собственного времени и абсолютное время можно измерить лишь с помощью внешних часов. Существуют ли в природе абсолютные часы и абсолютное время? Ряд исследователей полагает, что мир элементарных частиц не имеет времени (тогда атомные и ядерные часы можно считать абсолютными). Второй закон термодинамики описывает однонаправленный

процесс в закрытых системах, однако его природа не вполне ясна, так как само измерение нарушает изоляцию системы и вводит дополнительную энтропию. Если расширение Вселенной необратимо, то оно могло бы стать источником универсального времени, не обязательно обладающего свойствами абсолютного времени.

Обращаясь теперь к геологическому времени, отмечу, что это понятие имеет смысл лишь в том случае, если историю Земли можно представить как последовательность уникальных планетарных событий. Ляйель и Дарвин, настаивая на тождестве геологического прошлого и настоящего, исключали геологическое время и, следовательно, прошлое и настоящее. В полемике с ними Кельвин ввел время в геологию, основываясь на расчете (неверном) охлаждения Земли. Мы привыкли к мысли, что возникновение Земли, образование литосферы, начало движения литосферных плит (около 2,5 млн. лет назад, по Le Pichon et al., 1973) — уникальные события. Уникальность последующих событий не столь очевидна. Можно предположить, что по мере стабилизации планетарных геологических систем на первый план выдвигаются ритмические процессы, маскирующие поступательное движение. Осадконакопление сопровождается встречным движением — размывом осадков. Осадочные толщи сохранились благодаря тому, что накопление осадков не всегда компенсировалось размывом. Направленность осадконакопления, таким образом, носит статистический характер.

Геологи говорят об «относительном» и «абсолютном» времени, подразумевая под этим два типа часов — периодичность эволюции организмов и более регулярную периодичность радиоактивного распада (а также сезонной ритмичности осадконакопления и роста организмов). Эволюцию нередко описывают в ламарковском стиле как неуклонный прогресс. В этом случае она не могла бы служить часами, ее след в геологической летописи был бы абсолютным временем. Если в эволюции направленность сочетается с периодичностью, то она обладает собственным временем и может служить часами, хотя и несовершенными. В этом вопросе нам еще предстоит разобраться. Не вызывает сомнений, однако, что в стратиграфии биофоссилии играют роль наиболее чувствительного элемента геологической памяти, от которого зависит корреляция, т. е. определение одновременности событий. Одновременность в ньютоновском смысле означает совпадение с одним и тем же моментом времени. Но

{29}

поскольку события определяют время, а не наоборот, правильнее рассматривать момент как сосуществование двух и более событий (класс сосуществующих событий, по Б. Расселу), для которых отношения «до—после» неразличимы (Reichenbach, 1957). Это положение не имеет прямой связи с попытками выделения «хрона», или элементарной частицы времени. Из приведенного выше определения времени следует, что продолжительность момента в каждом случае зависит от характера движения и памяти. В геологии последовательность событий может оказаться неразличимой из-за 1) свойств геологического движения, его периодичности, 2) свойств геологической памяти, полноты геологической летописи и 3) несовершенства стратиграфических методов. Эти три фактора контролируют продолжительность моментов геологического времени. Задача стратиграфа состоит главным образом в снятии действия третьего фактора.

Разногласия между различными школами стратиграфов объясняются неодинаковым пониманием геологического времени. Хроностратиграфическая школа придерживается ньютоновской концепции и видит свою задачу в определении положения геологических событий относительно точечных моментов абсолютного времени. В ряде работ содержится анализ геологического времени с релятивистских позиций (Miller, 1965; Harrington, 1966; Kitts, 1966; Мейен, 1974a). Критикуя хроностратиграфический метод, многие авторы в то же время отрицают планетарную последовательность уникальных событий (в частности, эволюционных). Так, по мнению Шоу, «одновременное исчезновение целых биот — не следует путать с их исчезновением из локальной летописи — генетически невозможно» (Shaw, 1964, p. 77). Ему вторит Киттс: «Мы не можем сочетать существующую эволюционную теорию с доктриной планетарных геологических событий» (Kitts, 1966, p. 138). Такая позиция привела Киттса к признанию каузальных связей единственным источником временных отношений в геологии. Понятие одновременности он исключает из стратиграфического анализа или трактует в кантианском духе как пренебрежимо малый временной разрыв между причиной и следствием. Альтернативная позиция (см., например, Teichert, 1958) в общих чертах заключается в признании планетарных событий, определяющих последовательность моментов

геологического времени, т. е. классов сосуществующих событий. В историческом плане эти моменты выступают как элементарные этапы геологического развития. Хронометрия дает представление о продолжительности этапов, но не определяет принадлежности к ним того или иного события. К тому же в геологии нет независимых часов. Даже калий-аргоновые даты отражают такие исторические события, как поднятие кристаллических пород выше критической изотермы (Салоп, 1963) или формирование глауконитовых осадков в эвстатических циклах.

{30}

ХРОНОСТРАТИГРАФИЯ И ЭКОСТРАТИГРАФИЯ

Классификация нужна для удобства запоминания и обмена информацией, как специальный язык, но это, вероятно, не все ее функции. Эрнст Майр полагает, что классификация выявляет многообразие, хотя на самом деле она неизбежно редуцирует многообразие. Занятие классификацией, безусловно, связано с врожденной любовью к порядку, которая так велика, что мы склонны видеть порядок там, где его нет, и в любом случае стремимся упорядочить беспорядочное. Однако, пытаясь навязать упорядоченному множеству несвойственный ему порядок, мы испытываем сопротивление материала. (Для классификации особенно справедлива мысль К. Поппера, что выдвижение теории еще не доказательство естественного порядка, но возможность ее дискредитации — доказательство.) Эти соображения помогают понять различие между искусственной и естественной классификациями.

Искусственная классификация — это упорядочение беспорядочных множеств, она должна быть экономной и удобной. Естественная классификация — это выявление структуры упорядоченных множеств, выражение нашего понимания этой структуры. Искусственная классификация упорядоченного множества вырождается в противоестественную. Тем не менее соблазн искусственной классификации возникает в двух случаях: если упорядоченность слишком слаба или слишком сложна. В последнем случае адекватная классификация возникает постепенно, путем отбора среди конкурирующих вариантов. На начальных стадиях этого процесса легко показать, что тот или иной вариант неадекватен или не имеет явных преимуществ перед другими. В этой ситуации, как правило, раздаются голоса в пользу искусственной классификации — «давайте просто договоримся». Но договориться прекратить исследование, когда возможности дальнейшего продвижения еще не исчерпаны, практически невозможно.

Я думаю, что именно такая ситуация сложилась в стратиграфии: типологическая классификация оказалась слишком уязвимой для критики, и многие стратиграфы не устояли перед соблазном искусственной хроностратиграфической классификации, основанной на международных соглашениях. Хроностратиграфию нередко считают подразделением стратиграфии наравне с лито- или биостратиграфией (например, Laffitte et al., 1972). Это заблуждение: хроностратиграфия — не метод, оперирующий специальными признаками (нет признаков геологического времени, которые не были бы литологическими, биологическими, геохимическими и т. д.), а принцип построения классификации, основанный на понимании геологического времени как континуума точечных моментов.

{31}

В отечественных работах хроностратиграфии иногда противопоставляют биостратиграфию, хотя хроностратиграфическая классификация может опираться только на палеонтологические данные, например на условно выбранную хроноклину (отечественный вариант хроностратиграфии).

В разделе I главе 2 было сказано, что идеи Хаттона, Ляйеля и Дарвина долгое время почти не проникали в стратиграфию. Однако во имя справедливости следует вспомнить, что М. Неймайр в 1887 г. писал: «...деление на системы является в большей или меньшей степени искусственным; развитие животных и растений происходило без всяких перерывов со времени их появления и до наших дней, поэтому периоды, на которые мы подразделяем историю Земли, установлены только ради удобства ее изучения (Неймайр, 1900, с. 7). В то же время он отмечал возможность естественного деления на основе глобальной ритмичности трансгрессий. Х. Уильямс (Williams H. S., 1894) предложил двойную классификацию — местную, отражающую историю развития области и общую, следующую биологическому прогрессу. Х. Шенк и С. Меллер (Scherik, Muller, 1941) предложили три параллельные номенклатуры — литогенетическую, лито-хронологическую и хронологическую («rock», «time-rock» и «time»). Полевой геолог, по их мнению, картирует геологиче-

ские тела, ему нет дела до их возраста или соотношения с геологическими телами где-нибудь в Африке или даже в соседнем штате. Что же касается хронологической классификации, то это задача палеонтолога. Эти идеи возвращают нас к европейской стратиграфии до 1831 г., когда все слои ниже девона описывали как одно геологическое тело — «граувакковый сланец». Сэдзвик и Мурчисон вместе начали изучать «граувакковый сланец», но впоследствии стали, заклятыми врагами, так как приняли два разновозрастных слоя за одно геологическое тело, причем Сэдзвик относил его к кембрию, а Мурчисон к силуру. Шенк и Меллер забыли также, что Ч. Смит предложил палеонтологический метод для местного картирования.

Более последовательную позицию занял Х. Хедберг. Он указывает, что локальные разрезы можно разбить на естественные подразделения, используя стратиграфические перерывы, резкие изменения литологических, палеонтологических, геохимических и других характеристик. Однако это естественное членение имеет местное значение. Местным седиментационным паузам в другом районе соответствует непрерывная седиментация, резкому изменению стратиграфических признаков — монотонные толщи. Если бы в основу хроностратиграфической классификации была положена не европейская, а какая-либо другая местная схема, то мы имели бы совсем другую международную шкалу (несовпадение европейского карбона и перми с американскими миссисипием, пенсильванием и пермью — обычный аргумент в пользу несоответствия стратиграфии разных континентов, хотя в позднем

{32}

палеозое Европа и Северная Америка составляли один континент).

В отдельных эволюционных линиях темпы развития периодически изменялись, но эта периодичность в разных линиях не совпадала. Если историки оперируют такими временными подразделениями, как Ренессанс, эпоха Людовика XIV, век электричества или эра книгопечатания, то стратиграф может воспользоваться для ориентации во времени стадиями эволюции аммоноидей, фазами тектогенеза или инверсиями магнитного поля. В любом случае членение временного континуума будет условным. Раз так, то нет серьезных оснований для пересмотра международной стратиграфической шкалы, основанной на местной европейской шкале. Необходимо лишь придать ей хроностратиграфический смысл, т. е. освободиться от «гипноза» естественных исторических рубежей и апробировать международными соглашениями границы подразделений — референтные слои — в качестве реперов геологического времени.

По Хедбергу, «стратиграфия — это отрасль геологии, которая исследует признаки (литологические, палеонтологические, минералогические и др.) земных осадочных слоев, их хронологическую последовательность и временные отношения, их латеральную и вертикальную изменчивость и подразделения, условия их образования» (Hedberg, 1948). «Стратиграфические единицы — это подразделения пород земной коры, которые в широком смысле параллельны поверхности наслоения. Выделение различных стратиграфических подразделений, иерархическое ранжирование этих единиц и их наименование — это в основном условная процедура, предназначенная для 1) выявления разнообразия; 2) прикладных целей и 3) обмена информацией и идеями» (Hedberg, 1952).

Хроностратиграфическая процедура полностью изменила логику классификации: если в традиционных схемах сначала выделяли кластеры исторических событий, а затем отвечающие им интервалы геологического времени, то в хроностратиграфии сначала подразделяется время, а затем условные деления времени накладываются на последовательность событий независимо от их внутреннего единства. Секции хроностратиграфической шкалы — это подразделения, а не единицы классификации (Harland, 1972). Международная шкала оказалась полностью абстрагированной от местных шкал, функционируя лишь как общий язык, но не как общая теория.

Альтернативная позиция (см., например, Меннер, 1962; Жамойда, 1968; Соколов, 1972) состоит в том, что 1) геологическое время — это запечатленная геологической летописью смена состояний земной коры и биосферы; 2) смена состояний земной коры и биосферы (последовательность палеобиосфер: Красилов, 1970) может служить основой общей стратиграфической классификации; 3) моменты геологического времени имеют продол-

{33}

жительность и отвечают последовательным этапам стабилизации биосферы, нарушаемой событиями планетарного масштаба; 4) одновременность событий определяется не приуроченностью к

моментам абсолютного времени, а признаками их сосуществования, их взаимодействием. Поскольку изучение следов взаимодействия входит в компетенцию палеоэкологии, стратиграфическая корреляция превращается преимущественно в экологическую задачу. Это оправдывает термин «экостратиграфия» (sensu Hedberg, 1958, non Schindewolf, 1950).

Некоторые авторы (Wegmann, 1950; Kitts, 1966; Krassilov, 1974) считают основой корреляции каузальные связи («сигналы»). В этом смысле можно говорить о каузальной стратиграфии. Однако каузальный подход таит в себе опасность циркулярности, так как причину и следствие нередко определяют по хронологической последовательности.

Каждый момент геологического времени, или элементарный этап геологической истории, обладает уникальными чертами, запечатленными в стратиграфических признаках слоев, которые в силу этого сходны между собой, отличаются от слоев смежных этапов и образуют естественный стратон, обладающий внутренним единством. Таким образом, в основе корреляции лежит принцип уникальности последовательных геологических эпох, выдвинутый П. П. Сушкиным (1922) и А. Нейрном (Nairn, 1965). Состояние равновесия планетарных систем исключает возможность определения отношений «до — после» и ставит предел дробности международной шкалы. События, нарушающие равновесие, служат основанием для проведения стратиграфической границы (она, следовательно, проходит там, где «что-то случилось», в противовес ориентации хроностратиграфии на монотонные последовательности). Следы этих событий в принципе прослеживаются во всех разрезах, поэтому любая местная шкала может служить общей международной шкалой. Однако в разных местах планетарные события проявляются в разной форме и с разной интенсивностью и ни одна местная шкала не может служить хорошей общей шкалой. По-видимому, общая шкала возникает как местная шкала (как это случилось с европейской шкалой), но затем ассимилирует опыт многих местных классификаций.

Суммируем основные установки экостратиграфии (ЭС) и хроностратиграфии (ХС).

ЭС: стратиграфия — это исследование упорядоченности слоев как отражения свойств геологического времени и закономерностей геологической истории.

ХС: стратиграфия — это изучение пространственных и временных соотношений слоев как основы реконструкции геологической истории.

ЭС: стратиграфическая классификация — это воплощение современного понимания геологической истории. Международ-

{34}

ная шкала синтезирует опыт региональных классификаций, представляет его в обобщенной форме, т. е. выступает в роли стратиграфической теории.

ХС: стратиграфическая классификация — это хронометрическая основа реконструкции геологической истории. Международная (стандартная) шкала не зависит от понимания геологической истории, не соотносится с опытом местных классификаций, служит для взаимопонимания и обмена информацией как общий язык.

ЭС: ступени международной шкалы — это единицы классификации, они обладают внутренним единством, отражающим уникальность последовательных этапов геологической истории. Их смена, запечатленная в разрезах слоистых толщ, служит источником представлений о геологическом времени. Геологический возраст устанавливается по принадлежности к той или иной единице классификации.

ХС: ступени международной шкалы — это разделы, они определяются соответствием условному делению абсолютного времени. Принадлежность тому или иному разделу устанавливается по геологическому возрасту.

ЭС: одновременность — это принадлежность одному и тому же классу сосуществующих событий.

ХС: одновременность — это приуроченность одному и тому же хронометрическому уровню.

Выбор того или иного направления во многом зависит от правомочности концепции эволюции биосферы как целого. Анализ этой концепции посвящены последующие главы.

{35}

Сущность филогенетического метода в биостратиграфии, предложенного Ч. Дарвином, заключается в трансформации эволюционных отношений между организмами, сохранившимися в виде биофоссилий, во временные отношения между содержащими эти биофоссилий слоями. Филогенетический метод, таким образом, предполагает реконструкцию филогенеза.

Хотя некоторые эволюционные события мы наблюдаем *in statu nascendi*, все же история как оборвавшихся, так и дошедших до наших дней эволюционных линий — это продукт реконструкций, основанных на фенетических отношениях и хронологических отношениях. Мы соответственно будем говорить о фенетических рядах — феноклинах и хронологических рядах — хроноклинах. При анализе феноклин временные отношения реконструируются в свете тех или иных филогенетических гипотез. Хроноклины непосредственно отражают временные, но не филогенетические отношения.

Глава I. ФЕНОКЛИНЫ

Градационные отношения между организмами и возможность построения рядов форм выявлены Аристотелем и воплощены в его «лестнице существ». П. С. Паллас предложил графическую интерпретацию системы организмов в виде дерева (Pallas, 1766). Идея дерева, или дендрограммы, заложена в такой широко распространенной форме классификации, как дихотомический определительский ключ.

В середине XVIII в. были предприняты первые попытки истолковать «лестницу существ» как эволюционный ряд. Позднее Ламарк, Дарвин и Геккель, отождествляя историческое развитие организмов с родословным деревом, пытались использовать такое дерево в качестве классификационной системы — филогенетической классификации. Впоследствии многие исследователи пришли к выводу, что филогенетический процесс мно-

{36}

го сложнее, чем дихотомическое ветвление родословного дерева, которое, таким образом, не может служить символом филогении. Так называемые филогении — это подчас не что иное, как изображение дихотомического определительского ключа. Дж. Хаксли писал, что логическая и филогенетическая классификации несовместимы (Huxley, 1942). Это вполне справедливо и для современных компьютерных фенограмм и филограмм, нередко выступающих в роли «филогений». Предложено несколько вариантов построения фенограмм (Sokal, Sneath, 1963; Camin, Sokal, 1965; Fitch, Margoliash, 1967; Colless, 1967, 1971; Felsenstein, 1973, и др.), но все они основаны на логических принципах экономии ветвления и минимальных дистанций между позициями. Сходство с «интуитивными» или «реальными» филогениями не доказывает их адекватности филогенетическому процессу, а свидетельствует лишь о том, что классические схемы следуют той же логике классификации. Иначе говоря, мы имеем здесь совпадение схем, построенных по одному принципу, но различными техническими средствами (Красилов, 1975б).

Исследование фенетических дистанций, само по себе весьма перспективное, к сожалению, выродилось в компьютерную филогенетику. Фенограмма — это размещение таксонов в порядке возрастания коэффициентов сходства по большому числу невзвешенных признаков. Для ее превращения в кладограмму или филограмму используют принцип экономии (исходя из сомнительного предположения, что природа экономна) или отбор «уникальных» признаков, т. е. не связанных с утратой, редукцией, не входящих в функциональные или морфогенетические корреляционные плеяды (Hecht, Edwards, 1976). На практике в категорию «уникальных» попадают просто наименее изученные признаки.

Филогенетический метод — классификация по последовательности ветвления (Hennig, 1950; Brundin, 1972) — дает информационно скудную классификацию, отражающую лишь гипотетическую генеалогию. Ее можно рассматривать как пережиток идеологии стратифицированного общества, в котором генеалогия имела большое значение. По словам А. А. Борисяка (1947), «филогенетическая классификация» является, в сущности, специальной классификацией для определенной цели, тогда как задача естественной или общей классификации — обслуживание многих всевозможных целей».

Эволюционная школа Симпсона–Майра исходит из установки, что любой признак — результат эволюции, что генетические дистанции неадекватны хронологическим и что следует максимизировать одновременно сходство и родственную близость. Однако о родстве чаще всего судят по сходству, так что здесь, по-существу, не два параметра, а один.

Более перспективен анализ признаков и таксонов в свете эволюции экологических ниш и связанных с ними адаптаций

{37}

(Красилов, 1974а). Классификация такого плана могла бы дать представление об экологической структуре биосферы и ее истории — более привлекательная задача, чем реконструкция генеалогии.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

Аристотель называл функционально эквивалентные органы аналогичными (легкие, жабры, трахеи насекомых). Гёте и Этьен Жоффруа понимали под аналогичными органы, воплощающие общую структурную идею и названные Р. Оуэном (Owen, 1848) гомологичными. (Жоффруа также эпизодически употреблял этот термин: см. Амлинский, 1955.) Ч. Дарвин называл гомологией общность происхождения, принимая в то же время предложенное Э. Рейем Ланкестером разграничение гомогеничных (общего происхождения) и гомопластичных (конвергентно сходных) органов. Дж. Симпсон и многие другие авторы считают гомологичными органы (или признаки), сходные вследствие общности происхождения, в противовес аналогичным, имеющим функциональное сходство. Э. Майр (1971) справедливо указывает, что гомология не предполагает сходства органов, напротив, они могут быть совершенно различными. Различие между гомологией и аналогией, по его мнению, заключается в возможности проследить историю признаков до исходного состояния у общего предка. Некоторые исследователи сохраняют за гомологией смысл, близкий к первоначальному (одинаковое расположение зачатков, топологическое соответствие), называя общность происхождения гомогенной. Это дает возможность объективно определить гомологию, тогда как гомогения всегда остается в той или иной степени гипотетичной.

Гомогения легче всего устанавливается в случае прогрессирующей специализации органов — все более совершенного приспособления к выполнению определенной функции и ее интенсификации. Гомология (топологическое соответствие) органов сохраняется, изменения чаще всего сводятся к олигомеризации — сокращению числа повторяющихся (метамерных) органов и дифференциации их размеров. Сокращение числа пальцев у копытных, зубов у специализированных хищников, ветвей у толстоствольных деревьев — наиболее популярные примеры. Явление олигомеризации описал Дарвин и позднее Уиллистон и Догель, с именами которых связывают этот модус морфологической эволюции. В онтогенетическом плане олигомеризация достигается сокращением числа зачатков, уменьшением их размеров и аббревиацией (выпадением конечных стадий) их развития (Северцов, 1939).

Сходство, фальсифицирующее гомогению, возникает вследствие переноса признаков, который можно в общей форме объяснить прогрессирующей интеграцией генетической систе-

{38}

мы за счет расширения сферы плеiotропного действия генов. Плодолистики некоторых растений сходны с их же листьями, что наводит на мысль (едва ли верную) о происхождении первых от вторых. И. И. Шмальгаузен считал перенос признаков (в частности, половых) проявлением стабилизации (признак, свойственный одному органу или одному полу, распространяется на весь организм или весь вид). Такие примеры переноса, как развитие рогов у самок северных оленей или уподобление женских половых органов гиены мужским, он объяснял снижением пороговой чувствительности тканей к гормонам в ходе стабилизирующего отбора.

Гомогения маскируется морфологическими преобразованиями, обусловленными сменой органов и сменой функций.

Смена органов (модус Клейненберга) ведет к возникновению аналогичных гомопластичных структур и заключается в переходе функции от одного органа к другому, негомологичному (например, функции осевого скелета от хорды к позвонкам, дыхания от жабер к легким, защиты жен-

ского гаметофита и рассеивания зачатков от оболочки мегаспоры к спорангию, покровам семени, завязи, цветоложу). Орган, теряющий функцию, как правило, редуцируется, а воспринимающий ее развивается по пути специализации, приобретая сходство с замещаемым. Так, крылатые плоды сходны с крылатыми семенами (рис. 1). При переходе функции привлечения животных от семян к завязям первые теряют сочные оболочки, а вторые приобретают их.

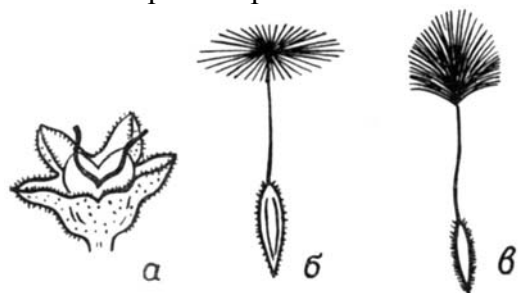


Рис. 1. Субституция функции: чашечка, окружающая плод *Saxifraga* (а), преобразована в хохолок семянки сложноцветных (б); субституция органа: плод сложноцветного (в) и семя *Strophanthus* (Аросунасеас)

Смена функций (модус Дорна) обычно сопровождает переход из одной адаптивной зоны в другую и онтогенетически осуществляется как девиация (резкое изменение предковой программы развития на определенной стадии онтогенеза: Северцов, 1939). Превращение пятипалой конечности в крыло, тычинок — в лепестки, венчика — в хохолок иллюстрирует этот модус. У млекопитающих задние кости нижней челюсти, образующие челюстное сочленение рептилий, частично преобразуются в слуховые косточки. Вторичное нёбо, развитие которого связано с укреплением челюстного аппарата, позднее восприняло важную функцию отделения дыхательного тракта от ротовой полости

{39}

Млечные железы, по-видимому, развились из потовых, предназначенных для увлажнения сумки (Татаринов, 1975). Таким образом, смена функций включает восприятие дополнительной функции (предшествует смене функций) и преадаптацию — изменение назначения приспособлений, связанных с прежней функцией (например, ороговение желудка грызунов в связи с приспособлением к грубой растительной пище явилось преадаптацией к насекомоядности: Воронцов, 1963).

Смена органов и функций часто ведет к нарушению гомологии — изменению места закладки органа и (или) последовательности онтогенетических стадий. Эти процессы Э. -Геккель назвал гетеротопией и гетерохронией. Палеонтологи А. Хайетт и Э. Коп видели основную причину эволюционных преобразований в акцелерации и ретардации — изменении скорости онтогенеза в сочетании с его удлинением или сокращением (пролонгацией и аббревиацией, по современной терминологии). Акцелерация, по Хайетту, сопровождается смещением конечных предковых состояний признаков на все более ранние стадии (Nyatt, 1866). Э. Менерт (Mehnert, 1898) связывал ускорение развития с интенсификацией функций. По его теории, закладка прогрессивно развивающихся органов сдвигается на ранние стадии, а регрессирующих — на поздние. А. Н. Северцов показал, что по крайней мере в отношении редукции конечностей ящериц теория Менерта не точна, так как здесь основное значение имеет не сдвиг на позднюю стадию, а первоначальное уменьшение зачатков и выпадение конечных стадий. Однако в целом он разделял представления Менерта о связи гетерохронии с изменением функционирования органов. Одно из последствий гетерохронии — это совмещение (телескопирование) процессов, принадлежащих различным «эпохам» онтогенеза (модус Маршалла).

Северцов показал, что телескопирование ведет к соединению первоначально независимых элементов в новую более сложную структуру (например, слияние костных чешуи в покровную кость, образование тарсальной кости у ящериц и черепах срастанием проксимальных костей задних конечностей, соединение органов боковой линии, у растений слияние покровов семезачатка между собой и с мегаспорангием, образование шишечной чешуи хвойных срастанием семенной и кроющей чешуи и т. д.; возникновение важнейшего функционального признака цветковых — двойного оплодотворения, по-видимому, связано с телескопированием стадий деления ядер зародышевого мешка, слияния ядер и вхождения спермиев, которые у их предков были разделены во времени).

Телескопирование создает предпосылку для восприятия новой функции двумя или несколькими прежде независимыми органами. Они нередко срастаются, причем следы срастания теряются в онтогенезе (конгенитальное слияние). Такие органы-

{40}

химеры, строго говоря, не гомогеничны ни одному из предковых органов.

Морфоклины гомогеничных органов позволяют определить эволюционную дистанцию между видами. Однако не всегда ясно, в каком направлении «читать» морфологический ряд. Например, цветки можно расположить в ряд от мелких, невзрачных к крупным, с развитым околоцветником. Ботаники школы Энглера считают невзрачные цветки примитивными, тогда как последователи Галлира видят в них вершину эволюции. Так как морфоклины отвечают линиям специализации, то исходным следует считать наименее специализированное состояние. Совокупность исходных позиций по разным морфоклинам составляет архетип — общую идею таксона в понимании Ричарда Оуэна. Дарвин полагал, что архетип — это совокупность неспециализированных предковых признаков («если допустить, что у раннего предшественника — архетипа, иными словами, всех млекопитающих, птиц и рептилий, конечности были построены по существующему общему плану» и т. д.). Выдвинутый Копом «закон неспециализированного» легитимизировал отождествление архетипа с гипотетическим предком («Типы или состояния организмов, наиболее заметные в мировой истории, — ганоиды первичного, динозавры вторичного и мамонты третичного периода — обычно уходят со своим временем. Линия развития идет не от них. Закон анатомии и палеонтологии гласит, что точку отделения типа, которому предназначено доминировать в будущем, следует искать на более низких ступенях развития, среди менее определенных форм, или, выражаясь научным языком, среди обобщенных типов»: Соре, 1887.) Однако реальные предковые формы, в отличие от идеальных архетипов, могли успешно конкурировать с другими организмами лишь благодаря специализации в том или ином направлении. Попытки найти реальный организм, соответствующий идеальному архетипу, заведомо обречены на неудачу. В то же время реальные предки остаются неопознанными из-за их «слишком высокой специализации». В этом одна из причин загадочного исчезновения предковых форм. Например, долгое время игнорировались недвусмысленные указания палеонтологической летописи на происхождение птиц от динозавров.

Закон Копы имеет также несколько иной смысл: предков таксона не следует искать среди современных ему форм. Отождествление рациональной классификации и филогении приводит к довольно распространенной ошибке — сопоставлению таксонов в целом, без учета временных соотношений. Томас Хаксли считал предками млекопитающих амфибий, к которым они ближе по ряду морфологических и физиологических признаков (крупноклетность, кожные железы, кровеносная система и др.), чем к современным рептилиям. Аналогично многие ботаники выводят покрытосеменных из папоротников или даже водорослей.

{41}

В действительности современные рептилии находятся на такой же филогенетической дистанции от триасовых предков, как и млекопитающие, но признаки, сильно изменившиеся в одной линии, оказались консервативными в другой, и наоборот. Таксономические группировки в одних случаях основаны на консервативных, или плезиоморфных признаках (объединение современных рептилий с их ископаемыми предками), в других — на производных, или апоморфных признаках (отделение млекопитающих от симплезиоморфных вымерших групп) и, таким образом, маскируют филогенетические отношения.

Предковые признаки (признаки архетипа), по Дарвину, обладают наибольшей устойчивостью в пределах анализируемой группы и встречаются совместно. Таким образом, наиболее важны устойчивость и коррелированность признаков. Ранее полагали, что «внутренние» признаки более устойчивы, чем «внешние», находящиеся под непосредственным воздействием среды. Эти ламаркистские представления, противоречащие основным постулатам современной теории эволюции, еще полностью не изжиты: кариологические признаки считают более устойчивыми, чем морфологические, что, безусловно, справедливо для отдельных групп, но не как общая закономерность. В действительности устойчивость зависит от ряда обстоятельств, из которых назовем следующие:

1) произвольный выбор дифференцирующих признаков (если группы двустворок различают по строению замка, то этот признак устойчив внутри групп, а скульптура раковины изменчива; группируя по скульптурным признакам, мы получим обратные соотношения);

2) адаптивность; в прошлом многие исследователи усматривали обратную связь между устойчивостью и адаптивным значением признаков; сейчас, однако, становится все более очевидной прямая связь устойчивости со стабилизирующим отбором и, следовательно, адаптивной ценностью;

3) коррелированность; исследование корреляционных плеяд показало, что слабо коррелированные признаки более устойчивы; они, по-видимому, находятся под особой опекой стабилизирующего отбора, ослабляющего корреляцию.

Эти закономерности помогают понять соотношение изменчивости и скорости эволюции. Априорное представление о прямой зависимости между ними (изменчивые структуры более пластичны и, следовательно, быстрее эволюционируют), по-видимому, не подтверждается: изменчивость сочетается с эволюционным консерватизмом, а устойчивость — с высокими темпами эволюции (например, листья растений более изменчивы и в то же время гораздо более консервативны, чем репродуктивные органы). Такой характер связи объясняется тем, что признаки, жестко стабилизированные отбором, при изменении условий отбора изменяются быстрее других (Берг и др., 1973).

{42}

Анализ филетических корреляций опирается на три основных закономерности, установленные сравнительной морфологией *расхождение (радиация), параллелизм, и пересечение (гетеробатмия) морфоклин по различным признакам*. Эти закономерности описаны Кювье, который называл корреляцией согласованное изменение функционально связанных органов — конечностей, черепа, зубов и т. д. (биологическая координация, по А. И. Северцову). В координированной системе органов совершенствование одних обычно компенсирует слабую специализацию других. Например, сложное строение желудка сочетается с незначительной специализацией зубов, сильное развитие резцов у роющих грызунов — с относительно слабыми передними конечностями, и наоборот (Воронцов, 1963). Это явление Этьен Жоффруа называл уравниванием органов, а последующие авторы — материальной компенсацией или компенсацией функций. Компенсация, долгое время служившая доводом в пользу батмизма — перераспределения силы роста под влиянием упражнения органов,— по-видимому, объясняется отбором определенных аллометрических соотношений между функционально коррелированными органами.

Координации снижают филогенетическую ценность отдельных признаков, принадлежащих одному адаптивному синдрому. Поэтому Дарвин, говоря о совместной встречаемости, имел в виду функционально независимые признаки. Устойчивые сочетания таких признаков (филетические корреляции) нельзя объяснить координацией, они имеют иную основу. Полагают, что филетические корреляции — результат эволюционной инерции стабилизированной отбором части предкового генотипа (Майр, 1971).

Эволюционная инерция особенно отчетлива в некоторых богатых видами группах, где видообразование идет главным образом за счет комбинирования исходного набора признаков. Одно из проявлений эволюционной инерции — неоднократная утрата и появление признака (например, колбочкового аппарата сетчатки глаза: Орлов, 1972). «Утрата» здесь означает переход признака в скрытое (латентное) состояние.

Вместе с тем известны мутации, затрагивающие наиболее фундаментальные морфологические признаки, например мутация «tetraptera» (четыре крыла) у мух, формально исключая их из отряда двукрылых. Подобные примеры показывают, что устойчивость — не имманентное свойство признаков архетипа. По мнению Симпсона, эволюционной инерцией обладают адаптации, развившиеся в связи с освоением адаптивной зоны. В дальнейшем, при дроблении экологических ниш, они сохраняют свое значение и стабилизируются отбором. Такие адаптации могли независимо возникнуть в различных эволюционных линиях. Действительно, наиболее устойчивые признаки цветковых растений — плодолистики, рыльце, сосуды древесины, листья с

{43}

сетчатым жилкованием и другие,— казалось бы попадающие в категорию филетически коррелированных, появились независимо Друг от друга в различных группах голосеменных (Красилов,

1975a). То же, по-видимому, справедливо в отношении живорождения, теплокровности, волосяного покрова, дифференциации зубного аппарата.



Рис. 2. Долгопят (*Tarsius*) — «живое ископаемое» по ряду морфологических признаков в эволюционном древе по гемоглобину занимает позицию, близкую к высшим приматам. Длина ветвей древа отвечает числу нуклеотидных замещений

Ca — *Canis*, M — *Mus*, Ma — *Macaca*, Ce — *Cercopithecus*, P — *Presbytis*, H — *Homo*, A — *Ateles*, C — *Cebus*, T — *Tarsius*, N — *Nycticebus*, O — *Oryctolagus*, E — *Equus* (no Beard et al., 1976)

Корреляциям противостоит независимая изменчивость признаков, образующих пересекающиеся морфоклины. Кювье впервые обратил внимание на это явление и использовал его как довод против «лестницы существ» Аристотеля. Впоследствии Долло и Депере рассматривали пересечение морфоклин, или «перекрест специализации» как общее эволюционное правило. В основе его лежит мозаичность эволюции, или гетеробатмия: практически все организмы прогрессивны по одним признакам и примитивны по другим. Например, по относительным размерам мозга лемуры занимают наиболее низкое положение среди приматов, за ними следуют долгопят (рис. 2) и низшие обезьяны. Однако по строению конечностей, зубов, лицевой мускулатуры и языка лемуры более специализированы, чем долгопяты (Minkoff, 1974). Среди высших приматов австралопитеки приближаются к человеку по морфологии черепа и объему мозга, но их конечности имеют архаичные для наземных приматов особенности, связанные с брахиацией (Oxnard, 1973). Можно предположить, что долгопяты наиболее близки к предкам приматов (и, следовательно, что мозг лемуров дегенерировал), а австралопитеки — непосредственные предки человека, у которых мозг прогрессировал быстрее конечностей. Но не исключены и другие варианты. Каждый систематик может привести множество такого рода примеров по своей группе, причем в

{44}

мире растений перекрест морфоклин не менее обычен, чем среди животных. Так, китайский род троходендрон относится к группе бессосудистых цветковых, наиболее примитивной по строению проводящей системы. Однако полная редукция околоцветника обеспечивает ему место на противоположном конце морфоклины по этому признаку. Каждый вид, таким образом, входит во множество пересекающихся морфоклин. Только параметрическая система может отобразить эти сложные отношения во всем их многообразии (Любищев, 1972). Филогенетическая классификация передает лишь отношения предок — потомок, что предопределяет ее иерархическую форму. Если одна из пересекающихся морфоклин принимается за филогенетическую последовательность, то остальным автоматически отводится роль горизонтальных рядов — градационного полиморфизма на одном эволюционном уровне.

КАРИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

Кариологические феноклины в принципе не отличаются от морфоклин, так как в обоих случаях мы имеем дело с числом, размерами, формой и окраской, но, во-первых, хромосома представляет собой гигантскую молекулу, во-вторых, эта молекула несет генетическую информацию и, в-третьих, хромосомы как обособленные образования различимы лишь во время деления ядра клет-

ки. Эти особенности сближают кариологический метод с молекулярными. Основная посылка метода, что сходство кариотипов свидетельствует о родстве, по-видимому, связана с представлением о случайном характере хромосомных перестроек и, следовательно, малой вероятности конвергенции. Долгое время считали, что тенденции эволюции кариотипа носят преимущественно статистический, характер: например, увеличение числа метацентрических хромосом за счет акроцентрических объясняется преобладанием частоты слияний над частотой разделений. Однако новые данные об организации хромосом существенно меняют картину. А. Лима-де-Фариа (Lima-de-Faria, 1976) выдвинул гипотезу хромосомного поля — градиента взаимодействия генов, интегрирующего хромосому как равновесную систему. Изменение какого-либо сегмента нарушает равновесие и вызывает компенсационные перестройки. Конечно, эффект положения гена известен давно, но до сих пор его значение не было должным образом оценено. Расположение локусов казалось случайным, когда оно было изучено у относительно небольшого числа видов. Положение локусов рибосомной РНК сейчас известно у сотен видов, в 86,6% случаев они находятся в коротком плече и при удлинении плеча смещаются, сохраняя дистанцию от кинетохора. Такого рода данные позволили Лима-де-Фариа выступить против концепции случайной упаковки генов и случайных мутаций.

{45}

Концепция хромосомы как равновесной системы объясняет ортогенетическую эволюцию морфологии хромосом от телоцентрических (с очень коротким гетерохроматиновым плечом весом не более 0,1% всего набора) к акроцентрическим (взрывной дупликацией гетерохроматина) и затем метацентрическим (Imai, 1976). У кенгуровой крысы с очень высоким хромосомным полиморфизмом высокое содержание сателлитной ДНК сочетается с высоким числом плеч. Можно предположить, что сателлитная ДНК здесь контролирует хромосомные перестройки (Hecht, Edwards, 1976). Ортогенетические тенденции прослеживаются у дрозофил Гавайских островов, геологический возраст которых уменьшается с востока на запад: в ряду *D. amplilobus*—*D. inflatus*—*D. crassifemur*—*D. reducta* возрастает содержание гетерохроматина и частота парацентрических инверсий. (Yoon et al., 1975).

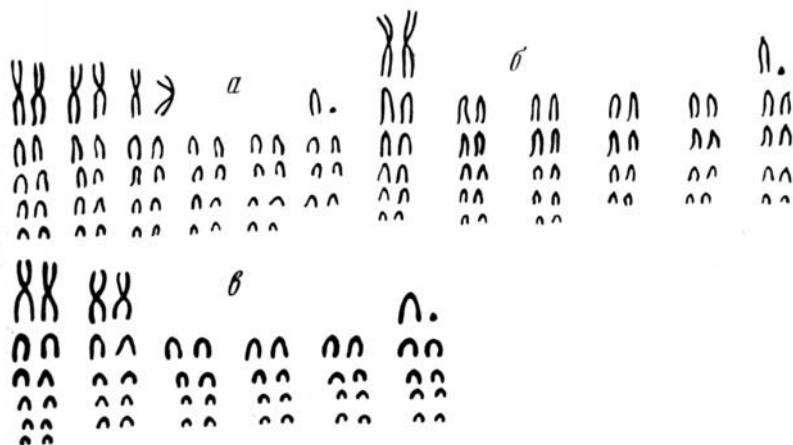


Рис. 3. Кариотипы горных баранов (*Ovis*)

а — муфлон, $2n=54$; б — уриал, $2n=58$; в — аргали, $2n=56$; у всех видов основное число плеч $NF=60$ (по Воронцову и др., 1972)

В надвидовых таксонах устойчивость хромосомных чисел весьма различна: бабочка *Lysandra atlantica* с самым высоким среди животных числом хромосом $n=123$ относится к той же группе, что и 24-хромосомные виды. В трибу *Asterae* входит *Haploppappus* с $n=2$ (самое низкое число) и 144-хромосомные полиплоиды. Дрозофила по изменчивости числа хромосом (3–7) соответствует отряду млекопитающих. Константность определяет значение хромосомных чисел для филогении млекопитающих. Можно предположить, например, что домашние овцы ($2n=54$) произошли от муфлонов ($2n=54$), а не от уриалов или архаров ($2n=56$ и 58 ; Воронцов и др., 1972). Однако у некоторых млекопитающих обнаружен широкий спектр хромосомных чисел. Содержание ДНК и основное число плеч более устойчивы, чем число хромосом, так как не изменяются при центрических слияниях (рис. 3). Однако при значительной редукции диплоидного набора ни число хромосом, ни число плеч не имеют существен-

{46}

ного значения. В кариосистематике учитывают также признаки, связанные с поведением хромосом в митозе и мейозе — метафазные фигуры, характер хиазм и др.

На примере кариосистематики хорошо видно, как изменилось в последнее время представление о причинах устойчивости признаков. Ранее полагали, что морфология хромосом не имеет большого приспособительного значения и что, следовательно, сходство кариотипов — более надежное свидетельство родства, чем, например, анатомические признаки, подверженные адаптивной конвергенции. Сейчас становится все более ясным, что морфология хромосом тесно связана с их функциональной организацией и имеет первостепенное приспособительное значение. Именно в этом причина высокой устойчивости кариотипа, находящегося под контролем стабилизирующего отбора. Жесткой стабилизацией, по-видимому, объясняется и скачкообразный характер хромосомных перестроек при вмешательстве дестабилизирующих факторов. До появления методов дифференциального окрашивания (см. ниже) большая часть хромосомных перестроек оставалась неопознанной и устойчивость хромосом (особенно у позвоночных) сильно преувеличивали.

Филогенетическая интерпретация кариологических феноклин основана на преобладании определенных тенденций в эволюции кариотипа. Практически все изменения кариотипа обратимы. Известны, например, случаи обратимой полиплоидии с образованием полигалоидов (Wet, 1971). Однако полиплоидия, безусловно, преобладает над гаплоидией. Полиплоиды возникают при нарушении митоза или слиянии гаплоидных гамет (аутоплоидия), а также при гибридизации (аллоплоидия). Эволюционное значение полиплоидии состоит в увеличении общего количества генетического материала, обогащении генофонда, повышении устойчивости генетической системы, которая у полиплоидов менее чувствительна к потере или удвоению отдельных хромосом и их участков. У растений аллоплоидия — важнейший способ видообразования как в природе, так и в сельскохозяйственной практике (выведены, например, межродовые гибриды капусты и редиса, пшеницы и ржи и др.). В полиплоидном комплексе из двух и более гибридизирующих диплоидных видов и нескольких аллоплоидов диплоиды (или низшие уровни пloidности) обычно считают предками полиплоидов (высших уровней пloidности). Полиплоиды, благодаря высокой устойчивости генетической системы, легче переносят неблагоприятные условия. В эволюционном плане они весьма консервативны и долговечны. Родительские диплоидные виды вымирают или претерпевают сильные изменения, в то время как полиплоиды сохраняют предковые морфологические признаки. Например, Мамонтове дерево *Sequoia sempervirens* — реликтовый аллогексаплоид — морфологически почти не отличается от секвой мелового периода. Такие древние полиплоиды — последние представители некогда разно-

{47}

образных полиплоидных комплексов — встречаются во многих группах растений. По словам Стеббинса, «полиплоиды остаются морфологическими индикаторами, показывающими, что представляли собой исходные полиплоидные комплексы» (Stebbins, 1975).

Анэуплоидия ведет к возникновению форм с неправильным числом хромосом — поли- или моносомиков. Добавление к паре хромосом третьей увеличивает дозу генов на $\frac{1}{3}$, тогда как утрата хромосомы уменьшает ее на $\frac{1}{2}$. Поэтому эффект моносомии больше, чем полисомии (у человека трисомия по малым хромосомам ведет к врожденным аномалиям, трисомия по большим хромосомам, нарушающая баланс большого числа генов, и моносомия летальны), и соответственно полисомии встречаются чаще моносомиков. Это создает тенденцию к увеличению числа хромосом, которой противостоят Робертсоновские слияния. Они более обычны, чем разделение хромосом. Поэтому считают, что небольшое число хромосом, крупные размеры и преобладание метацентриков — признаки прогрессивного кариотипа. Встречную тенденцию создают перичентрические инверсии, превращающие метацентрические хромосомы в акроцентрические и уменьшающие число плеч. Не установлено отчетливой тенденции в эволюции содержания ДНК. Этот признак связан с размерами клеток. Среди позвоночных можно выделить мелко- и крупноклетные группы. Костистые рыбы, рептилии и птицы относятся к мелкоклетным, а кистеперые рыбы, двоякодышащие и млекопитающие — к крупноклетным.

Различия в размерах клеток соответствующих тканей сочетаются с некоторыми гистологическими особенностями (Григорьев, 1975). У крупноклетных содержание ДНК в целом выше. Аномаль-

но высокое содержание ДНК у дупной и хвостатых амфибий пока не находит объяснения. Заслуживает внимания корреляция этого признака с адаптацией к пограничным биотопам. Среди амфибий примитивная морфология сочетается с относительно низким содержанием ДНК (Ohno, 1973).

Для определения кариологической дистанции — суммы различий между кариотипами родственных организмов — необходимо сопоставить хромосомы, берущие начало от одной и той же хромосомы общего предка. Такие хромосомы мы назовем гомогеничными (гомологичными в кариологии считают хромосомы одной пары; если это хромосомы аллополиплоида, принадлежащие геномам обоих родительских видов, то их называют гомеологичными). Для распознавания гомогеничных хромосом недостаточно сходства по размерам и форме. Большое значение имеет продольная дифференциация хромосом — чередование гетерохроматиновых и эухроматиновых участков, повторяющихся и уникальных нуклеотидных последовательностей, неравномерное распределение белковых компонентов. Продольная дифференциация наиболее очевидна у политенных хромосом (они представляют

{48}

собой пучок, образовавшийся при многократном воспроизведении хромосомы), где более плотные участки выражены в виде поперечных дисков. Это делает политенные хромосомы (например, гигантские хромосомы слюнных желез дрозофилы) удобным объектом цитологических исследований. Продольную дифференциацию обычных хромосом можно обнаружить с помощью окрашивания: хромосома приобретает при этом поперечные полосы — исчерченность, зависящую от метода окрашивания и характерную для вида или более крупной систематической группы. Сопоставление исчерченности помогает распознать гомогеничные хромосомы и их перестройки — инверсии и транслокации, а также делеции и дупликации (нехватки и удвоения отдельных участков). Частота хромосомных перестроек варьирует в широких пределах. У видов-двойников дрозофилы гомогеничные хромосомы обычно различаются по двум или нескольким инверсиям, тогда как кариологическую дистанцию между человеком и шимпанзе составляет лишь одна серия робертсоновских слияний и немногие инверсии. Некоторые хромосомы в эволюционном плане более консервативны, чем другие. У змей, например, дивергенция половых хромосом развивается главным образом за счет дупликации, делеций и инверсий в W хромосоме, тогда как Z хромосома почти не изменяется (Bianchi et al., 1967). Изменение формы и исчерченности хромосом нередко связано с делецией или многократной дупликацией гетерохроматиновых сегментов (у таких грызунов, как *Peromyscus eremicus* и *Mus dunni* наблюдается деления гетерохроматиновых коротких плеч аутосом: Hsu, 1973). Полагают, что функциональный геном при этом не меняется (гетерохроматин почти не содержит структурных генов). Однако гетерохроматин воздействует на соседние эухроматиновые локусы. Кроме того, изменение формы хромосом неизбежно сказывается на положении хиазм и кроссинговере.

Реализуется лишь небольшая часть возможных хромосомных перестроек, остальные оказываются запрещенными. Митотические и мейотические барьеры, эффект положения (изменение активности локусов в зависимости от их положения по отношению к центромере) — одни из многих ограничивающих факторов. М. Уайт ввел понятие о «кариологической ортоселекции» (White, 1975). Смысл его в том, что в эволюции кариотипа преобладает какой-то определенный модус перестроек, и со временем они прогрессируют в одном направлении (например, последовательно повышается уровень пloidности или происходят все новые робертсоновские слияния и т. д.). Это явление можно было бы назвать канализацией на уровне генома. Оно показывает, что эволюция кариотипа подчиняется тем же закономерностям, что морфологическая эволюция. Специализация кариотипа развивается параллельно специализации органов.

{49}

БИОХИМИЧЕСКИЕ И МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ПРИЗНАКИ

У всех организмов в передаче наследственной информации участвуют нуклеиновые кислоты, а в переносе энергии — фосфаты. Это может свидетельствовать о генетической общности органического мира или об ограниченности выбора соединений, способных эффективно выполнять соответствующие функции. Приблизительно так же обстоит дело с биохимическими признаками, характерными для крупных групп организмов. Кроме ограниченности допустимых вариантов сход-

ство может объясняться спорадическим проявлением признака отдаленных предков у организмов, не связанных непосредственным родством. Например, одинаковая окраска хрусталика глаза змей, белок и обезьян лентофлавином, вероятно, указывает на присутствие биохимического предшественника этого пигмента у предков позвоночных (Орлов, 1972). Потенциальная способность к производству лентофлавина в ходе эволюции сохранилась и реализовалась в отдельных группах.

В филогенетических построениях используют не только малоизменчивые, но и полиморфные соединения, например флавоноиды растений. Определенные различия в составе флавоноидов обнаружены у близких видов и даже у отчетливо обособленных экотипов, причем гибриды имеют смешанный состав флавоноидов. Виды, продуцирующие более сложные флавоноиды, рассматриваются как производные. К сожалению, биохимики нередко отождествляют последовательность ряда химических реакций, ведущих к образованию более сложного продукта, с филогенетической последовательностью организмов, у которых обнаружены исходные, промежуточные и конечные продукты этого ряда.

Другой способ выявления тенденций биохимической эволюции заключается в наложении биохимических данных на родословное древо, построенное по морфологическим признакам. Этим путем установлено, например, что в ходе эволюции растений высокомолекулярные белки замещались средне- и низкомолекулярными (Благовещенский, 1966). Здесь приходится считаться с опасностью копирования неточностей морфологической схемы. Некоторые филогенетические гипотезы основаны на параллелизме биохимических рядов в различных группах организмов. Например, растения в процессе фотосинтеза фиксируют углерод в виде 3-карбоновой кислоты (C_3 -растения), но у некоторых тропических и субтропических видов процесс начинается с 4-карбоновых кислот (C_4 -растения). Они имеют также анатомические особенности (специализированную хлоренхимную обкладку проводящих пучков и др.), составляющие синдром Кранца. При сочетании в одном роде кранцевых и некранцевых ра-

{50}

стений первые считают филогенетические более молодыми. По-видимому, синдром Кранца параллельно развился у видов, предки которых обитали в умеренной зоне, как приспособление к фотосинтезу в условиях высокой температуры и освещенности (Smith, Turner, 1975). Нет доказательств необратимости этого процесса. Белковые комплексы семян состоят из глобулина, альбумина, глютенина и белков остатка. У саговников и цветковых прослежены параллельные ряды от безглобулиновых к высокоглобулиновым семенам (Благовещенский, 1975). Среди саговников первые сочетаются с примитивной (*Cycas*), вторые — с прогрессивной (*Encephalartos*) морфологией. Оценки морфологических признаков цветковых варьируют в широких пределах, и далеко не каждый систематик согласится с тем, что лавровые (безглобулиновые) примитивнее магнолиевых (40–70% глобулина), хотя, по палеонтологическим данным, лавровые, ликвидамбар и некоторые другие безглобулиновые безусловно принадлежат к числу самых древних цветковых. Филогенетическое значение биохимических признаков (как и всех других) зависит от их адаптивного смысла. Показано, например, что простые комплексы пигментов семян у магнолиевых сочетаются с орнитохорией, тогда как более сложные комплексы развились в связи с поеданием плодов млекопитающими (Boumann, Yokoyama, 1975).

Полагают, что некоторые тенденции биохимической эволюции отражены в онтогенезе. Например, в процессе переноса энергии у позвоночных участвует креатинфосфат, а у большинства беспозвоночных аргининфосфат, который в онтогенезе некоторых иглокожих и рыб предшествует креатинфосфату. В развитии куриного зародыша смена продуктов выделения аммиак — мочевины — мочевого кислота, возможно, отражает эволюционную последовательность, так как беспозвоночные в основном выделяют аммиак, амфибии — мочевины, а рептилии и птицы — мочевую кислоту. Однако у большинства млекопитающих конечный продукт обмена — аллантоин, а у приматов — снова мочевого кислота.

Для измерения генетических дистанций используют различные методы сравнения гомологичных белков. Один из таких методов — иммунологический — заключается в определении антигенного, или иммунологического сходства. Чужой белок, вводимый в кровь, выступает в роли антигена, вызывающего образование антител. Эти антитела могут соединяться и с другими антигенами, причем активность реакции (которую измеряют количеством осадка, выпадающего при смешивании сыворотки, содержащей антитела, с сывороткой другого вида) указывает на антигенное сход-

ство белков. Иммунологический тест нередко помогает разрешить спорные вопросы филогенетической систематики. Например, зайцеобразные по антигенным свойствам белков резко отличаются от грызунов, большая панда близка к мед-

{51}

ведям (а не к кунным: Sarich, 1972), морфологически почти неразличимые группы древесных лягушек, происходящие от разных наземных предков, отчетливо обособлены иммунологически. Например, по морфологическим признакам *Hyla wrightorum* и *H. regilla* нередко относят к одному виду, но дистанция по альбуминам крови между ними такая же, как между родами этой группы. Род *Acris*, происходящий от древесных предков и занимающий в Америке нишу мелких наземных лягушек, резко отличается от *Hyla* морфологически, но близок иммунологически. Шимпанзе по иммунологическим показателям ближе к человеку, чем к орангу (Maxon, Wilson, 1975). Складывается впечатление, что экологические сдвиги больше отражаются на морфологических, чем иммунологических признаках, которые точнее передают последовательность филогенетического ветвления. В то же время антигенные свойства определяются главным образом строением поверхностного слоя белковой молекулы и чувствительность метода снижается с увеличением молекулярного веса. К ошибочным выводам может привести сопоставление негомологичных белков. Мы уже могли убедиться, что проблема гомологии не из легких, а в биохимии она еще более осложнена отождествлением гомологии и гомогении. Гомологичными считают белки, кодируемые цистронами, происходящими от одного працистрона общего предка. Белки, принадлежащие одному химическому классу, не всегда гомологичны. Фитч приводит любопытный пример: иммунологически утка ближе к цыпленку, чем к гусю. Это парадоксальная ситуация получила объяснение только когда у лебедя были обнаружены два типа негомологичных белков данной группы: гуси имеют один из них, а утки — другой. (Fitch, 1973).

Электрофоретический метод основан на подвижности белков в электрическом поле. Изменения, затрагивающие электростатические свойства белковой молекулы, влияют на ее подвижность. Этим методом исследуют в основном ферменты. Оказалось, что у представителей различных групп организмов в среднем 30% ферментных локусов полиморфны. Природные популяции различаются по уровню полиморфизма, присутствию тех или иных ферментных вариантов — аллозимов и их частоте.

Эти отличия могут служить мерой дивергенции популяций, или генетической дистанции, которую рассчитывают (один из способов) как число мутаций на 100 локусов (Nei, 1972; Ayala et al., 1974). Изучение пяти видов дрозофил дало следующие дистанции: 0,033 между популяциями, принадлежащими одному Подвиду, 0,228 между подвидами, 0,226 между полувидами, 0,538 между видами-двойниками и 1,214 между недвойниковыми видами. Мы видим, что генетические дистанции в целом соответствуют степени морфологической дискретности и репродуктивной изоляции, однако свободно скрещивающиеся подвиды по степени аллозимных различий не уступают полувидам, разделен-

{52}

ным этологическими барьерами. У позвоночных также нет точного соответствия между аллозимными дистанциями и степенью репродуктивной изоляции (Avice, 1975). Точность измерения генетических дистанций электрофоретическим методом зависит от многих обстоятельств (Воронцов и др., 1972; Johnson, 1973; Lewontin, 1973). Лишь около одной трети аллельных замещений влияют на электростатические свойства белковых молекул, и экстраполяции электрофоретических дистанций на весь генотип в какой-то степени условны. К тому же число анализируемых локусов относительно невелико — до 50, чаще около 20 из нескольких сотен тысяч.

Для глобинов, цитохромов и некоторых других белков изучена полная последовательность аминокислот в полипептидных цепях. Часть аминокислот в гомологичных последовательностях разных организмов не совпадает. Замены аминокислот характеризуют дивергенцию гомологичных белков. Эволюционная дистанция между ними измеряется числом замен на 100 аминокислот. Дивергенция полипептидных цепей отражает мутационную дистанцию между полинуклеотидными цепями цистронов. Аминокислотные замещения можно перевести в мутационные дистанции, если рассчитать, сколько мутаций (замен нуклеотидов) потребуется, чтобы кодон одной аминокислоты превратить в кодон другой, замещающей ее, и суммировать эти мутационные числа по всем парам

(Fitch, Margoliash, 1967). Существует несколько методов расчета древовидных отношений между гомологичными белками разных организмов. Например, мутационные дистанции между видами А и В, А и С, В и С на рис. 4 составляют соответственно 24, 28 и 32. Следовательно, дихотомия между А и В более высокого порядка, чем между ними и С. Длина ветвей равна мутационной дистанции: $a+b=24$, $a+c=28$ и $b+c=32$. Отсюда $a=10$, $b=14$ и $c=18$. Если видов больше трех, то два из них с минимальной дистанцией занимают позиции А и В, а остальные — позицию С. После расчета длины ветвей первую пару видов объединяют и позицию В занимает третий вид. Эту процедуру повторяют до тех пор, пока все виды не будут распределены. Сравнивая дистанции, измеренные по дереву, с исходными, определяют оптимальное дерево (с наименьшим отклонением от исходных данных). Показанное на рис. 4 цитохромное дерево сходно с классической филогенией, если не считать аномальной близости цыпленка к пингвину, черепахи к птицам и разрыва между приматами и другими плацентарными, которые оказались в одном пучке с кенгуром. Таким же образом можно построить дерево по иммунологическим, электрофоретическим, гибридизационным и любым другим дистанциям.

Необходимо учесть, что некоторые мутации не приводят к замене аминокислоты и остаются невидимыми. Делеции, параллельные и обратные мутации также нарушают соответствие эволюционных и мутационных дистанций. Таким образом, дивер-

{53}

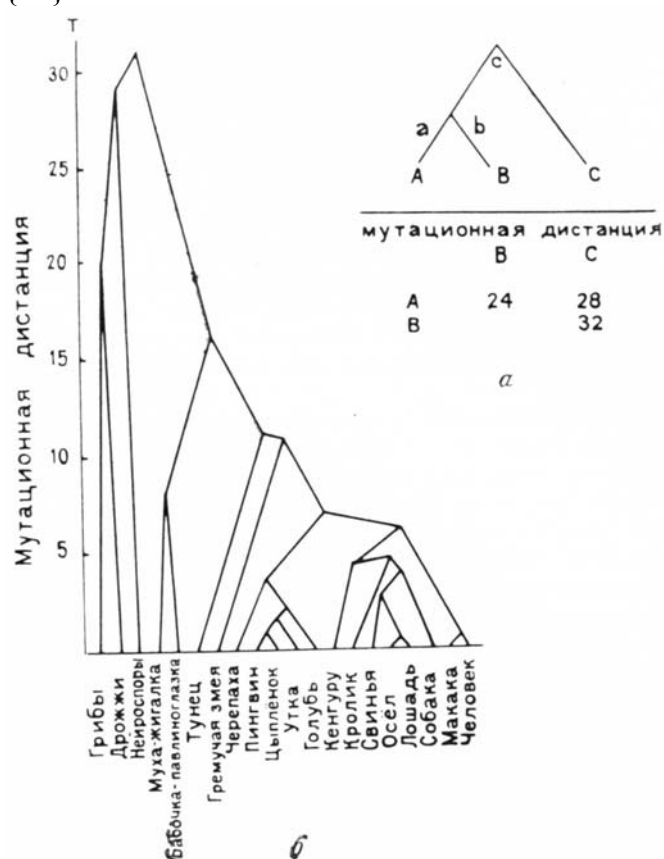


Рис. 4. Построение филогении по мутационным дистанциям

a — определение отношений между видами А, В и С с мутационными дистанциями $a+b$, $a+c$ и $b+c$;
б — оптимальное дерево по мутациям гена цитохрома с (по Fitch, Margoliash, 1967)

генция белков дает представление лишь о минимальной мутационной дистанции между эволюционными линиями, которая может быть значительно меньше реальной. Об этом свидетельствует, в частности, неожиданное сходство цитохромов человека и гремучей змеи (см. Fitch, 1973). Изучение разнообразных цитохромов бактерий также указывает на большую роль конвергенции (Ambler, 1973).

Наконец, возможно прямое сопоставление полинуклеотидных цепей методом молекулярной гибридизации. Молекула ДНК состоит из двух нитей — полинуклеотидных цепей, которые комплементарны друг другу: органические основания, входящие в состав нуклеотидов, расположены в них таким образом, что могут спариваться за счет водородных связей. При нагрева-

{54}

нии до определенной температуры нити разделяются. Каждая из них теперь способна соединиться с одонитчатой ДНК другого организма, если у них есть комплементарные участки. Степень комплементарности измеряют процентом связывания одонитчатых фрагментов ДНК, несущих радиоактивную метку, или тепловой устойчивостью гибридных комплексов — гетеродуплексов (1,5% некомплементарных пар оснований снижают температуру плавления на 1°C). Степень комплементарности позволяет судить о родстве сравниваемых организмов. У представителей разных классов позвоночных она составляет около 5–17,5%, отрядов — 25–30%, семейств — 50–70% и видов — 75–90% (Медников, 1974). Полагаясь на эти цифры, человека и шимпанзе пришлось бы отнести к одному роду или даже виду (91 % комп-лементарности).

Различают уникальные и повторяющиеся последовательности ДНК, а среди последних — фракции различной степени повторности. Высокоповторная фракция (с повторностью порядка 10^6) сосредоточена главным образом в прицентромерных гетерохроматиновых участках. С небольшой части повторяющихся последовательностей транскрибируется рибосомная и другие виды РНК. Среднеповторная ДНК (10^2 – 10^5 повторов) делится на быстро и медленно реассоциирующие фракции. Медленно реассоциирующая составляет около 30% в геноме человека. Она вкраплена между уникальными последовательностями. Известно два типа организации ДНК: у *Drosophila* длина сегментов повторной ДНК 5000, неповторной — более 10000 нуклеотидов, у *Xenopus* соответственно 300 и 800 — несколько тысяч. Кинетика реассоциации обнаруживает различные классы повторов и может служить основой для сопоставления организации ДНК у различных организмов.

Некоторые авторы видят преимущество методов гибридизации и реассоциации ДНК в том, что сравниваются генотипы, а не фенотипы, т. е. генотипическое сходство измеряется прямо, а не косвенно, посредством фенотипического сходства. В этих рассуждениях кроется одна неточность, а именно отождествление информации с ее носителем. Генотип — это наследственная информация, а ДНК — ее носитель. Поэтому гибридизация ДНК не дает прямой оценки сходства генетических программ. Молекулы нуклеиновых кислот и белков имеют свою филогению, которая не обязательно совпадает с филогенией организмов. Довольно широко распространено мнение, что признаки генетической системы — ДНК и хромосом, а также первичных продуктов генов — белков (фенотип первого порядка) важнее для филогенетических построений, чем морфологические (фенотип второго порядка). На самом деле мы в том и другом случае опираемся на сходство, которое может быть первичным, фамильным или вторичным, конвергентным. Филогенетическое значение признака тем больше, чем менее вероятно его независимое появление в

{55}

далеко разошедшихся эволюционных линиях. По-видимому, полигенные признаки меньше подвержены конвергенции, так как совпадение большого числа мутационных событий маловероятно. Морфолог имеет дело преимущественно с полигенными признаками и бесконечным разнообразием форм. Биохимик же нередко сталкивается с удивительным однообразием. Процессы переноса энергии и наследственной информации одинаковы у самых разнообразных организмов. Унаследованы ли эти процессы в неизменном виде от первичных организмов, или же их однообразие — результат конвергентной эволюции? Многие исследователи склоняются ко второму предположению, постулируя большее разнообразие основных биохимических процессов у первичных организмов. В таком случае увеличение морфологического разнообразия в ходе эволюции сопровождается уменьшением разнообразия на биохимическом уровне.

Добжанский пишет: «Можно предположить, что среди первичных форм жизни существовало большее разнообразие генетических «букв» и что четыре «буквы», используемые сейчас, оказались более удобными и вытеснили остальные» (Dobzhansky, 1970, с. 10).

Из всех фенотипических проявлений отношения между организмами, по-видимому, отражают свойства их генетических систем в наиболее обобщенной форме. Это репродуктивные отношения, связанные с ними формы ухода и другие поведенческие стереотипы (например, характер помахивания хвостом у воробьиных птиц — весьма устойчивый признак в пределах семейств), аллелопатия у растений, реакция рыб на кожные выделения конспецифичных и родственных особей, позволяющие уточнить их филогенетические связи (см. Хайнд, 1975), паразитизм (во многих

случаях установлено однозначное соответствие между таксонами паразитов и хозяев: см., например, Мамаев, 1975) и т. д.

Еще Дарвин (Darwin, 1872) заметил, что выражение эмоций обнаруживает наше родство с обезьянами не менее убедительно, чем морфология (и, добавлю, гибридизация ДНК).

РЕКАПИТУЛЯЦИЯ

Реконструкция филогенетических отношений по последовательности онтогенетических стадий основана на теории рекапитуляции, восходящей к учению Аристотеля и Фомы Аквинского о смене душ различных организмов в развитии человеческого зародыша. В конце XVII в. возникла идея параллелизма онтогенеза и «лестницы существ». Ее развитие связано с именами Дидро, Кильмейера, Меккеля, Жоффруа и других ученых. В 1840 г. Д'Орбиньи описал онтогенетические стадии аммонойд, в которых А. Хайетт позднее усмотрел повторение хронологической последовательности взрослых форм. Л. Агассис (Agassiz, 1848–

{56}

1849) сформулировал закон параллелизма онтогенеза, морфологических рядов и палеонтологической последовательности форм.

Учению о параллелизме противостояла типологическая концепция Карла Бэра (1950), писавшего о сходстве ранних эмбриональных стадии различных организмов и возрастающей дифференциации в онтогенезе. К. Ф. Рулье и Г. Спенсер предложили эволюционную интерпретацию законов Бэра, свидетельствующих об усложнении и прогрессирующей дифференциации организмов в ходе исторического развития.

Основываясь на законах Агассиса и Бэра, Дарвин постулировал повторение исторического развития в онтогенезе. Он выдвинул идеи эволюционной консервативности ранних эмбриональных стадий и наследования изменений онтогенеза предков на соответствующей стадии онтогенеза потомков. Эти идеи предвосхищают не только биогенетический закон, но и теорию филэмбриогенеза.

Почти идентичные формулировки закона рекапитуляции (позднее названного основным биогенетическим законом) были предложены Ф. Мюллером в 1864 г. и Э. Геккелем в 1866 г. («онтогенез есть краткое и ускоренное повторение филогенеза»). Мюллер писал о «перешагивании» предкового онтогенеза и отклонении (девиации) от него. Э. Геккель (Haeckel, 1866) назвал повторение предковых состояний палингенезом, а его искажение личиночными приспособлениями (амнион, присоски личинок амфибий и т. д.) — ценогенезом. Гегенбаур и другие критики закона Геккеля указывали, что он преуменьшает роль ценогенезов, которые к тому же не всегда четко отграничены от палингенезов (коготки на крыльях, помогающие выпавшему из гнезда птенцу гоацина взобраться на дерево — рекапитуляция или ценогенез?). Однако основное возражение, выдвинутое И. И. Мечниковым, С. Вудвардом, Т. Морганом, С. Г. Крыжановским и Г. де Биром, заключается в том, что рекапитуляция предполагает наследование приобретенных признаков. Эволюционные новообразования возникают в результате изменений наследственной программы онтогенеза, а не надставок над уже отработанной программой, появившихся как модификации взрослого предка и включенных в онтогенез потомка.

Принцип параллелизма для Жоффруа и его современников был свидетельством единства органического мира. Де Серр, последователь Жоффруа, объяснял параллелизм тем, что низшие организмы — это остановившиеся в развитии стадии онтогенеза высших. Коп, автор наиболее полно разработанной теории параллелизма, пишет, что принцип Серра справедлив лишь для отдельных признаков: «Каждый отдельный признак любой категории, который мы находим у вида, представляет более или менее завершенную стадию наиболее полного развития, на которое признак способен» (Cope, 1887). Эволюция признаков подчи-

{57}

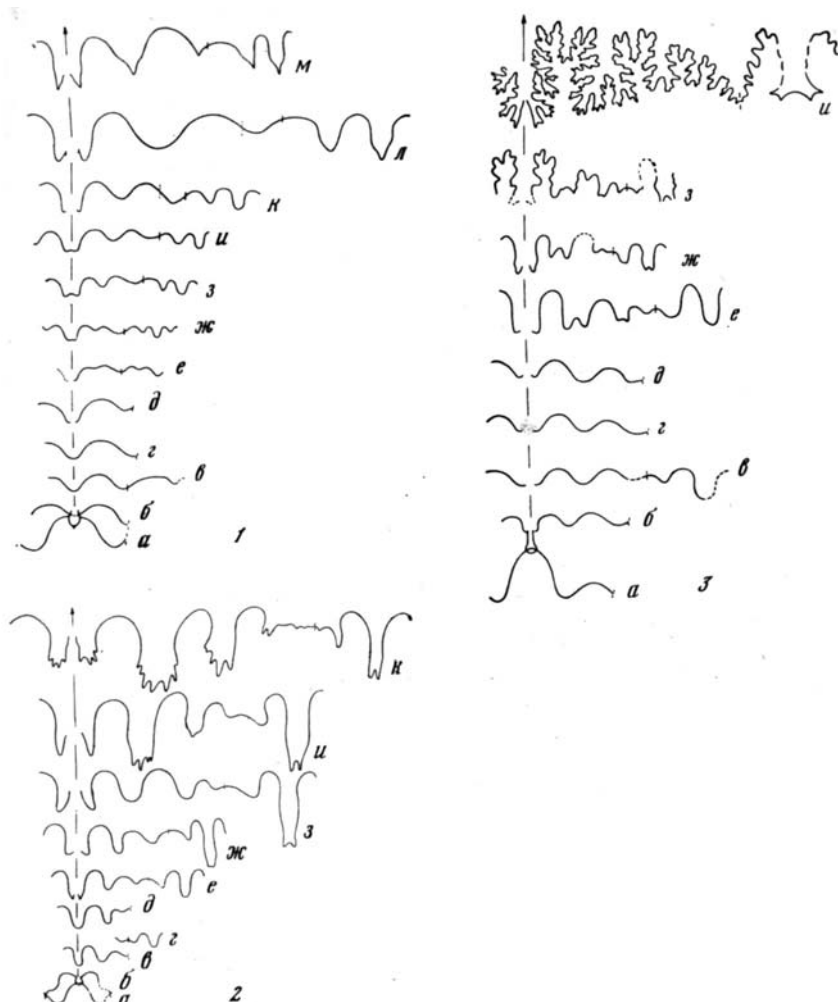
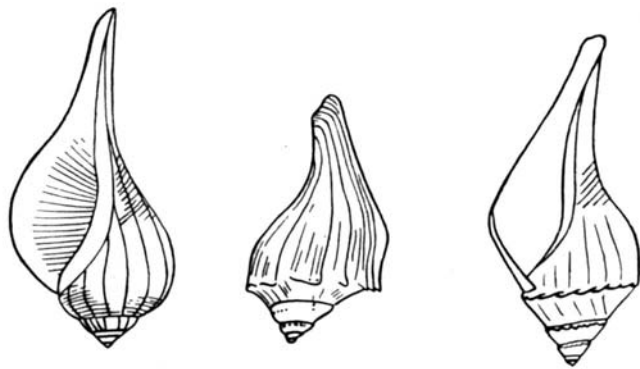


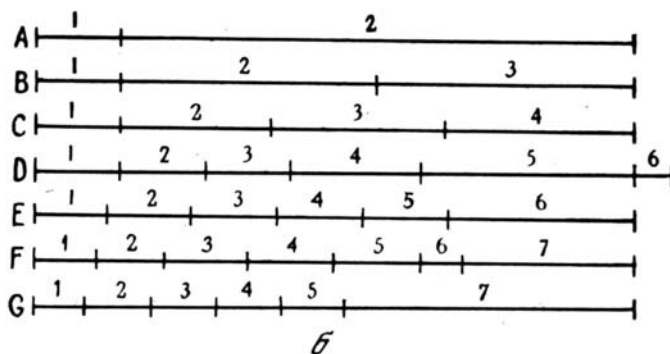
Рис. 5. Онтогенез лопастной линии

1 — гониатита *Neoglyphioceras abramovi*; 2 — цератита *Flemengltes radiatus*; 3 — аммонита *Gaudryceras tenuiliratum* (по материалам Ю. Д. Захарова)

няется закону акцелерации и ретардации (Hyatt, 1886; Соре, 1887) — ускорению или замедлению развития и одновременно Добавлению новых или выпадению прежних конечных стадий. При ретардации эволюция повторяет в обратном порядке уже осуществленные стадии развития (preexisting pattern), а при акцелерации — идет по предначертанному пути (preconceived pattern). Соответственно эмбриональная форма повторяет строение предков или предвосхищает признаки потомков. А. Хайетт подразделил онтогенез на эмбриональный и эпиэмбриональный периоды с множеством (30) стадий, причем предполагалось, что каждая стадия имеет свой прототип в эволюционных рядах, некоторые из них получили специальные названия (прото-кораллум, продиссоконх, протоконх, периконх и др.). Наиболее широ-



a



б

Рис. 6. Ортогенетическая интерпретация рекапитуляции

a — слева направо: *Fulgur fusiformis*, *F. tritonis*, *F. rapum*; *б* — отношения между видами с разным числом реализованных онтогенетических стадий (по Grabau, 1924)

кое применение онтогенетический метод нашел в филогенетике аммоноидей (Neumayr, 1879 и др.). Правда, реконструкции охватывали лишь поздние онтогенетические стадии (рис. 5), начиная с филэмбриональной (по Хайетту). Позднее Л. Спэт показал, что стратиграфическая последовательность аммоноидей противоречит рекапитуляции (Spath, 1924). А. Грабо описал в онтогенезе брюхоногого моллюска *Fulgur tritonis* стадии «fusiformis», «maximum» и другие, отвечающие взрослым раковинам третичных и современных видов, эпитетами которых они названы. Филогенез *Fulgur* в его интерпретации (рис. 6) соответствует эймеровской теории «эпистаза». По представлениям Т. Эймера (Eimer, 1898), группа организмов имеет общую последовательность онтогенетических стадий. Морфологическое разнообразие возникает в результате задержки развития на той или иной стадии.

{59}

А. П. Павлов в 1901 г. писал: «По моим наблюдениям над различными группами аммонитов, характерные признаки предков появляются не на внутренних оборотах раковины, а на оборотах внешних. Молодые же обороты... предсказывают черты потомства (пророческие фазы) (1966а, с. 261). Л. С. Берг (1922) и О. Шиндевольф (Schindewolf, 1928) — авторы близких теорий номогенеза и протерогенеза — также постулировали предвосхищение признаков потомков на эмбриональных стадиях. Принимая типологическую концепцию Бэра, Шиндевольф писал, что чем раньше в онтогенезе происходят изменения, тем выше ранг нового таксона.

Материалистическое объяснение предвосхищению личинками признаков потомков предложили английские исследователи А. Седжвик, У. Гарстанг и Г. де Бир. Гарстанг создал теорию пedomорфоза — эволюции за счет изменения эмбриональных стадий. В случае неотении — полового созревания на личиночной стадии — эти эмбриональные новации превращаются в признаки взрослого организма и способствуют формированию нового типа организации (неогенез).

Гарстанг выдвинул очень интересную гипотезу неотенического происхождения хордовых от свободно плавающих личинок общего предка иглокожих и асцидий. Близкие представления о филогенетическом «всплывании» ювенильных признаков содержатся в теории фетализации (Bolk, 1926), объясняющей отмеченные еще Копом и другими авторами ювенильные черты обезьяних предков у человека.

Эти взгляды противоположны теории Геккеля, который видел причину рекапитуляции в том, что последовательные члены филогенетических рядов наследуют предковый онтогенез, наращивают его новой морфологической стадией и в таком виде передают потомкам. Ценогенетические процессы, фальсифицируя рекапитуляцию, не имели существенного эволюционного значения, новое возникало лишь путем надставок. Полемизируя с Геккелем, Гарстанг утверждал, что онтогенез не повторяет филогенез, а творит его. Этот тезис, который Э. Н. Мирзоян (1974) иронически называет броским, полностью принимали А. А. Борисяк («онтогенез, повторяя филогенез, в то же время творит его»: 1947), Дж. Симпсон («правильнее говорить, что филогенез повторяет онтогенез»: Simpson, 1949) и в значительной мере А. Н. Северцов.

В своей глубоко разработанной теории филэмбриогенеза Северцов (1939) постулировал двойственный характер взаимоотношений между онтогенезом и филогенезом: изменения онтогенеза могут быть как причиной, так и следствием филогенетического развития. Он делит ценогенетические процессы на регулирующие (собственно ценогенезы) и нерегулирующиеся, сохраняющиеся у взрослого организма и имеющие значение для эволюции (филэмбриогенезы).

{60}

Такие изменения чаще всего происходят на относительно поздних стадиях, в конце периода морфогенеза или начале периода роста, когда организм уже в основном сформировался и вступает в более сложные отношения со средой. Эти поздние филэмбриогенезы Северцов назвал анаболиями (они нередко трактуются так же, как надставки). Позднее срастание костей черепа хищных птиц, соединение нижних крестцовых позвонков и тазовых костей у человека в возрасте 14–16 лет — северцовские примеры анаболии. Атрофию нормально развивающихся на ранних стадиях органов он называл отрицательной анаболией, или афанизией. С анаболией, по-видимому, связан периодически изменяющийся онтогенез (увеличение с каждым годом числа отростков на рогах оленей, размеров зубов после смены, скульптурированности последовательных слоев прироста раковины моллюсков, утолщение покровов ракообразных после линьки и т. д.). Поскольку анаболия затрагивает лишь поздние стадии, значительная часть предкового онтогенеза рекапитулируется в соответствии с биогенетическим законом. Однако кроме анаболии Северцов различал девиации (онтогенетические субституции А. Опделя) — изменение программы развития на определенной стадии (например, при превращении пятипалой конечности в крыло) и архаллаксисы — филэмбриогенезы ранних стадий. Например, увеличение числа позвонков в филогенезе рептилий происходит за счет положительных архаллаксисов и сопровождается изменением пропорций тела, удлинением кишечника, нервной системы, органов кожи. Отрицательные архаллаксисы ведут к рудиментации органов. Б. Ренш (Rensch, 1954) полагал, что поскольку многие гены активны на разных стадиях онтогенеза, разграничение филэмбриогенезов ранних, средних и поздних стадий не имеет принципиального значения. В то же время он принимал теорию надставок и даже предлагал закрепить за ними северцовский термин анаболия, называя изменения средних и поздних стадий девиацией.

По-видимому, недоразумения, связанные с принципом рекапитуляции, объясняются тем, что Геккель и его сторонники трактовали филогенез как последовательность взрослых форм. Исследования Т. Моргана, Р. Гольдшмидта, Д'Арсси Томпсона показали, что филогенез — это последовательность изменяющихся онтогенезов (см. de Beer, 1940). Сложная система позиционного и хронологического контроля генов обеспечивает сохранение предкового онтогенеза у потомков. Изменения этой системы приводят к отклонению онтогенеза потомков на той или иной стадии (ранние стадии при этом сохраняют сходство: закон Бэра) или ускорению развития признака (ранние стадии потомков приобретают сходство со взрослыми предками: закон Геккеля) или его недоразвитие (взрослые потомки сходны с ювенильными стадиями предков: фетализация, протерогенез и т. д.).

Девиация, связанная с субституцией органа, ведет к дегра-

{61}

дации онтогенетических процессов, которые выпали из-под контроля отбора. Однако замещенные органы (например, жаберные щели или нотохорд) нередко сохраняются, воспринимая новую ценогенетическую функцию. В этом смысле ценогенез способствует рекапитуляции.

Ранние формулировки «закона параллелизма» точнее, чем биогенетический закон, так как сходная направленность, например прогрессирующее усложнение и дифференциация, — это именно

параллелизм онтогенетических и филогенетических креодов (по Уоддингтону), а не рекапитуляция. Сложность эволюционного процесса с его зигзагообразным ходом, конвергенцией, интерацией, ретикуляцией вообще исключает возможность адекватного повторения в онтогенезе. Онтогенез изменяется в результате мутаций структурных и регуляторных генов. Они имеют различное значение. В силу целостности генетической системы мутации структурных генов, активных на определенной стадии онтогенеза, отражаются и на других стадиях, которые, следовательно, не идентичны соответствующим стадиям предков. Однако такие мутации больше изменяют последующие стадии, чем предыдущие. Этим объясняется консервативность ранних стадий онтогенеза. Эволюционная консервативность некоторых морфологических и биохимических эмбриональных признаков имеет ту же основу, что и консервативность признаков взрослого организма. Те и другие играют одинаковую роль в филогенетических построениях, дополняя друг друга.

Отмеченное еще Дарвином наследование изменений на той же стадии, на которой они появились у предков, объясняется устойчивостью соотношений в онтогенезе (Шмальгаузен, 1968). Дж. Хаксли ввел представление о генах, регулирующих скорость онтогенетических процессов (rate genes) и ответственных за аллометрические пропорции роста. Мутации регуляторных генов вызывают ускорение рекапитуляции или «анти-рекапитуляционное снятие признаков взрослой стадии» (Huxley, 1942).

Э. Коп различал равную и неравную акцелерацию (и ретардацию), затрагивающую одни органы больше, чем другие. Такое дифференцированное ускорение ведет к нарушениям пропорций роста, которые Г. Осборн (Osborn, 1907) назвал аллометронами. В дальнейшем теорию аллометрии разрабатывали Дж. Хаксли, И. И. Шмальгаузен, Б. Ренш и другие авторы. Хаксли предложил известную формулу аллометрического роста:

$$y = bx^a,$$

помогающую понять смысл онтогенетических перестроек. Коэффициент b характеризует размеры или степень развития тела (или органа) x , при которых начинается развитие органа y . Изменение этого коэффициента вызывает сдвиг аллометрической кривой с такими последствиями, как гетеротопия, смещение онтогенетического процесса на ранние или поздние стадии, телеско-

{62}

пирование (совмещение стадии, следовавших друг за другом), недоразвитие (рост тела завершается, когда орган еще не достиг предковой конечной стадии) или гиперморфоз органа. Изменение коэффициента аллометрии a связано главным образом с сохранением пропорций при изменении размеров тела и других аллометрических аргументов. Таким образом, и сохранение предковых соотношений роста в онтогенезе, и их перестройка — результат изменения параметров аллометрического роста (рис. 7, 8).



Рис. 7. Ранние и поздние обороты раковины аммонита *Mariella worthensis* (в центре) имеют различную скульптуру; слева — акцелерация развития скульптуры, справа — фетализация (по Clark, 1962)

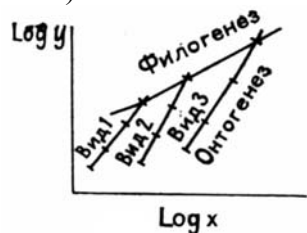


Рис. 8. Отражение изменения аллометрического роста ($y = bx^a$) в филогенезе (по Lull, Gray, 1949)

В целом следует признать, что закон рекапитуляции в оригинальной формулировке дает искаженное представление об эволюционном процессе (эволюция путем надставок). Майр (1971) справедливо причисляет формулу «онтогенез повторяет филогенез» к биологическим «законам», которые должны быть решительно отвергнуты. Это, разумеется, не равносильно отрицанию достиже-

ний Геккеля и его последователей, с успехом использовавших филогенетическую информацию, заключенную в консервативных эмбриональных признаках и последовательности онтогенетических событий.

БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

В прошлом веке теория эволюции впервые дала логическое объяснение географическому распределению организмов. Биогеографический анализ помогает понять эволюционную роль изоляции, конкуренции и других факторов. В филогенетических построениях данные биогеографии привлекаются в основном для определения последовательности ветвления и центров происхождения групп организмов. Предпосылкой дивергенции может служить как возникновение географической преграды (разрыв ареала), так и ее преодоление — основание новых колоний или появление конкурентов.

{63}

Первые биогеографические гипотезы, объясняющие амфиоконтинентальное распространение таксонов, предполагали постоянство расположения континентов. Гумбольдт постулировал миграции между Европой и Америкой по существовавшему в прошлом сухопутному мосту. Теорию мостов развивали Форбс, Гуккер и Уоллес, который рассматривал цепочки островов как миграционные пути. Он писал, что появление каждого вида совпадает географически и хронологически с появлением другого очень близкого вида (Уоллес, 1878). Это, в сущности, и есть доходная посылка метода сестринских групп, предложенного Хеннигом.

Теория Вегенера открыла новую страницу исторической биогеографии. Гипотеза дрейфа континентов органически вошла в биогеографические построения многих исследователей. Но в то время как В. Хенниг (Hennig, 1950) и его последователи связывают с дрейфом последовательность кладогенеза, исходя из предположения, что предковые формы сохраняются в первичном центре происхождения, Л. Круаза (Croizat et al., 1974), отвергая центры происхождения, видел в дрейфе объяснение параллелизма географического распространения разных таксонов.

По современным представлениям, дрейф континентов — это частный аспект тектоники плит. По реологическим свойствам выделяют литосферу (70–80 км под океанами, 110–130 км под континентами) и слой пониженной вязкости — астеносферу (до 250 км). Тектоника плит — это динамическая модель литосферы, разбитой на определенное (минимальное) число плит таким образом, что каждая пара плит имеет общую границу, вдоль которой можно измерить их относительное движение и найти полюс вращения (движение жестких тел на сфере может быть только вращением). Наиболее грубая модель современной литосферы состоит из шести плит, более точная — из двенадцати, причем на границах крупных плит можно выделить еще несколько десятков мелких (Le Pichon et al., 1973). Современные границы плит характеризуются повышенным тепловым потоком и сейсмичностью. Геоморфологически они выражены как срединноокеанические хребты, вдоль оси которых поступает мантийный материал, глубоководные желоба (место погружения плит; с ними сочетаются вулканические береговые хребты, краевые моря и островные дуги) и пересекающие их подводные гряды или цепочки островов вдоль трансформных разломов. Древние границы плит распознают по магнитным аномалиям и таким геологическим признакам, как характер вулканизма, метаморфизм (парные пояса низко- и высокотемпературного метаморфизма намечают положение зон погружения плит) и меланж с включениями обломков океанической коры — офиолитов.

Реконструкция древней границы позволяет определить полюса вращения и привести плиты в додрейфовое положение. Географические координаты плит находят, совмещая дополнитель-

{64}

ным вращением средний магнитный полюс реконструкции с географическим. Эти реконструкции могли бы служить объективной основой биогеографических построений, но из-за значительного разброса палеомагнитных полюсов их точность невелика. Биогеографические данные сами играют существенную роль в тектонических реконструкциях, так что здесь трудно избежать некоторой циркулярности. Наряду с датировкой дрейфа и коллизией континентов очень важны определения возраста островов, образующихся при движении плиты над фиксированной горячей точкой, так

как они позволяют выяснить хронологические отношения островных видов (например, гавайских дрозофил, рис. 9). С другой стороны, хронометрия кладогенеза по молекулярным часам (раздел II, глава 1) в какой-то мере связана с последовательностью дрифта. Максон и Уилсон датируют разделение австралийских и южноамериканских *Hyla* 75 млн. лет, северо- и южноамериканских — 65 млн. лет, евразийских и североамериканских — 40 млн. лет. Для сравнения приведу геологические даты дрифта и коллизии континентов после реставрации Пангеи в конце палеозоя (подробнее об этих событиях см. в разделе III, главе I).

Начало юрского периода 180 млн. лет назад: отделение Северной Америки от Африки (раскрытие центральной Атлантики с ответвлениями в Западное Средиземноморье и Карибское мо-

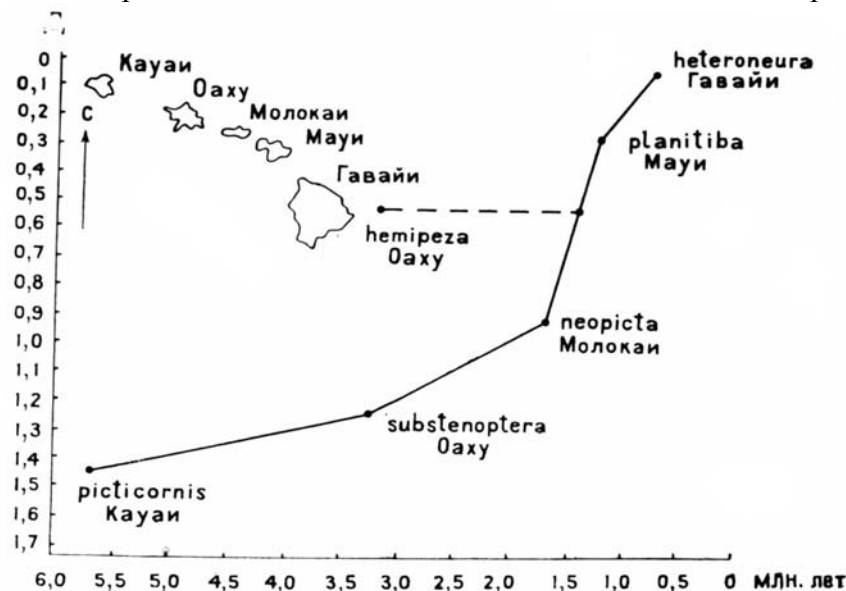


Рис. 9. Соотношение мутационных дистанций (D) гавайских видов *Drosophila* и геологического возраста островов, на которых они обитают; позиция *D. hemipeza* свидетельствует о повторной колонизации с более молодого острова (по Carson, 1976)

{65}

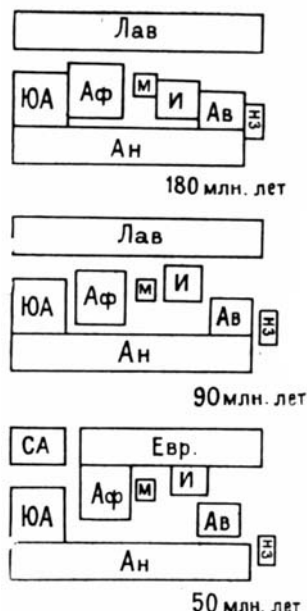


Рис. 10. Расположение континентов в начале юрского периода, 180 млн. лет назад, в позднемеловую эпоху, 90 млн. лет назад, и в эоцене, 50 млн. лет назад

Лав — Лавразия, ЮА — Южная Америка, АФ — Африка, М — Мадагаскар, И — Индия, Ав — Австралия, Ан — Антарктида, НЗ — Новая Зеландия (по Cragcraft, 1974, с изменениями)

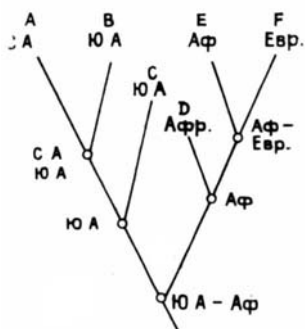


Рис. 11. Кладограмма, отражающая последовательность дрейфа (по Crascraft, 1974)
Условные обозначения см. на рис. 10

ре), раскол Гондваны на западную и восточную части по Мозамбикскому рифту (рис. 10).

Начало мелового периода, 130–120 млн. лет назад: раскрытие северной и южной Атлантики (Южная Америка и Африка еще соединены вдоль побережья Габона и Бразилии), отделение Индии от Австралии.

Туронский век позднемеловой эпохи, 94–90 млн. лет назад: отделение Африки от Южной Америки и Новой Зеландии от Австралии и Антарктиды.

Эоцен, около 55–50 млн. лет назад: отделение Шпицбергена от Гренландии (распад моста Де Гира между Европой и Америкой), соединение Европейской и Африканской плит, сближение Индии с Азией, отделение Австралии от Антарктиды.

Олигоцен, около 30 млн. лет назад: образование островной дуги между Северной и Южной Америкой, отделение Южной Америки от Антарктиды.

Барьерами изоляции служили также эпиконтинентальные моря. Наиболее важные из них — это Тургайский пролив в мелу — палеогене и позднемеловое море, пересекавшее Северную Америку от арктической Канады до Мексиканского залива. Эти тектонические процессы создавали и разрушали миграционные пути (для морских организмов имеет значение не только образование проливов или перешейков, но и связанное с ними изменение системы течений), служили мощными факторами дивергенции популяций и дифференциации биоты. Поэтому вполне оправ-

{66}

данно стремление согласовать схему филогенетического ветвления, или кладограмму, с последовательностью эпизодов дрейфа. Если крупная группа организмов встречается на всех континентах, то логично допустить, что ее предки расселились еще до дрейфа. Это дает минимальный геологический возраст группы. Затем отделение Северной Америки от Африки вызвало разделение на две ветви, Африки от Южной Америки — ветвление более высокого порядка и т. д. (рис. 11).

В. Хенниг — основатель филогенетической школы систематиков (кладизма) — ввел представление о сестринских группах — ветвях, расходящихся от одной точки на дихотомической кладограмме (Hennig, 1966). Предложенный им метод биогеографического анализа сводится к отысканию для каждого таксона сестринской группы на том же или другом континенте. Соотношение между дрейфом и ветвлением подчиняется правилам «прогрессии» (последовательность ветвления отвечает последовательности разделения континентов), «множественных сестринских групп» (ряды соподчиненных сестринских групп, обнаруженные на разных континентах, указывают на их соединение в прошлом) и другим (см. Asholock, 1974). Если сестринские таксоны распространены в пределах одной географической области, то и их предок, по-видимому, обитал здесь же. Такая группа рассматривается как монофилетическая (или голофилетическая), возникшая в результате единственной интродукции. В противном случае говорят о множественных интродукциях и географической парафилии или полифилии. Л. Брандэн, пользуясь этим методом, обнаружил, что сестринские группы новозеландских насекомых находятся в Южной Америке. Вместе они составляют сестринскую группу по отношению к южноафриканским таксонам. Африка, следовательно, утратила связь с остальной частью Гондваны раньше, чем Южная Америка и Новая Зеландия отделились от Антарктиды. Такая последовательность в общих чертах согласуется с геофизическими данными (Brundin, 1966).

Зная последовательность дрейфа, можно реконструировать кладистские отношения между таксонами (Crascraft, 1974). Например, африканские страусы составляют сестринскую группу по от-

ношению к другим нелетающим птицам Гондваны, позднее распавшимся на сестринские группы мадагаскарских эпиорнисов, австралийских эму и казуаров, новозеландских киви и моа, южноамериканских нанду (рис. 12).

Определение сестринских групп основано на синапоморфии — сходстве по немногим производным признакам. Хенниг и его последователи считают свой метод построения системы наиболее объективным, так как в его основе лежит реальный процесс филогенетического ветвления. Однако субъективный выбор апоморфных признаков и конвергенция неизбежно нарушают соответствие между гипотетической кладограммой и реальной филогенией. Следует учесть, что фактором дивергенции бы-

{67}

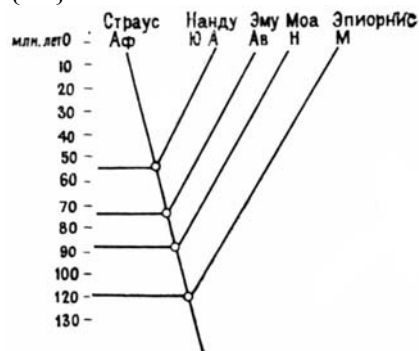


Рис. 12. Филогения нелетающих птиц Гондваны, основанная на последовательности разделения континентов

до не только разделение, но и соединение континентов. В географически разобщенных популяциях репродуктивная изоляция возникает как побочный продукт накопления генетических отличий. Она может не развиваться в течение многих миллионов лет. Географическая изоляция в этом случае не сопровождается кладогенезом. С другой стороны, у симпатрических популяций репродуктивная изоляция под действием дизруптивного отбора вырабатывается за несколько поколений. Конкуренция стимулирует экологическую и морфологическую дивергенцию. Например, виды *Anolis* на Антильских островах не имеют конкурентов, кроме представителей своего рода. Хотя острова колонизируют ящерицы разных размеров, все они, оказавшись единственным видом на острове, конвергируют к одной размерной категории. Однако если добавить еще два вида, то пищевая конкуренция ведет к дроблению экологических ниш и дивергенции размеров тела, которые соотносятся как 1 : 1.5 : 2 (у этих древесных ящериц размеры тела связаны прямой зависимостью с размерами добычи). Чем доступнее остров для колонизации и чем больше видов иммигрирует, тем резче морфологическая дифференциация в симпатрических комплексах. Таким образом, вопреки априорным представлениям, изоляция сопровождается конвергенцией, а соединение — дивергенцией. Этим, возможно, объясняется исключительное фаунистическое и флористическое богатство районов недавней коллизии плит: Центральной Америки и юго-западной Пацифики. Обсуждая значение линии Уоллеса, разделяющей два биогеографических царства, — Арктогею и Нотогею, Р. Шустер пишет: «В области „между Асса-мом и Фиджи" и между Японией и Тасманией — Новой Зеландией, в той области Тихого океана, которую и Смит (1967, 1970), и Тахтаджян (1969) считают „центром происхождения" покрытосеменных, или „колыбелью покрытосеменных" мы имеем аналогичные „центры разнообразия" других групп, включая юнгерманиевых (лиственных печеночников), мхов, папоротников и хвойных. Богатство фауны этой области хорошо известно.

{68}

Выдвигается тезис, что это исключительное изобилие возникло... в результате столкновения элементов двух богатых биот лавразиацкого и гондванского происхождения» (Schuster, 1972).

Некоторые исследователи полагают, что не только дивергенция филогенетических ветвей, но и общая дивергенция биот, степень их эндемизма зависит от давности изоляции и отражает последовательность дрейфа (Fooden, 1972). Дифференциация биоты отражена в биогеографических классификациях.

Существует несколько биогеографических систем. П. Дарлингтон выделяет три царства — Арктогею (Лавразия и Африка), Нотогею (Австралия с прилежащими островами) и Неогею (Южная

Америка). Это деление в основных чертах совпадает с фитогеографическим; хотя царства южного полушария флористически тесно связаны и вместе противостоят Арктогеи (такая ситуация сохраняется с позднего палеозоя: Красилов, Шорохова, 1975). Во всяком случае биогеографический рубеж высшего ранга — южная граница Арктогеи, проходящая на востоке по линии Уоллеса между островами Минданао, Калимантан и Сулавеси, а на западе южнее Мексиканского нагорья, близка к тектоническим границам сдвинувшихся в результате северного дрейфа Австралии и Южной Америки плит в эоцене и олигоцене. Островная дуга между Северной и Южной Америкой возникла в олигоцене на стыке Карибской и Восточно-Тихоокеанской плит. Панамский перешеек сформировался лишь в плиоцене. Таким образом, биогеографические царства не имели сухопутных связей в течение позднего мезозоя и большей части кайнозоя. С другой стороны, связи между областями и провинциями Арктогеи значительно древнее. Здесь выделяют Голарктическую (Евразия и Северная Америка), Эфиопскую (Африка к югу от Сахары) и Восточную, или Индо-Малайскую области. Граница Голарктической, Эфиопской и Восточной областей, проходящая южнее Сахары и азиатских пустынь, по Гималаям и долине Янцзы, близка к сутуре сомкнувшегося в течение позднего мела — эоцена океана Тетис. Африканская и Индийская плиты соединились с Евразией в начале эоцена. Берингийский мост между Палеарктической и Неарктической провинциями Голарктики находится в стороне от границы Азиатской и Северо-Американской плит. Давние сухопутные связи между ними (по крайней мере с мелового периода) лишь эпизодически прерывались во время трансгрессий.

Мы приходим к выводу, что ранг биогеографических подразделений тем выше, чем геологически моложе соединение континентов. Эта закономерность, по-видимому, отражает неуклонное сокращение эндемизма при нарушении изоляции. Биогеографическая иерархия отражает степень эндемизма — содержание таксонов, ограниченных в своем распространении только одной областью или провинцией, а также таксономический ранг этих эндемичных таксонов. Изоляция способствует сохранению древ-

{69}

них фаунистических и флористических элементов — палеоэндемов (некоторые из них реликты, однако эти понятия не совпадают, так как широко распространенные в прошлом реликты можно встретить в разобщенных районах: например, таксодиевые растут на западном и восточном побережьях Северной Америки, в Юго-Восточной Азии и в Новой Каледонии). При соединении континентов адаптивная радиация иммигрантов дает новые эндемичные таксоны — неоэндемы. В то же время иммиграция ускоряет вымирание палеоэндемов, которые по таксономическому рангу, как правило, выше неоэндемов.

Соответствие между кладогенезом и дрейфом нарушается влиянием климата, способностью организмов преодолевать водные преграды и политопным параллелизмом. Еще Дарвин отмечал зависимость берингийских связей от климатических условий: во время климатических оптимумов теплолюбивые животные и растения проникали в высокие широты и могли воспользоваться мостом Беринга. Дифференциация биоты Лавразии и Гондваны в значительной степени связана с историей разделявшего их океана Тетис. Однако не менее важными факторами были климатическая зональность и климатическая асимметрия полушарий. Независимо от расположения континентов, экваториальная зона всегда служила более или менее плотным фильтром для животных и растений внетропических областей. Для одних организмов основным препятствием были водные или топографические барьеры, для других — климатические. Сочетание тех и других было, разумеется, наиболее эффективным. Тем не менее биотические связи между северными континентами и Гондваной, по-видимому, никогда не прерывались полностью. Об этом свидетельствует проникновение таких типично гондванских животных и растений, как листрозавры и глоссоптериды, в Евразию. Здесь их положение было гораздо более скромным, чем в Гондване, что по крайней мере частично объясняется климатической асимметрией полушарий и связанными с нею биоценотическими различиями. Показательна в этом отношении история хвойных. Р. Флорин полагал, что основные группы хвойных северного и южного полушарий развивались независимо и что ограниченное взаимопроникновение состоялось лишь в плиоцене (Florin, 1963). Можно подумать, что история хвойных отражает дрейф континентов (хотя сам Флорин был далек от таких взглядов). Теперь, однако, мы знаем, что еще в палеогене «южные хвойные» росли в северном полушарии. Их вымирание на северных континентах и сохранение на южных объясняется усилившейся кли-

матической асимметрией полушарий и действием экваториального барьера, ограничившего расселение к югу таких северных групп, как сосновые и таксодиевые.

Дрифт позволяет датировать некоторые эволюционные события. Так, логично предположить, что расселение организмов с разорванными ареалами произошло до дрифта. Некоторые

{70}

исследователи считают, например, что цветковые растения появились до распада Пангеи, т. е. в перми или начале триаса. Однако достоверных находок цветковых в отложениях этого возраста пока нет. В подобных гипотезах, по-видимому, недооценивается способность наземных организмов преодолевать водные преграды. Конечно, морские воды препятствуют распространению всех обитателей континентов, кроме растений, плоды которых специально приспособлены к переносу течениями. В то же время расселение вплавь и перенос ветром (спор, мелких семян, насекомых), на дрейфующих стволах, «островах» тропической растительности, айсбергах и лапах птиц играет немалую роль (эти способы расселения описаны Ч. Дарвином и другими учеными). Многие исследователи, например, считали Тасманово море непреодолимым барьером для цветковых растений, так как на островах Новой Зеландии нет австралийских эвкалиптов и акаций (мы уже упоминали, что Новая Зеландия отделилась от Австралии в начале позднемиоценовой эпохи, до появления этих родов). Однако, по палинологическим данным, эвкалипты и акации в неогене успешно пересекли Тасманово море (поднятие Лорд Хау, возможно, служило промежуточным пунктом). Их исчезновение связано с изменением климата (Mildenhall, 1975).

Не следует также игнорировать возможность параллельной эволюции разобщенных дрифтом популяций. Сохранив значительную генетическую общность и находясь в сходных условиях отбора, эти популяции могут дать начало параллельным или конвергирующим рядам форм. Например, существует мнение, что азиатские и австралийские лягушки группы *Hyla* в действительности принадлежат разным семействам (см. Cracraft, 1974). Палеонтолог, работающий с неполно сохранившимися организмами, может быть легко введен в заблуждение конвергентным сходством. До сих пор неясно, что означают находки глоссоптерид в северной Азии и гигантоптерид в США: миграцию через Тетис и Тихий океан или конвергенцию. Трудно объяснить случаи так называемого географического параллелизма: сходства неродственных организмов одной области, обитающих в различных экологических условиях. Например, многие австралийские растения — представители различных семейств — имеют эвкалиптовый тип листа. Экологическая конвергенция в этом случае маловероятна. Полагают, что распространение определенных признаков может быть связано с переносом генетического материала вирусами (Went, 1971).

Филогенетическая классификация, следующая кладограмме, существенно отличается от традиционной, основанной на фенетических или «генетических» (т. е. филогенетически взвешенных фенетических) дистанциях, которые определяются не только давностью изоляции, но и скоростью дивергенции, зависящей от экологической ситуации. Например, хомяки, проникшие на Мадагаскар и в Южную Америку, заполнили здесь свободные

{71}

экологические ниши мышей, крыс, полевок, песчанок, сонь, хищных рыбоядных, морфологически конвергируя с ними. В Северной Америке адаптивная радиация хомяков была не столь значительной, так как во время их иммиграции здесь уже обитали полевки и насекомоядные (Воронцов, 1960). Этот пример иллюстрирует также формирование вторичных центров разнообразия. Первичные генетические центры видов и надвидовых таксонов распознают по ряду косвенных признаков, из которых наиболее важны следующие.

1. Геометрические центры ареалов. Дж. Уиллис сформулировал «правило возраста и площади» («age and area»): чем старше вид, тем больше его ареал (Willis, 1940). В биогеографии к этому правилу прибегают довольно часто, хотя совершенно ясно, что оно действительно лишь для молодых видов, ареалы которых еще не подверглись вторичным изменениям.

Потенциальный ареал определяется толерантностью вида, т. е. предельными для него значениями лимитирующих факторов среды (температура, влажность, эдафические условия для растений, глубина, соленость воды, освещенность, пищевые ресурсы для морских беспозвоночных и т. д.). Толерантность подчиняется некоторым экологическим правилам, из которых назовем «правило минимума» — общая толерантность снижается, если значение какого-либо фактора среды близко

к предельному (например, в условиях недостаточной влажности снижается устойчивость к низким температурам) и «правило критического времени» — в определенные периоды жизни (например, во время цветения) толерантность резко снижается (см. Odum, 1959). В результате реальные границы распространения вида, как правило, не достигают пределов его толерантности. Еще более значительные отклонения фактического ареала от потенциального обусловлены конкурентными отношениями.

2. Численность. Логично допустить, что условия, в которых вид возник, и в дальнейшем будут для него оптимальными. В этих условиях он достигнет максимальной численности. Однако фактический оптимум может значительно отклоняться от потенциального. Л. Г. Раменский (1938) различал конкурентно-мощные виды — виоленты и виды с невысокой конкурентоспособностью, устойчивые к неблагоприятным условиям — пациенты и эксплеренты. Лишь у виолентов фактический оптимум близок к потенциальному, тогда как пациенты нередко имеют высокую численность в условиях, далеких от оптимальных, но позволяющих избежать конкуренции. Некоторые растения сухих местообитаний ошибочно причисляют к ксерофильным: они гораздо лучше чувствуют себя в условиях достаточного увлажнения, если нет конкурентов.

3. Размеры. Увеличение размеров указывает на экологический оптимум, тогда как экстремальные условия нередко ведут к измельчанию. Впечатляющий пример измельчания в течение

{72}

немногих поколений — судьба поселений викингов в Гренландии, которые вынуждены были отказаться от земледелия и скотоводства из-за резкого ухудшения климата. У морских беспозвоночных карликовость обычно вызвана нарушением солевого, газового или температурного режима. Так, моллюски Черного моря обычно мельче представителей тех же видов, обитающих в морях с нормальной соленостью и газовым режимом. Причины измельчания не вполне ясны. Оно, по-видимому, сочетается с высокой плотностью популяций и катастрофическим отбором (Hallam, 1965). Увеличение размеров теплокровных животных в высоких широтах (правило Бергмана) связывали с терморегуляцией — пример *ad hoc* гипотезы, принятой за неимением лучшей. Пойкилотермные животные также иногда подчиняются правилу Бергмана (McNab, 1971). Плотность популяций и здесь, вероятно, — главный фактор.

4. Разнообразие. Н. И. Вавилов считал основной задачей хорологии выяснение «локализации основного первичного формообразовательного процесса вида, знание того, где данный вид находится в его основном потенциале в смысле системы разнообразия, установление области основной, первичной эволюции вида». Ареал может быть очень обширным, но основное разнообразие концентрируется в первичном генетическом центре. Например, овес повсеместно в Европе представлен двумя-тремя обычными разновидностями и только на севере Пиренейского полуострова обнаружен, по словам Вавилова, весь потенциал многообразия. Генетически полиморфные афганские и абиссинские популяции гороха мало изменчивы, и лишь скрещивание с рецессивными европейскими сортами выявило богатство их генофонда. Сейчас выясняется, что хромосомный полиморфизм имеет определенную географическую локализацию. В то же время центры полиморфизма не обязательно совпадают с центрами происхождения. Вавилов считал, что для выявления первичных и вторичных центров многообразия необходим глубокий анализ истории вида, миграционных процессов, конкурентных отношений и других факторов среды. Исследование генетического полиморфизма методом электрофореза (раздел II, глава 1) показало, что в тропиках полиморфизм, как правило, выше, чем в условиях сезонного климата. Аналогично глубоководные популяции более полиморфны, чем мелководные (Ayala, Valentine, 1974). Эти наблюдения указывают на связь уровня изменчивости с устойчивостью среды обитания и условиями отбора в целом.

5. Примитивные и прогрессивные признаки. Если условия в центре происхождения мало меняются, то центральные популяции сохраняют больше предковых черт, чем краевые, попадающие в новые условия отбора. Исходя из этого, исследователи ищут центры происхождения там, где сохранились наиболее примитивные представители группы. Как мы уже видели, центры происхождения могут быть одновременно цент-

{73}

рами наиболее интенсивного формообразования. Здесь возникают новые прогрессивные формы, а предковые оттесняются на периферию. В первом случае говорят о периферическом, или центрост-

ремительном формообразовании, во втором — о центробежном. В зависимости от того, какой из этих процессов преобладает, мы можем встретить в генетическом центре черты наиболее примитивной или, наоборот, наиболее прогрессивной организации. Н. И. Вавилов (1930) показал, что на периферии обычно обособляются формы с рецессивными признаками, тогда как доминантные признаки концентрируются в первичных очагах видообразования. Он отмечал и противоположные ситуации, когда доминантные признаки (например, доминантные фуркатные формы ячменя) появляются в периферических популяциях.

Трудно ожидать, что предки древних широко распространенных групп и сейчас живут в тех местах, где они появились: условия, способствующие формообразованию, редко совпадают с условиями, благоприятными для сохранения реликтов. Предки сумчатых, по-видимому, появились в Северной Америке (Lillegraven, 1974), а не в Австралии. Мезозойские проангиоспермы с наиболее развитыми признаками цветковых найдены в Сибири, тогда как самые примитивные из современных цветковых сохранились в юго-западной части Пацифики (Тахтаджян, 1970).

Дополнительная трудность состоит в том, что примитивные и прогрессивные формы распознаются на основании филогенетических гипотез, которые нередко противоречат друг другу. Сочетание близких диплоидных и полиплоидных форм — одна из немногих ситуаций, когда вопрос о предках и потомках решается однозначно (см. раздел II, главу 1). Диплоиды с ограниченным ареалом в окружении более широко распространенных полиплоидов называют патроэндемами. Они сохраняются в древних устойчивых растительных формациях. На границах климатических зон, в неустойчивых условиях, способствующих гибридизации, встречаются апоэндемы — эндемичные полиплоиды, граничащие с предковыми диплоидными формами (Stebbins, Major, 1965).

Конспецифичные аллополиплоиды могут возникнуть в нескольких разобщенных пунктах интенсивной гибридизации родительских видов. Такой политопный вид, строго говоря, не имеет центра происхождения. Политопное видообразование происходит также в результате обособления нескольких краевых популяций, имеющих общие признаки (подробнее об этом см. в разделе II, главе 3).

{74}

Глава 2. ХРОНОКЛИНЫ

Рассмотренные выше методы реконструкции филогении основаны на построении феноклин по различным признакам и гипотезах относительно их полярности, т. е. последовательности предки—потомки, которую можно рассматривать как хронологическую (предки должны были появиться раньше потомков). Иначе говоря, хронологические отношения определяются косвенно, с помощью филогенетических гипотез. В противоположность этому, находки биофоссилий в последовательных слоях геологического разреза дают возможность непосредственно установить хронологические отношения. Поэтому изучение стратиграфической последовательности не следует приравнивать к другим филогенетическим методам. Палеонтологические данные не только увеличивают морфологическое разнообразие, расширяют пределы варьирования и комбинирования признаков, но и контролируют гипотезы о полярности феноклин.

Вместе с тем утверждение, что палеонтологическая последовательность форм — это и есть филогения, едва ли справедливо. Хронологическую последовательность не следует отождествлять с филогенетической. Предки могут существовать одновременно с потомками или даже пережить их. Из-за случайностей захоронения и коллектирования остатки потомков можно найти в нижних слоях, а предков — в верхних. Далее, близкие формы, сменяющие друг друга в последовательных слоях геологического разреза, далеко не всегда связаны отношениями предок—потомок. Палеонтолог обычно сталкивается с двумя ситуациями: 1) хронологические отношения отвечают градационным (морфоклине) и 2) хронологические отношения не отвечают градационным (прерывистая последовательность). Первая интуитивно интерпретируется «как филогенетическая последовательность, вторая — как миграционная смена форм, не состоящих в близком родстве. В действительности отношения могут быть обратными: градационная последовательность включает представителей нескольких параллельных эволюционных линий или отражает миграцию звеньев географической клины; прерывистая последовательность отвечает квантовой эволюции. Рассмотрим эти ситуаций подробнее.

Сменяющие друг друга в последовательных слоях формы нередко демонстрируют однонаправленное изменение признаков, т. е. составляют хроноклину (Simpson, 1943). А. А. Борисяк (1946) указывал, что хроноклины чаще всего не соответствуют филогенетической последовательности предков—потомков, иллюстрируя лишь направленность эволюции тех или иных органов, которая могла быть общей для ряда параллельных линий. Например, первая филогения лошадиных, построенная Т. Хак-

{75}

сли и В. О. Ковалевским, включала четыре формы, не связанные непосредственным родством. Аммонитовые хроноклины, в которых В. Вааген (Waagen, 1864) различал последовательные стратиграфические расы — мутации (таков первоначальный смысл этого термина), по-видимому, объединяют представителей различных родов (см. Rensch, 1954). Классическая филогения плауновидных — редукционный ряд от высокоствольных палеозойских деревьев *Sigillaria* к триасовой *Pleuromeia* с неветвящимся стеблем высотой до 1 м и далее к меловой *Nathorstia* с очень коротким стеблем и современным травянистым *Stylites* и *Isoetes*, как выяснилось, не вполне соответствует хронологическим отношениям (остатки *Isoetes* обнаружены в триасе) и не подтверждается строением спорозонных органов (Krassilov, Zakharov, 1975).

Поскольку даже у наиболее полно изученных ископаемых организмов невозможно распознать все ветви и развилки родословного древа, ситуацию, показанную на рис. 13, следует считать скорее правилом, чем исключением: формы А, В, С, Д, образующие хроноклину, не связаны непосредственным родством (Schaeffer et al., 1972).

Р. Бринкман и Р. Кауфманн (Brinkmann, 1929; Kauffmann, 1934) подвергли сомнению традиционную интерпретацию хроноклин беспозвоночных в европейских разрезах как филогенезов. Общая направленность эволюции признаков прослеживается в ряду последовательно сменяющих друг друга видов кембрийских *Olenus*, однако поздние формы вида нередко демонстрируют более прогрессивное состояние признаков, чем ранние формы последующего вида. Кауфманн заключает, что смена видов в шельфовых морях — результат итерации более консервативного океанического филума (см. раздел II, главу 3).

Некоторые хроноклины, по-видимому, представляют собой смену экотипов, образующих географическую клину, в которой однонаправленное изменение признаков соответствует тому или иному градиенту среды (рис. 14). Например, многие виды представлены в высоких широтах более крупными формами (правило Бергмана). При прогрессирующем похолодании крупные формы будут мигрировать в низкие широты, замещая своих мелких сородичей. В конкретном геологическом разрезе такая смена форм образует хроноклину, симулирующую филогенетическое увеличение размеров (так объясняют, в частности, крупные размеры плейстоценовых млекопитающих; Rensch, 1954). Еще пример: люди современного типа (*sapiens*) сменили неандертальцев в Европе около 35 тысяч лет назад. Европейских неандертальцев считали непосредственными предками *sapiens*, однако на Ближнем Востоке (Джабель-Кафзех, Табун) и в Кении были видены черепа с признаками *sapiens*, геологический возраст которых более 40 тысяч лет. По-видимому, *sapiens* существовали одновременно с поздними неандертальцами, приспособленными

{76}

к суровым условиям у края ледника. Около 35 тысяч лет назад ориньякская раса *sapiens* проникла в Западную Европу, вытеснив неандертальцев или частично смешавшись с ними.

Хроноклины по артефактам древних цивилизаций или постройкам организмов (например, по домикам ручейников), отражающие изменение технологии и строительного инстинкта, в принципе не отличаются от морфологических: в конце концов, сами организмы — тоже «домики», построенные генами.

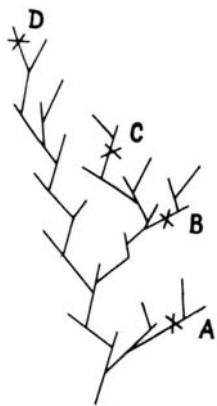


Рис. 13. Хроноклина A — В — С — D не отвечает отношениям предок—потомок



Рис. 14. Хроноклина отражает миграцию звеньев географической клины

Некоторые исследователи называют хроноклиной любое изменение признаков во времени (Schaeffer et al., 1972). Однако хронологическая последовательность далеко не всегда носит характер клины. В сущности, хроноклины иллюстрируют лишь отдельные эпизоды эволюционной истории, причем наиболее важным эволюционным событиям — возникновению новых типов организации, — как правило, соответствуют разрывы клинальной последовательности. Почти никогда не удастся проследить постепенный переход от одной крупной группы организмов к другой. Родословные деревья имеют как бы обрубленные основания. Некоторые объяснения этого феномена рассмотрены ниже.

НЕПОЛНОТА ЛЕТОПИСИ

Ч. Дарвин объяснял выпадение промежуточных звеньев неполнотой геологической летописи. Известно, что палеонтолог получает далеко не полную информацию об органическом мире прошлого. Лишь часть погибших животных и растений попадает в условия, благоприятные для захоронения, причем вероятность захоронения обратно пропорциональна удаленности их место-

{77}

обитаний от области аккумуляции осадков (Ефремов, 1950; Chaney, 1924, 1959; Schotwell, 1964). Потери информации происходят при погребении посмертного скопления организмов — танатоценоза и образовании ископаемого сообщества — тафоценоза. Они возрастают в ходе диагенеза осадка, когда тафоценоз превращается в ориктоценоз. Далее, потери при коллектировании зависят от обнаженности, доступности местонахождения, числа коллекторов и продолжительности полевого сезона. При работе с микрофоссилиями потери особенно велики и зависят от техники извлечения из породы. Часть коллекции оказывается неопределимой. Потери при определении связаны с нечеткостью диагностических признаков, неудовлетворительной классификацией, недостатком времени. И, наконец, значительная часть палеонтологических материалов остается, к сожалению, неопубликованной и, таким образом, потеряна для науки.

Мы не располагаем точными методами оценки полноты летописи. Дж. Симпсон полагает, что сохранилось приблизительно от 1 до 10% всех видов, из них описано от 1 до 10%, т. е. репрезентативность палеонтологических данных оценивается на видовом уровне всего в 0,01–0,1%. Конечно, потери на более высоких таксономических уровнях гораздо меньше, для отрядов репрезентатив-

ность, по-видимому, близка к 100%. К тому же потери крайне неравномерно распределены по группам организмов. У животных они происходят главным образом за счет бесскелетных форм, у растений — за счет травянистых.

Первая попытка конкретной оценки неполноты летописи была предпринята О. Геером (Heer, 1859), который рассчитал, что 920 описанных им миоценовых видов Швейцарии составляют одну треть всей флоры. Расчет основан на том, что в современной флоре того же района 2131 вид, а миоценовая флора была почти в два раза богаче (25 общих семейств содержат 152 современных и 253 миоценовых видов). Более достоверны оценки, полученные при сопоставлении экологически однотипных современных и ископаемых сообществ. Они показывают, например, что потери информации в олигоценовых мелководных сообществах с *Crassostrea* составляют около 75% (Lawrence, 1968). Эта цифра близка к полученной Геером.

На родовом уровне репрезентативность летописи в несколько раз больше не только для растений и морского бентоса, но и для наземных позвоночных. Так, плейстоценовая фауна Флориды, по-видимому, мало отличалась от современной. Число родов плейстоценовых млекопитающих составляет 63% от числа современных родов. Для разных групп млекопитающих получены следующие цифры, характеризующие репрезентативность ископаемой фауны: крупные наземные животные — 96%, мелкие наземные — 50%, древесные — 33%, летающие — 9%. Есть основания полагать, что в плейстоцене было меньше мелких млекопитаю-

{78}

щих. С учетом этой поправки репрезентативность плейстоценового комплекса оценивается приблизительно в 70%.

Полноту летописи можно оценить также по соотношению экологических групп. Например, в современных сообществах африканской саванны крупные хищники составляют 23%, травоядные — 30%, а в того же типа олигоценовых сообществах Северной Америки соответственно — 44 и 19% (Simpson, 1960). Очевидно, хищники представлены в захоронениях более полно.

Дифференциальное захоронение растений исследовали сопоставлением современной растительности с комплексами субфоссиальных остатков, извлеченных из почвы или современного аллювия (Красилов, 1972б). Основные факторы, увеличивающие вероятность захоронения, — это крупные размеры растения, сезонный листопад, транспортабельность листьев, семян и плодов, ветроопыление (в противоположность насекомопылению), химическая устойчивость оболочек пыльцевых зерен.

Полнота летописи отдельных геологических эпох зависит от распространения (общей площади выходов на поверхность) отложений каждой эпохи, скорости осадконакопления, степени метаморфизма и деформации пород.

От древних отложений к молодым число захоронений в целом возрастает, а доля морских захоронений уменьшается. Скорость осадконакопления, от которой в значительной мере зависит вероятность захоронения, в течение палеозоя, по подсчетам А. Холмса (Holmes, 1937), почти удвоилась и с триаса по плиоцен возросла еще в два раза.

Степень метаморфизма и деформации зависит от тектонической ситуации, но в большинстве случаев уменьшается вверх по геологическому разрезу. Метаморфизм, кливаж и другие деформации не всегда уничтожают остатки организмов, но они неизбежно ухудшают сохранность, затрудняют коллектирование и извлечение из породы микрофоссилий. Опираясь на эти закономерности, многие ученые постулируют увеличение репрезентативности летописи в течение фанерозоя. Однако действие позитивных факторов, по-видимому, компенсировалось экспансией жизни, ростом разнообразия и прогрессирующим усложнением экосистем. Рассмотрим эти негативные факторы подробнее.

В начале фанерозоя многоклеточные организмы обитали главным образом в шельфовых морях. Шельф — основная область аккумуляции осадков, и его население находится в наиболее благоприятных для захоронения условиях. Появление наземных и глубоководных организмов негативно сказалось на репрезентативности летописи, так как вероятность их захоронения меньше.

В ходе эволюции наземных организмов возрастала их независимость от воды и соответственно возможность заселения территорий, удаленных от седиментационных бассейнов. Появление древесных и летающих позвоночных, крайне скудно представ-

ленных в геологической летописи, еще больше увеличило ее неполноту. Повышение активности и развитие интеллекта также негативно влияли на вероятность захоронения (Simpson, 1960).

Известно, что видовое разнообразие связано обратной зависимостью с численностью видов. Увеличение разнообразия ведет к сокращению размеров популяций и, следовательно, чем больше видов, тем больше потери при захоронении. Обилие ископаемых остатков отражает не только большие размеры популяций, но и высокую продуктивность биоценозов. Наиболее продуктивны биоценозы с относительно простой структурой, тогда как усложнение структуры, удлинение пищевых цепей ведет к более полному использованию первичной продукции.

Таким образом, нет оснований для априорных утверждений, что летопись раннего палеозоя менее репрезентативна, чем кайнозойская, и не следует оправдывать этим обстоятельством плохую изученность первых этапов эволюции многоклеточных организмов.

Дарвин считал, что начальные стадии эволюции крупных групп не оставляют следов в геологической летописи из-за малых размеров и ограниченного распространения исходных популяций. По современным представлениям, мелкие популяции подвержены дрейфу генов, который ведет к обеднению генофонда и фиксации рецессивных аллелей. Предковые виды, напротив, характеризуются высоким полиморфизмом, свидетельствующем о богатстве генофонда. В древних центрах происхождения концентрируются доминантные признаки (Вавилов, 1930). По-видимому, крупные эволюционные сдвиги происходили в больших популяциях, и неполнота летописи не может быть единственной причиной выпадения промежуточных звеньев.

КВАНТОВАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

Альтернативное объяснение, предложенное Дарвином, состоит в том, что начальные стадии эволюции неадекватно отражены в летописи из-за их незначительной продолжительности. Дж. Симпсон (1948) полагает, что формирование новых групп высших таксономических рангов сопровождалось резким изменением адаптивного типа. Переходный период от одного адаптивного равновесия к другому относительно краток и характеризуется высокими темпами эволюционных преобразований. Это и есть квантовая эволюция, которая в сочетании с неполнотой летописи создает иллюзию внезапного появления уже вполне сформировавшейся группы. Однако палеонтолог нередко имеет возможность проследить длительное развитие признаков новой группы (например, признаков млекопитающих у пермских и триасовых териодонтов: Татаринов, 1975, или признаков покрытосеменных у мезозойских проангиоспермов: Красилов, 1975a) и все же затрудняется идентифицировать ее предка.

ЗАКОН НЕСПЕЦИАЛИЗИРОВАННОГО

Можно предположить, что эти затруднения связаны не столько с дефектами геологической летописи, сколько с предвзятыми представлениями, мешающими расшифровать ее смысл. Еще до проникновения в палеонтологию эволюционных идей Р. Оуэн и Л. Агассис считали, что наиболее древние представители группы имеют обобщенное строение. Оуэн называл такие формы генерализованными, а Агассис — профетическими. Позднее широкое признание получил так называемый закон неспециализированного, выдвинутый Э. Копом (см. раздел II, главу I): высокоспециализированные доминирующие виды — это тупики эволюции, и лишь «незавершенные» формы дают начало новым эволюционным линиям. Соответственно гипотетического предка наделяли исключительно неспециализированными, или примитивными чертами организации, сохранившимися у различных представителей исследуемой группы. При этом игнорировались такие общие закономерности эволюционного процесса, как различный уровень специализации органов (гетеробатмия) и обратимость развития отдельных признаков (раздел II, главы 1 и 4). Попытки опознать «синтетического предка» (так антропологи назвали реконструкцию предка современного человека, наделенного признаками австралийских аборигенов, тасманийцев и бушменов) среди ископаемых форм обречены на неудачу. А. Ромер пишет: «Приверженность этому убеждению (о необратимости эволюции — В. К.) затрудняет построение правдоподобной филогении для различных групп, по которым имеется обильный ископаемый материал, и во многих случаях наводит на мысль, что

последовательно появляющиеся представители группы не произошли друг от друга, а ответвились от невидимого ствола «неспециализированных» форм» (Romer, 1949, p. 109). В качестве примера он приводит филогению хоботных, построенную Г. Осборном (Osborn, 1936), где все формы, даже связанные морфологическими переходами, имеют различных гипотетических предков. Утверждение, что в начале эволюционных линий стоят неспециализированные формы, по Ромеру, носит апостериорный характер. Живя в мезозое, мы, вероятно, посчитали бы древнейших млекопитающих с их дифференцированными зубами и своеобразным способом вскармливания детенышей высокоспециализированными тупиками эволюции.

ПАХИФИЛИЯ

В некоторых случаях новая группа организмов уже в момент появления в летописи состоит из нескольких более или менее обособленных ветвей. Например, уже самые древние раннемеловые цветковые относятся к различным порядкам и даже подклассам. Традиционное объяснение — неполнота летописи начальных стадий эволюции, во время которых произошло обо-

{81}

собление ветвей,— трудно признать удовлетворительным. Диверсификация развивается в ходе приспособления к различным условиям обитания под влиянием внутригрупповой конкуренции и предполагает широкое распространение, а также значительную численность. Не случайно во многих группах появление и диверсификация разделены значительным промежутком времени (например, плацентарные млекопитающие появились в начале мелового периода, а основную диверсификацию претерпели в палеогене через 50 миллионов лет), понадобившемся для увеличения численности и экологической экспансии.

Таким образом, нет оснований думать, что диверсификации подверглись первые еще малочисленные представители новой группы, приуроченные к каким-то специфическим биотопам. Более вероятно, что мы имеем дело не с диверсификацией однородной популяции, а с изначальной гетерогенностью, отражающей генетическое разнообразие предковых форм. Пучок предковых генотипов образует как бы толстое основание родословного древа. Геслоп-Гаррисон назвал группы, имеющие «толстое основание», пахифилетическими (Heslop-Harrison, 1958). Это понятие включает в себя конвергенцию предковых линий (полифилию), их параллельное развитие (парафилию) и обмен генетической информацией (ретикуляцию) — процессы, которые мы рассмотрим подробнее в следующей главе.

Глава 3. ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ

Наиболее очевидный филогенетический процесс — это дивергенция, разделение популяций на репродуктивно изолированные группировки, дающие начало расходящимся эволюционным линиям. Филогенетическое древо отражает этот процесс. Однако многие исследователи пришли к выводу, что ни древо, ни любой другой простой граф не дает представления о филогенетическом процессе во всей его сложности, так как дивергенция сопровождается параллелизмом, конвергенцией и ретикуляцией.

ПАРАЛЛЕЛИЗМ

Общие производные признаки в различных эволюционных линиях возникают в результате гомологичного мутирования (параллелизм) или на негомологичной генетической основе (конвергенция). Многие исследователи отмечали параллелизм изменчивости близких видов. Ч. Дарвин установил эмпирический закон аналогичной изменчивости. Известно, что одна и та же адаптационная задача может быть решена различными способами. Так как отбор подхватывает первые из случай-

{82}

кающих «полезных уклонений», то параллелизм означает, что у различных видов первыми были одни и те же уклонения. Это противоречит неопределенному характеру изменчивости.

Э. Коп (Cope, 1887) писал о гомологичных сериях животных, подобных гомологам спиртов. Причину такой гомологии он видел в том, что виды переходят из одного рода в другой без изменения «видовых» признаков, меняются только «родовые» признаки. Поэтому разные роды содержат «одни и те же» виды (аналогично разные семейства — одни и те же роды и т. д.).

С развитием генетики появились неоднократные указания на совпадение мутаций гомологичных локусов. Смысл параллелизма проявился в результате исследований И. И. Вавилова, который показал, что гомологичные локусы в условиях генетической изоляции сохраняют одинаковый потенциальный набор аллелей. Параллелизм изменчивости связан с более или менее полной реализацией потенциальных аллельных состояний, зависящей от условий отбора. Иначе говоря, если у одного вида локус a имеет ряд аллельных состояний $a_1, a_2, a_3, \dots, a_n$, то можно ожидать, что у другого близкого вида будет обнаружен тот же ряд состояний гомологичного локуса, хотя в отдельных популяциях фиксированы лишь некоторые из них. Закон гомологических рядов позволяет предсказать находки в природе или возможность выведения в культуре недостающих членов ряда. Так, было предсказано существование безлигульной ржи, опушенной ржи, безостой твердой пшеницы, сои с гладкими бобами и т. д. (Вавилов, 1922). Последующие работы подтвердили связь параллелизма с гомологичным мутированием (Зоз и др., 1975).

У значительно дивергировавших видов гомологичные локусы находятся в существенно различной генетической среде, их полиморфизм не тождествен. Следовательно, полнота гомологических рядов позволяет судить о генетической близости сравниваемых видов. Популяции одного вида нередко имеют одинаковую частоту определенных аллелей даже в тех случаях, когда они полностью изолированы. Например, у колониальных бабочек *Euphydryas phaeton* с очень небольшой миграционной способностью обмена генами между локальными популяциями практически нет. Тем не менее частоты аллелей в разобщенных популяциях совпадают (Bussard, Vawter, 1975). У родственных видов также наблюдается совпадение аллельных частот, причем если частота аллеля изменяется клинально, то географические клины близких видов параллельны (Ayala et al., 1974). Исходя из этого, можно постулировать параллелизм хроноклин, так как изменение аллельных частот в ряду последовательно сменяющих друг друга популяций соответствует градиенту условий среды во времени и закономерно копирует географическую клину. Таким образом, параллелизм хроноклин — не частное явление, а общее правило, следующее из закона гомологических рядов. Сейчас это правило подтверждено таким обильным па-

{83}

леонтологическим материалом, что его универсальное значение не вызывает сомнений. Н. Ньюэлл и Д. Бойд (Newell, Boyd, 1975), изучая филогенез двустворок, пришли к выводу, что «филетическое ветвление включает в себя параллелизм, который должен проявиться во всех ветвях, отходящих от общего предкового ствола».

Признание параллелизма явлением не частного, а общего значения заставляет пересмотреть принцип монофилии, на котором зиждется филогенетическая классификация. Ранее полагали, что каждый таксон раздельнополых организмов ведет начало от одной пары особей (эти представления, вероятно, были порождены библейской легендой о Ноевом ковчеге).

Позднее монофилию трактовали как единство предкового генофонда, т. е. происхождение от одной панмиксной популяции. Однако благодаря гомологичному мутированию и параллелизму хроноклин признаки нового вида, как правило, появляются не в одной, а в нескольких популяциях. Аналогичный процесс идет и на более высоких таксономических уровнях. Правда, с увеличением генетической дистанции параллелизм становится менее четким, но и число признаков, определяющих таксономическую общность, сокращается. Таким образом, есть основания полагать, что подавляющее большинство таксонов представляет собой уровни развития — грады, по терминологии Дж. Хаксли, — независимо достигнутые параллельными эволюционными линиями. Дж. Симпсон и Э. Майр считают подобные таксоны монофилетическими, так как гомологичное мутирование не изменяет генетических дистанций (их понимание монофилии сильно расходится с общепринятым; В. Хенниг, в свою очередь, предложил нетрадиционную трактовку монофилетических таксонов: синапоморфные группы, включающие ближайшего общего предка; сейчас такие группы называют голофилетическими). Другие авторы (Тимофеев-Ресовский и др., 1969) называ-

ют грады парафилетическими таксонами. «Принимается, что такие «горизонтальные» роды чисто искусственны, но поскольку существует параллельная эволюция, горизонтальные стадии неизбежны, это «факты природы» (Huxley, 1942). Приведем примеры град различных таксономических рангов.

На рис. 15 иллюстрируется историческое развитие плиоценовых и плейстоценовых слонов Центральной Европы, представляющее, по словам В. Зоргеля, «эволюционный поток» (Entwicklungsström), в котором вся совокупность популяций (Formenkreis) исходного полиморфного вида *Elephas meridionalis* развивалась параллельно, одновременно дифференцируясь на лесной и степной экотипы. В начале плейстоцена эти экотипы имели мозаичное распространение, однако позднее, в связи с усилившейся дифференциацией растительности, они территориально обособились и приобрели значение самостоятельных видов — *E. antiquus* и *E. trogontherii*. В западных районах с более мягким

{84}

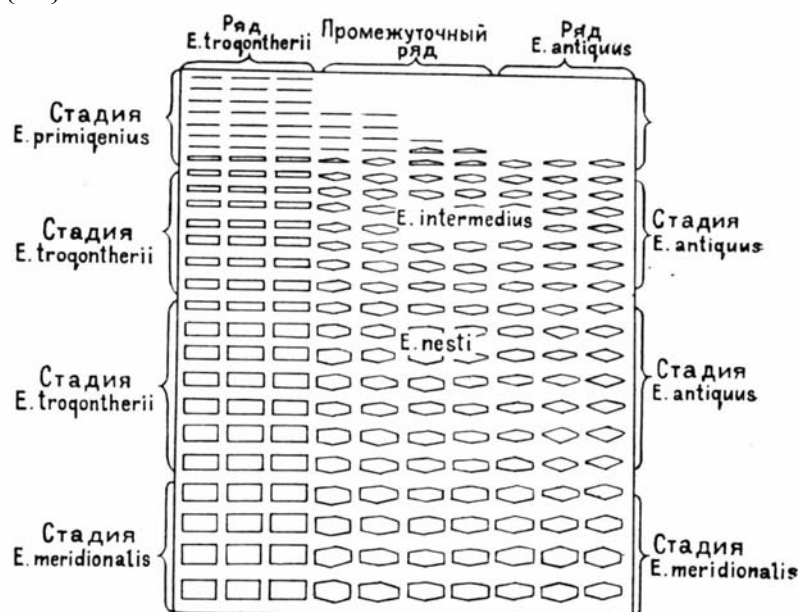


Рис. 15. Эволюция европейских слонов в плиоцене и плейстоцене, значки символизируют уменьшение высоты коронки коренных зубов (по Soergel, 1912)

климатом сохранились промежуточные формы. Здесь «*antiquus*» и «*trogontherii*» — лишь крайние члены вариационного ряда. Трогонтериевый слон дал начало специализированному степному виду *E. primigenius*, причем по строению моляров и некоторым другим признакам мамонт обнаруживает вторичное сближение с линией *antiquus*. В Индии плиоценовый эволюционный уровень представлен *E. hysudricus* (возможно, подвид *E. meridionalis*). В плейстоцене здесь также происходит обособление двух форм — *E. nomadicus* и *E. indicus*, — причем первая настолько близка к европейскому *E. antiquus*, что их можно рассматривать как расы одного вида, тогда как вторая тяготеет к группе *trogontherii*—*primigenius* (Soergel, 1912).

Большинство антропологов склоняется к мнению, что *Australopithecus*, *Homo erectus* и *Homo sapiens* — это грады. Неоднократно предпринимались попытки перестроить «горизонтальную» классификацию гоминид на филогенетической основе. Так, некоторые авторы относят «массивных» австралопитеков к роду *Paranthropus*, а «грациозных» — к *Homo* (*H. habilis*, *H. ergaster*), полагая, что они позднее отделились от общего ствола (Groves, Mazak, 1975). Другие расценивают формы «*robustus*» и «*gracile*» как проявление внутрипопуляционного полиморфизма (Wolpoff, Brace, 1975). Приблизительно так же обстоит дело и с градой *erectus*, куда входят яванские и африканские питекантропы, лантьянский и пекинский синантропы, атлантроп и

{85}

гейдельбергский человек. Одни авторы считают их разными видами, другие — расами одного вида. В любом случае не вызывает сомнений, что процесс гоминизации (Heberer, 1956), вероятно, охватывал ряд эволюционных линий. Позднеплейстоценовые находки на Ближнем Востоке (Та-

бун, Джабель-Кафзех), на Яве (р. Соло, Вадьяк), в Южной Африке (родезийский человек, боскоп) и другие позволяют проследить автохтонное формирование основных современных рас. Некоторые расовые признаки проявились уже на стадии *erectus*, но со временем морфологические различия, по-видимому, сглаживались под влиянием технического прогресса (Washburn, Howell, 1960).

Грады родового ранга неоднократно возникали и в эволюции лошадиных (рис. 16). Оligоценовая града отличается от эоценовой тремя функционирующими пальцами передних конечностей вместо четырех. В миоцене различные виды *Parahippus*, развиваясь параллельно, дали начало граде *Meryhippus*, которую делят на два подрода. От одного из них происходят различные гиппарионы, а от другого — *Pliohippus*, предок современных лошадей. Признаки *Equus* формировались параллельно в нескольких эволюционных линиях («эквизация»), принадлежащих разным под родам *Pliohippus* (Stirton, 1940).

Среди неогеновых ковылей *Stipidium* М. К. Елиашевич выделил два подрода — *Stipidium* s. s. и *Parastipidium*, демонстрирующие параллельные ряды эволюции зерновки. Другой род *Berriochloa*, отличающийся от *Stipidium* уплощенной зерновкой, параллелен ему по развитию ряда признаков (Elias, 1942). Число подобных примеров можно было бы значительно умножить. Еще более многочисленны примеры град высших таксоно-

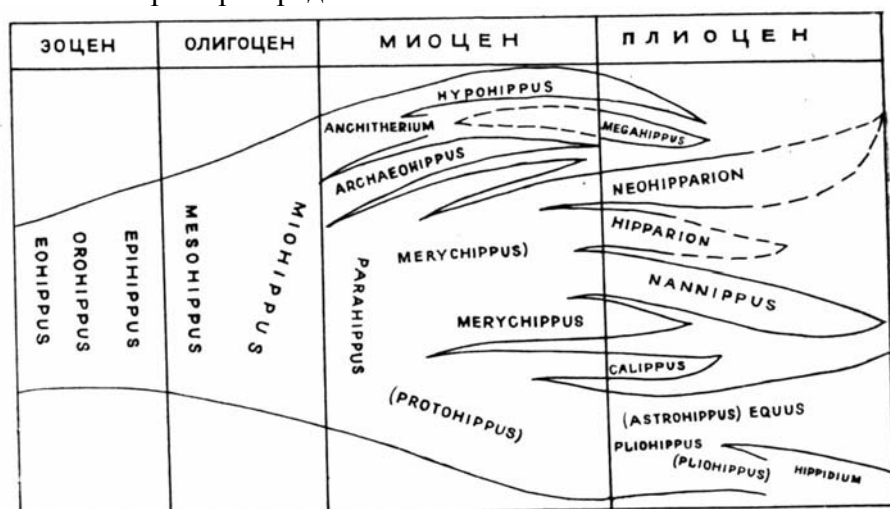


Рис. 16. Филогения семейства лошадиных (по Stirton, 1940)

{86}

мических рангов. Мы ограничимся тремя, относящимися к беспозвоночным, позвоночным и растениям. Ньюэлл и Бойд показали, что хронологически следующие друг за другом семейства двустворок Schizodidae (карбон), Myophoriidae (пермь–триас) и Trigoniidae (триас–ныне) представляют собой грады «тригонизации» замка. Схизодиды с примитивным замком дали начало пяти ветвям, в четырех из них развился более сложный миофориевый замок. Три линии, переходящие в мезозой, в середине триасового периода одновременно приобрели наиболее совершенное тригониевое строение замка (Newell, Boyd, 1975).

Процесс «маммализации» охватил несколько эволюционных линий зверообразных рептилий. В основных группах териодонтов параллельно формируются такие признаки млекопитающих, как верхние обонятельные раковины, трехбугорчатые коренные зубы, расширенные большие полушария головного мозга, мягкие губы и дополнительное челюстное сочленение. Триасовые цинодонты и бауриморфы приобрели полное вторичное нёбо и маммальную постановку ног. У них редуцировалось рептильное челюстное сочленение (рис. 17). Некоторые исследователи считают, что высшие териодонты были теплокровными и имели шерстяной покров. Древнейшие млекопитающие, появившиеся в позднем триасе, делятся на две группы, одна из которых дала начало сумчатым и плацентарным, а другая — триконодонтам, докодонтам, многобугорчатым и однопроходным. В этих группах независимо осуществлялся переход от двойного челюстного сочленения к одинарному. Л. П. Татаринев (1975) полагает, что маммализация продолжалась в течение всего мезозоя и лишь в кайнозое был достигнут телэнцефалический уровень развития головного мозга, характеризующийся резким расширением больших полушарий.

Характерные признаки цветковых растений независимо развивались в нескольких линиях мезозойских голосеменных. Дальше других по пути ангиоспермизации продвинулись кейтониевые,

чекановские и дирипалостехиевые (рис. 18). Их семена находились в капсулах, которые у кейтоники были сочными, как ягода, у чекановских распадались, подобно стручке, на две створки, у дирипалостехиевых вскрывались вдоль брюшного шва, как листовка. Они приобрели также приспособления для опыления, которые требуют покрытосемянность. Наиболее ангиоспермными были папиллозные рыльцевые пластинки чекановских, напоминающие примитивные рыльца некоторых современных цветковых. Уменьшение размеров семян в многосемянных капсулах, отчетливо выраженное у кейтониевых и чекановских, вероятно, сопровождалось характерным для цветковых ускорением развития женского гаметофита.

Термины гоминизация, маммализация, артроподизация (параллельное развитие экзоскелета по меньшей мере в двух линиях артропод: Cisne, 1974), ангиоспермизация довольно прочно

{87}

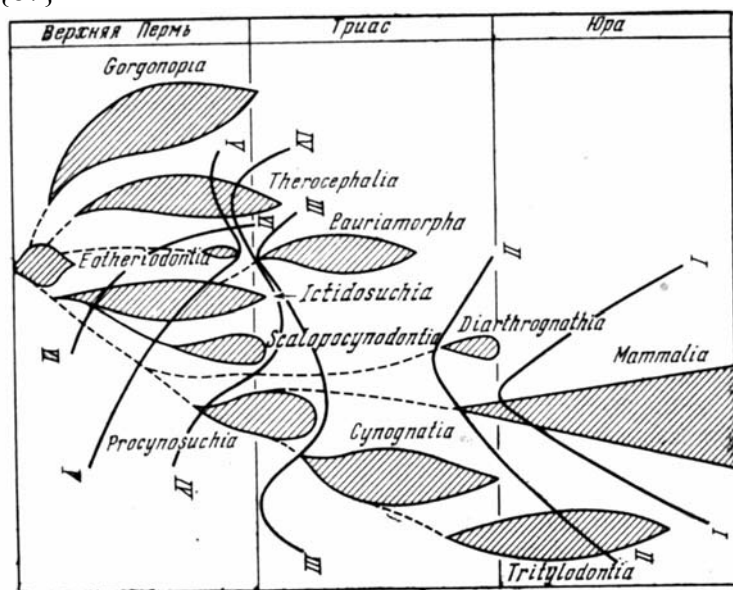


Рис 17. Маммализация териодонтов, последовательность появления в различных линиях верхних обонятельных раковин (VI), трехбугорчатых коренных зубов (V), умеренно расширенных больших полушарий головного мозга (IV), мягких губ (III), дополнительного челюстного сочленения (II), маммального среднего уха (по Татаринцеву, 1975)

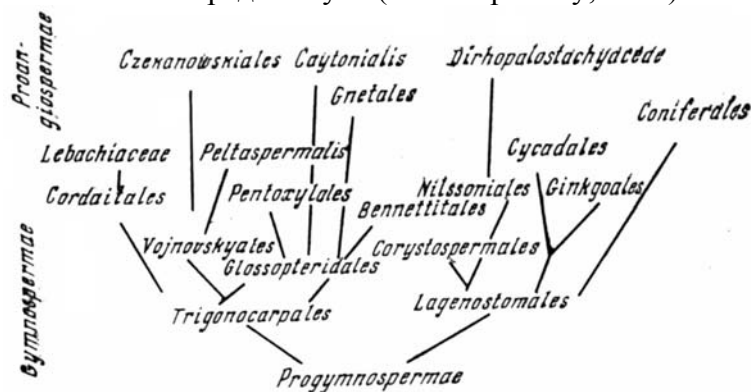


Рис. 18. Ангиоспермизация: признаки цветковых растений развиваются независимо в нескольких эволюционных линиях, выходящих на уровень проангиоспермов

{88}

вошли в литературу. Понадобятся, вероятно, и другие, например «динозавризация»: наметились две параллельные линии, разделившиеся на уровне текодонтов и ведущие к динозавровой граде (Thulborn, 1974).

Представление о градах как о горизонтальных уровнях на кладограмме не совсем точно, так как грады могут быть и вертикальными. Их формирование связано с особой формой кладогенеза — итерацией, или последовательным филогенетическим ветвлением, при котором ветви параллельны друг другу. После ветвления предковая группа продолжает существовать без серьезных изменений и через некоторое время дает вторую ветвь, развивающуюся в том же направлении, что и первая.

Этот процесс может повториться несколько раз. Хотя интервал ветвления исчисляется сотнями тысяч и даже миллионами лет, устойчивость генофонда консервативной предковой линии обеспечивает генетическую близость боковых ветвей, лежащую в основе их параллелизма. Несколько случаев итерации изучены современными методами популяционной генетики. Так, диплоидная, двуполовая раса бабочки *Solenobia triquetrella* переживала плейстоценовые оледенения в рефугиуме. В последовательные межледниковья она несколько раз давала начало диплоидной партеногенетической расе, распространявшейся вслед за отступающим ледником. На базе последней также итеративно возникла аутотетраплоидная раса (Lokki et al., 1975). На рис. 19 показана филогения североамериканских видов энотеры, возникших в результате итерации предковой линии, обитавшей в Мексике или Центральной Америке. Пять последовательных ветвей распространились по территории США в начале и конце плейстоцена. Каждая из них гибридизировала с предыдущими, давая самоопыляющиеся гетерозиготные по хромосомным перестройкам формы. Расы вида *Oenothera parviflora* обязаны своим происхождением двум последовательным эпизодам гибридизации.

Таксон, включающий боковые ветви итеративной филогении, представляет собой вертикальную граду. Таким таксоном считали *Gryphaea* — продукт интерации консервативной линии устриц, хотя возможна и другая интерпретация его филогенеза (Hallam, Gould, 1975). Приведем еще палеоботанический пример: юрские печеночники *Cheirorhiza* и *Laticaulina* и карбоновые *Hepaticites* (*Treubiites*) *kidstonii* и *H. lobatus* демонстрируют переход от радиального строения к дорсовентральному, слоевищному (Krassilov, 1973a). Обе линии, очевидно, берут начало от консервативного ствола с радиальным строением побега, сохранившего черты примитивной организации до наших дней.

Заметим, что деление град на горизонтальные и вертикальные зависит от выбора таксономических радикалов. Если вслед за Н. И. Григорьевым (1975) принять в качестве радикала раз-

{89}

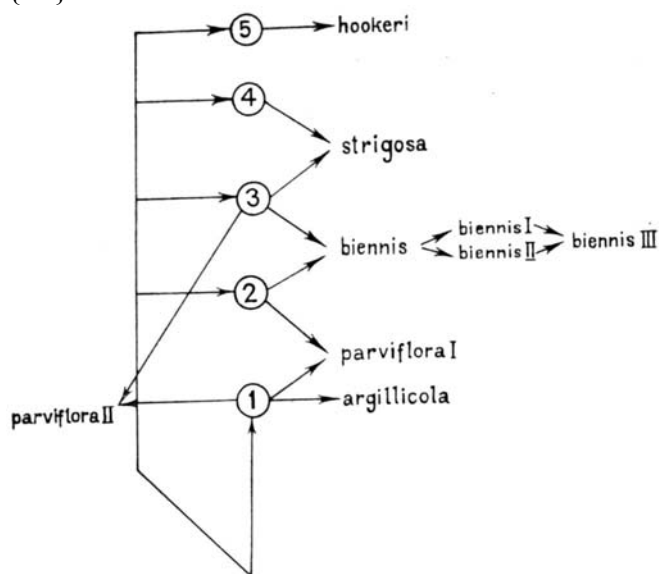


Рис. 19. Филогения североамериканских видов комплекса *Oenothera biennis* (по Levy, Levin, 1975)

меры клеток гомологичных тканей, то мы получим две группы позвоночных — крупно- и мелко-клетных, в каждой из которых параллельно развились морфофизиологические признаки рыб, амфибий, рептилий. А. А. Борисяк (1947) указывает, что разделившиеся в олигоцене ветви короткозубых и длиннозубых халикотериев развивались параллельно. Но если некоторые формы «пересекали» демаркационную линию между короткозубыми и длиннозубыми, то мы имеем не вертикальный параллелизм, а итерацию. Параллелизм в эволюции замочного края у брахиопод *Strophodontidae* и *Strophomenidae* можно объяснить итерацией (Cloud, 1948). Аналогично параллельные ряды зерновок *Stidium* и *Berriochloa* получают иное истолкование, если окажется, что рубеж между ними (определяемый вздутостью капсулы) не был абсолютно непреодолимым (Elias, 1942).

КОНВЕРГЕНЦИЯ

Когда производные состояния признаков отличаются меньше, чем исходные, говорят о конвергенции. Предполагается, что, в отличие от параллелизма, общие признаки при конвергенции развились на негомологичной генетической основе. Однако даже представители различных классов имеют гомологичные гены. Три рода брахиопод из разных семейств на рис. 20 демонстрируют удивительное сходство формы раковины, связанное с независимым развитием выростов мантийного края, вероятно, слу-

{90}

живших антеннами (Cloud, 1948; Макридин, 1964). Как параллельное, так и конвергентное развитие может идти сразу по ряду признаков. М. С. Гиляров (1975) перечисляет множество конвергирующих признаков позвоночных и насекомых: глаза, зрительные пигменты-родопсины, цефализация, непроницаемые покровы, урикотелия (выделение мочевой кислоты), погружение дыхательных поверхностей, внутреннее осеменение, клейдоические яйца и т. д. Угри по размерам и биохимическим характеристикам мозга отличаются от других костистых рыб, конвергируя с акулами, которые в этом отношении ближе к рептилиям и млекопитающим, чем костистые рыбы (Крепе, 1975).

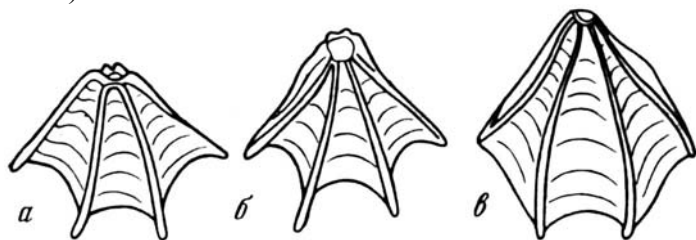


Рис. 20. Гомеоморфия раковины брахиопод

а — *Tetractinella*; б — *Cheirothyris*; в — *Cheirothyropsts* (по Макридину, 1964 и Rudwick, 1965)

Безногие ящерицы конвергируют со змеями не только морфологически, но и по этологическим признакам (совпадение поз угрозы и др.: Johnson, 1975). У палеозойских брахиопод описаны интересные варианты мимикрии — уподобление гальке, имитация иглами клешней артропод и др. У конкурирующих симпатрических видов развивается расхождение признаков за счет смещения экологических оптимумов («character displacement»). При удалении одного из конкурентов у оставшегося вида происходит «высвобождение» скрытой изменчивости («character release»). При этом он конвергирует с отсутствующими конкурентами. Так, некоторые виды трилобитов конвергируют с вымершими предковыми видами (Eldridge, 1974), что можно рассматривать как частный случай обратимости. Однако в нелимитирующих условиях симпатрия практически не конкурирующих видов ведет к конвергенции (MacArthur, Wilson, 1967; Grant, 1971). В смешанных стаях и стадах морфологическая и этологическая конвергенция повышает общую приспособленность и эффективность использования ресурсов. Устойчивость этих группировок обеспечивается социальной мимикрией — общностью территориального поведения. Стая, таким образом, выступает как один этологический вид.

{91}

К этой категории конвергенции близок описанный Н. И. Вавиловым (1967а) параллелизм изменчивости семян чечевицы и сорной вики: при сортировке семян происходит произвольный отбор форм вики с семенами, как у чечевицы.

О таксономической конвергенции, или полифилии, говорят в тех случаях, когда два или несколько таксонов дают начало одному таксону того же ранга. Полифилия обычна на высших таксономических уровнях: к примерам в разделе II, главе 3 добавим новые данные о полифилии устриц (Hudson, Palmer, 1976), амфибий (Carrol, Currie, 1975), хищных (Van Valen, 1969a). В разделе II, главе 1 мы уже упоминали о конвергентном сходстве древесных лягушек *Hyla wrightorum* и *H. regilla*, которых систематики считают подвидами одного вида. По иммунологическим и биогеографическим данным, они происходят от различных наземных видов (Maxon, Wilson, 1975).

«Перемычки» между эволюционными линиями образуются за счет гибридизации — скрещивания индивидов, принадлежащих генетически дискретным группировкам. Линней признавал гибридизацию единственным способом видообразования. Хотя большинство видов так или иначе решают задачу защиты своего генофонда от чужих генов, гибридизация — не только случайное преодоление барьеров изоляции, но и (в определенных условиях) специальный эволюционный механизм образования сложных надпопуляционных систем — сингамеонов. Одна из таких систем — полиплоидные комплексы, в которых гибридизирующие диплоидные виды играют роль опорных колонн, поддерживающих систему полиплоидов разного уровня пloidности. Другой вариант — это сегрегация и циклическая гибридизация экотипов, дающая исключительно полиморфный сингамеон (Тумаджанов и др., 1975). Такие системы в целом более устойчивы, чем обычные виды. Феноменальная устойчивость растительных сообществ Новой Зеландии, сохранивших «мезозойский» облик несмотря на многократные изменения климата в плейстоцене и ограниченную возможность миграции, объясняется очень широким развитием циклических гибридизационных процессов (в 120 родах морфологически дискретные виды гибридизируют) и повторной сегрегацией мезофильных фенотипов.

Эпизодическая гибридизация также имеет эволюционное значение 1) как механизм интродукции генов, дающих удачные генные сочетания при рекомбинации и 2) вследствие мутаторного эффекта (аллоплоидию также можно считать следствием мутаторного действия гибридизации).

В гибридных зонах идет интрогрессия — проникновение генов одного вида в генофонд другого (Anderson E., 1948; Бобров, 1972). При этом возвратные скрещивания происходят глав-

{92}

ным образом с особями более многочисленного вида, интрогрессия развивается преимущественно в одном направлении, поглощая малочисленный вид.

Другая возможность филогенетической ретикуляции связана с трансдукцией генетического материала. Явление трансдукции изучено на бактериях. Пол бактерий, способность производить такие антибиотики, как колицин, и некоторые другие свойства определяются генетическими частицами вирусного происхождения — фагами, утратившими в ходе эволюции способность взрывать бактериальную клетку. Эти частицы и связанные с ними свойства могут передаваться от одной бактериальной клетки к другой. Вирусы могут встраиваться в геном высших организмов. Встраивание во многих случаях не локуспецифично и вызывает мутации сразу во многих локусах (Маршак и др., 1975). Было высказано предположение о возможности вирусной трансдукции у высших организмов (Ravin, 1955). Р. Меррил, М. Гайер и Дж. Петричани провели эксперимент по трансдукции гена дефектным клеткам человека в культуре ткани с помощью бактериофага.

У ряда растений (*Zea mays*) известны подвижные контролирующие элементы, подавляющие экспрессию определенных генов (Brink, 1973; Fincham, Sastry, 1974). Они, возможно, имеют вирусное происхождение (существуют и другие гипотезы). Во всяком случае было бы ошибкой игнорировать «информационное окружение»: насыщенность почвы нуклеиновыми кислотами из корневых выделений, возможность обратной транскрипции экзогенной РНК, проникающей в клетку в функциональном состоянии, трансцессию бактериальной ДНК и вирусную трансдукцию (Кордюм, 1976). Ф. Вент объясняет вирусной трансдукцией так называемый географический параллелизм — распространение среди организмов какой-либо географической области признаков, не встречающихся или очень редких за ее пределами. Например, в Австралии эвкалиптовый тип листа встречается у растений из различных семейств, в других странах имеющих листья иной формы. Это явление трудно объяснить конвергенцией, так как австралийские виды с эвкалиптовыми листьями обитают в различных условиях. В палеозойской флоре Гондваны столь же обычен тип листа *Glossopteris*, который здесь сочетается с репродуктивными органами различного строения. В Ангарской области с близкими климатическими условиями глоссоптериевые листья очень редки, здесь преобладала «мода» на сульцитивные (с устьичными желобками) листья (Мейен, 1970). Вирусной трансдукцией иногда объясняют внезапное распространение скелетных форм в начале кембрия.

Несмотря на всеобщее значение параллелизма, появление всего комплекса признаков крупного таксона в каждой из параллельных предковых линий в ряде случаев представляется маловероятным. Например, в предковых линиях цветковых растений,

{93}

о которых мы уже говорили, параллельно развивается покрытосемянность, но другие признаки класса возникали лишь в отдельных линиях. Иначе говоря, признаки, составляющие синдром покрытосемянности, на ранних этапах эволюции были разбросаны среди предковых форм, образующих как бы общий фонд признаков. Способ их аккумуляций пока не вполне ясен. Не исключено, что филогенетическая ретикуляция в форме эпизодической гибридизации или вирусной трансдукции сыграла здесь определенную роль.

Глава 4.

НАПРАВЛЕННОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ

Б. Ренш (Rensch, 1954) считает важнейшим вкладом палеонтологии в теорию эволюции демонстрацию длительного развития в одном направлении. Действительно, палеонтологи описали множество хроноклин, из которых наиболее известны увеличение размеров тела, специализация зубов и конечностей в ряду *Eohippus—Equus* (и в аналогичных рядах носорогов и хоботных), разрастание рогов у *Megaloceras*, увеличение размеров раковины и закручивания створки в ряду юрских *Griphaea* (Trueman, 1922), увеличение размеров семян и сглаживания их скульптуры в ряду третичных *Stratiotes* (Chandler, 1923) и т. д. Интерпретация таких хроноклин как прямых эволюционных линий настолько утвердилась, что для многих эволюционистов понятия палеонтология и ортогенез стали почти синонимичными.

ОРТОГЕНЕЗ

Ортогенезом называют 1) однонаправленное изменение признаков, 2) филогенез без ветвления — каждый вид дает начало только одному дочернему, число видов с течением времени не изменяется, 3) предопределенность эволюции, 4) эволюцию путем наследственного закрепления модификацией. Таким образом, ортогенез — это таксономический или филогенетический феномен, философское объяснение эволюции и эволюционный механизм. Ортогенез совпадает с эволюцией в первоначальном значении этого термина (разворачивание по определенной программе). Так понимали эволюцию К. Боннэ, Э. Кант, Э. Коп, Т. Эймер и другие теоретики ортогенеза. Ортогенез у Копы и Эймера связан с параллелизмом онтогенеза и филогенеза: одни организмы реализуют меньшее, другие — большее число предопределенных онтогенетических стадий. Движущими силами ортогенеза считали стремление к заданной цели (Бэр, Тейар де Шарден и др.), стремление к совершенствованию, развитие сознания (архэстетизм Копы), наследование модификаций, связанных с функцио-

{94}

нальной нагрузкой (кинетогенез Копы), направленный отбор (ортоселекция Платте), замену модификаций генокопиями («эффект Болдвина») и т. д.

Нельзя не заметить, что современные теоретики ортогенеза (например, Russel, 1962) лишь варьируют доводы своих предшественников: оппозиция основным достижениям эволюционной генетики обрекла это направление научной мысли на загнивание. Так, Осборн называл аристокризисом появление генетической потенции, которая затем реализуется в ряду поколений как «долговременная адаптивная реакция». Он отрицал наследование модификаций, предпочитая ему эффект Болдвина (Osborn, 1934). Рассел повторяет мысль об адаптивной реакции как свойстве живого, но в остальном занимает более консервативную позицию, чем Осборн. Я думаю, что тотальное отрицание ортогенеза тоже не обогащает теорию эволюции.

Теория Болдвина была первой попыткой объяснить филогенез в направлении, заданном модификацией с позиций генетики. Модификации, по Болдвину, «обеспечивают выживание определенных животных, укрывая вариации, которые они представляют, от действия естественного отбора, и, таким образом, позволяя проявиться новым вариациям в том же направлении в последующих поколениях» (Baldwin, 1902, p. 137–138). Т. Морган и Дж. Хаксли писали о предпочтительной фиксации мутаций, сохраняющих определившуюся тенденцию развития. Ее поддерживают также канализация мутагенеза (многие мутации не отражаются на приспособленности оптимального фенотипа). В строго контролируемых экспериментах Уоддингтона отбор модификации «bithorax» в ряду поколений *Drosophila melanogaster* привел к значительному увеличению частоты

соответствующей генокопии — «генетической ассимиляции» (Waddington, 1953). Это явление объясняли постепенным увеличением экспрессивности первоначально не пенетрантного гена в ходе отбора по модификациям (Stern, 1959; Grant, 1971). Я думаю, что возможны и другие объяснения: 1) изменение активности гена в аномальных условиях способствует генной конверсии — переходу из одного аллельного состояния в другое; 2) повышение активности гена вызывает компенсационную реакцию других локусов (взрывную дубликацию повторов?); 3) смена изозимов в онтогенезе (Masters, Holmes, 1975; Morris et al., 1976) обрывается в аномальных условиях на ювенильной стадии. При повторении этого процесса в ряду поколений неконтролируемые отбором мутации ведут к утрате «взрослых» изозимов (эймеровский «эпистаз»). Генетическая ассимиляция здесь — не приобретение, а утрата.

В известных экспериментах Вейсмана пребывание 69 поколений дрозофил в темноте не отразилось на развитии глаз. Однако в этом случае традиционное возражение ортогенетиков, что продолжительность эксперимента недостаточна, может оказаться справедливым. В афотической зоне, где нет хищников, мутация

{95}

типа «eyeless» у микрофагов становится почти нейтральной, и частота ее фиксаций приближается к частоте возникновения. Так могли утратить глаза глубоководные трилобиты и некоторые современные артроподы (Clarkson, 1967).

Осборн считал, что 43 года «широких и интенсивных наблюдений» позволяют ему отвергнуть стохастическую теорию Эмпедокла (и Дарвина). Действительно, современные представления о хромосомном поле, ограниченности аллельных пространств, супергенах, лимитирующих рекомбинацию (Lewontin, 1973; Lima-de-Faria, 1976), сильно редуцируют роль случая.

Многие авторы объясняли ортогенез конструктивными ограничениями (ортогенез без ламаркизма, по Гольдшмидту). Такие ограничения перечислены в сводке Ренша (Rensch, 1954). В современных работах нередко встречается мысль, что эволюционные потенции определяются общими законами комбинирования элементов в упорядоченных множествах (Урманцев, 1968 и др.; Мейен, 19746). Филогенез можно описать как добавление новых элементов и последовательное изменение набора разрешенных комбинаций.

Одно из проявлений ортогенеза — увеличение размеров, которому Коп придавал значение общего эволюционного правила. Адаптивное значение увеличения размеров не вызывало сомнений, так как ему сопутствуют увеличение продолжительности жизни, репродуктивный успех, прогрессивное развитие органов защиты и нападения, аллометрический рост которых позитивно связан с размерами тела, увеличение общего числа клеток — необходимая предпосылка усложнения организации (например, мозга: Rensch, 1954). Сокращение поверхности тела по отношению к объему создает общую тенденцию к усложнению поверхности (Bower, 1930). Однако многие изменения ортогенетического плана трактовали как бесполезные или даже вредные, ведущие к вымиранию и, следовательно, развивающиеся вопреки отбору. Например, скручивание створки грифеи, по мнению А. Трумена, усиливалось до такой степени, что раковина теряла способность раскрываться. Увеличение размеров и веса рогов у *Megaloceras* и утолщение лобных костей у некоторых динозавров также рассматривались как самоубийственные тенденции. Многие эволюционисты вслед за Хаксли объясняли эти тенденции аллометрическим ростом: увеличение размеров тела или отдельных органов под действием отбора с сохранением аллометрических соотношений ведет к инадаптивному разрастанию других органов. Это объяснение нельзя признать удовлетворительным, так как отбор действует не на отдельные органы, а на весь организм, т. е. на всю систему аллометрических соотношений. Можно сказать, что отбираются именно аллометрические пропорции роста, поэтому сохранение таких пропорций вопреки отбору маловероятно.

Современные исследования проливают свет на загадки ортогенеза. При изучении филогенеза лейасовых *Gryphaea* с самого

{96}

начала были применены методы популяционной статистики, т. е. сопоставлялись характеристики не отдельных особей, а проб из последовательных популяций. Трумен характеризовал каждую пробу числом оборотов взрослой раковины, а последующие авторы — отношением длины створки к высоте у особей одной размерной категории. Эти критерии неудачны, так как размеры раковины

в ряду последовательных популяций увеличивались и особи одинакового размера принадлежали различным онтогенетическим стадиям. Поскольку в начале роста раковина плоская и скручивание в ходе онтогенеза возрастает, только сопоставление соответствующих онтогенетических стадий дает представление об эволюции формы.

Связь между размерами и формой носит аллометрический характер и выражается уравнением Хаксли $y = bx^a$. Сохранение формы при филетическом росте достигается сдвигом аллометрической кривой (изменением b), при этом одинаковую форму в последовательных популяциях имеют особи не одинакового, а разного размера. Можно рассчитать соотношение размеров x_1/x_2 , необходимое для сохранения формы в филогенезе. Сравнение ожидаемой величины x_1/x_2 с фактической покажет, изменилась форма или нет. С. Гулд выполнил такой расчет для *Gryphaea* и пришел к выводу, что форма в начале и конце хроноклины была одинаковой (рис. 21). Во всяком случае увеличение скручивания не было самоубийственным (Gould, 1972). Этот пример дает некоторое представление о трудностях, с которыми сталкивается исследователь при применении статистических методов. Недавно было показано (Gould, 1974), что соотношение размеров черепа и рогов у *Megaloceras* характеризуется аллометрической кривой. Это не значит, однако, что увеличение рогов вследствие филетического роста не имело адаптивного смысла. По-видимому, гигантские рога связаны с особенностями агрессивного поведения ирландского оленя, который в позе угрозы демонстрировал рога не с опущенной, а с поднятой головой. Утолщения лоб-

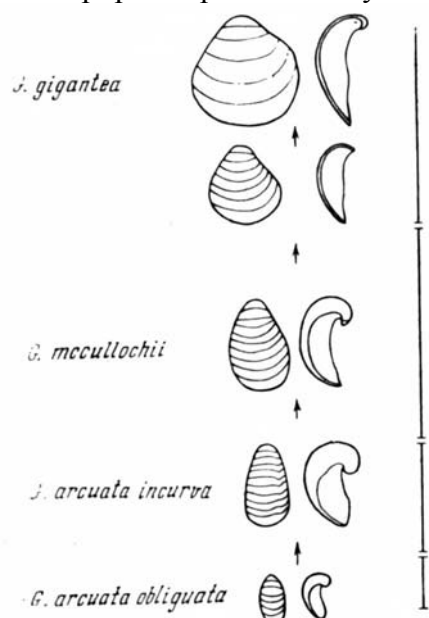


Рис. 21. Соотношение изогнутости, толщины и размеров раковины *Gryphaea*: на первых трех стадиях изогнутость и толщина створки не изменяются при увеличении размеров, на четвертой соответствует ювильной стадии предковых форм (по Gould, 1972)

{97}

ных костей у травоядных динозавров также, вероятно, связаны с половым отбором. Во многих случаях половой отбор ответствен за развитие признаков, бесполезных с точки зрения общей приспособленности. При изменении условий эти признаки могут сыграть роковую роль — отбор не обладает способностью предвидения.

Однонаправленное изменение условий отбора вызывает сдвиг адаптивной нормы, средние для вида значения метрических признаков могут со временем настолько измениться, что мы посчитаем необходимым выделить другой вид. Сохраняя направленность, этот процесс может дать ортогенетический ряд видов. Однако широко расселенный вид, как правило, состоит из подвидов и экотипов, обладающих определенными генетическими различиями. Однонаправленное изменение каких-либо общих факторов нередко сопровождается дифференциацией локальных условий (например, при увеличении сухости климата сплошные массивы тропического леса распадаются на острова, разделенные корридорами саванны), которая способствует дивергенции популяций, достигающих статуса самостоятельных видов. Таким образом, один вид дает начало двум или нескольким, происходит филогенетическое ветвление, или кладогенез. Даже классические ортогенетические линии обнаруживают ветвление. В эволюции лошадиных было по крайней мере две от-

четливо выраженные вспышки кладогенеза (см. рис. 16): в начале миоцена от *Mesohippus* ответвляются *Anchitherium*, *Hipohippus*, *Archaeohippus* и *Parahippus*. В плиоцене различные формы полиморфного рода *Merhippus* дают начало пяти родам (Stirton, 1940).

Один из немногих детально изученных палеоботанических примеров ортогенеза — эволюция семян телореза *Stratites*, описанных М. Чендлер из шести последовательных горизонтов верхнего эоцена—плейстоцена (Chandler, 1923). Кроме «основной» линии, ведущей к современному виду *S. aloides*, Чендлер выделяет еще «боковую» с иным расположением рубчика. Эти линии разделились, вероятно, в эоцене. В основной линии форма семян становится все более продолговатой, изогнутость уменьшается, киль с рубчиком удлиняется и переходит на вентральную сторону, скульптура сглаживается. Наиболее представительная выборка плейстоценовых семян обнаруживает значительный полиморфизм — от бугорчатых до совершенно гладких, как у современного вида. Здесь, таким образом, происходит не однонаправленное изменение всей популяции, а сокращение полиморфизма. Тем не менее создается впечатление, что общая тенденция развития сохраняется длительное время и не зависит от периодически меняющихся условий отбора. Вспомним, однако, что не все хроноклины отвечают ортогенетическим сериям (см. раздел II, главу 2). Смена форм в конкретном разрезе часто связана с миграцией популяций, образующих географическую клину. Хроноклины, основанные на более широких стратиграфических корреляциях,

{98}

обычно состоят из форм, принадлежащих различным эволюционным линиям. Палеонтолог склонен «идти на пролом», составляя хроноклину из немногих разрозненных находок. Так, по немногочисленным находкам ископаемых черепов в разных странах был построен филогенетический ряд предков человека, в котором объем мозга последовательно возрастает от 775 см³ у раннеплейстоценового питекантропа к 900 см³ у среднеплейстоценового представителя той же группы, 1075 (900–1200) см³ у несколько более молодого синантропа, 1325 см³ у сванскомбского человека (конец среднего плейстоцена) и 1300–1600 см³ у верхнеплейстоценового неандертальца. Однако ортогенетический характер этой последовательности нарушен находками древнейших черепов (2,8 млн. лет назад) в Восточной Африке объемом до 800 см³, олдувайского среднеплейстоценового питекантропа (*Homo erectus leakeyi*) с более крупным мозгом, чем у синантропа, лантьянского человека в Китае — современника среднеплейстоценового яванского питекантропа, но с объемом мозга всего 780 см³, и т. д. Приходится допустить, что линия развития была не прямой, а извилистой или что было несколько параллельных линий. Г. Хенигсмуэн полагает, что все ортогенетические линии — это спрямленные зигзагообразные линии (Hoenigsmoen, 1964).

«Закон» увеличения размеров, предполагающий ортогенетическое развитие этого признака, по видимому, не имеет общего значения. Исходные формы, как правило, не самые мелкие в своей группе: юрский археоптерикс во много раз крупнее колибри. В основании эволюционных линий семенных растений находилась низкоствольные деревья или кустарники (см. Красилов, 1972б). Таким образом, наряду с увеличением происходило и уменьшение размеров, причем преобладание того или иного направления отражает соотношение противоположных тенденций развития: повышения конкурентоспособности в устойчивых условиях (увеличение размеров, специализация) или репродуктивного потенциала в неустойчивых (ускорение жизненного цикла, измельчание). Смена эволюционных тенденций отчетливо выражена в четвертичном периоде: после плейстоценового гигантизма млекопитающих измельчание в голоцене. Не составляет исключения и эволюция лошадиных — классический пример ортогенеза: тенденция к измельчанию проявилась в нескольких ветвях. Карликовые лошади известны из миоцена (*Archaeohippus*), плиоцена (*Calippus*, *Nannippus*) и плейстоцена. Эволюция конечностей и зубов также не была однонаправленной на протяжении всей истории семейства. А. Ромер показал, что удлинение нижних сегментов конечностей по отношению к верхним, связанное со скоростным бегом, происходило неравномерно. В середине миоцена общая тенденция к удлинению сменилась на обратную (рис. 22). Расширение площади предкоренных зубов по отношению к коренным в целом носило ортогенетический характер,

{99}

однако изменение четвертого премоляра в ряду палеогеновых лошадей характеризуется следующими цифрами ($P_4/M_2 \cdot 100$): *Eohippus* — 53, *Orohippus* — 78, *Epihippus* — 78, *Mesohippus* (нижний олигоцен) — 99, *Mesohippus* (верхний олигоцен) — 54,7 (Romer, 1949).

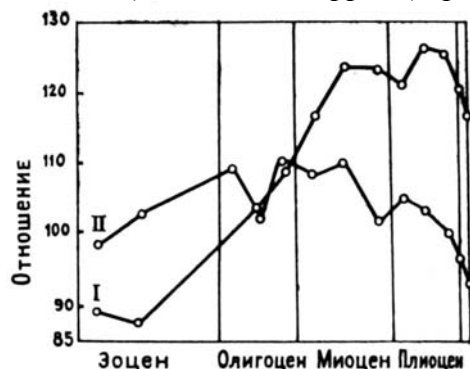


Рис. 22. Изменение отношения длины нижних и верхних сегментов конечностей (I — radius/humerus, II — tibia/femur) у видов лошадей из последовательных горизонтов эоцена — плейстоцена (по Romer, 1949)

Особенного внимания заслуживает изменение направленности эволюции, связанное с неогенозом, или фетализацией. Если ортогенетический процесс в течение некоторого времени развивался за счет последовательного изменения поздних онтогенетических стадий (анаболии), то задержка развития на все более ранних стадиях вызовет изменение признака в обратном направлении. Вернемся к *Gryphaea*. Первоначальное увеличение изогнутости створки при переходе от плоской раковины *Liostrea* к выпуклой *Gryphaea* приподнимает мантийный край над дном, предохраняя его от заиливания. В то же время уменьшение устойчивости раковины ставит предел закручиванию створки. В эволюции грифей был короткий период стабилизации формы при увеличении размеров, которое достигалось сдвигом аллометрической кривой — последовательные члены хроноклины приобретали одну и ту же форму при все более крупных размерах. В дальнейшем, однако, скорость изменения аллометрических соотношений превышала скорость увеличения размеров, так что раковина потомков уже не достигала того размера, при котором она приобрела бы форму раковины взрослых предков — развитие пошло по пути неогенеза (Gould, 1972). Тот же механизм, очевидно, ответствен за развитие пedomорфных признаков у других организмов. Например М. Н. Грамм (1973) продемонстрировал неогенетическое развитие мускула-замыкателя в нескольких эволюционных линиях остракод. Мы уже упоминали о неогенезе у аммоноидей, описанном А. П. Павловым как филетическое ускорение и О. Шиндевольфом как протерогенез (см. раздел II, главу 1). Таким образом, нет доказательств длительного однонаправленного развития.

Периоды ортогенеза были относительно кратковременными и контролировались, с одной стороны, изменениями условий отбора,

{100}

а с другой — потенциальным полиморфизмом генетической системы, ее ресурсами, открывающими возможность развития в определенном направлении. Когда ресурсы оказывались исчерпанными, направленность эволюционного процесса резко изменялась.

ЗАКОН НЕОБРАТИМОСТИ

Древние народы воспринимали существование как вечное повторение и пытались элиминировать время с помощью таких обрядов, как мумификация. Христианская теология отражала ассимиляцию идеи времени и понимание истории как однонаправленного движения после распятия, которое, впрочем, символически повторялось в обряде мессы. Декарт постулировал развитие Вселенной от хаоса к порядку, Кельвин и Клаузиус — рост энтропии в закрытых системах и прогрессирующее охлаждение Земли. Таким образом, закон необратимости органической эволюции отвечал господствующей идеологии и легко приобрел догматический оттенок.

«Ни один вид и ни одна группа видов не появлялись два раза», — писал Уоллес в 1855 г. Это, вероятно, первая формулировка закона необратимости. Дарвин, как всегда, более обстоятелен: «Форма кристалла определяется исключительно молекулярными силами, и не удивительно, что

разные вещества иногда принимают одинаковую форму; но в отношении живых существ мы должны иметь в виду, что их форма зависит от бесконечно сложных отношений, включающих изменчивость..., характер сохраняемых или отбираемых изменений, который зависит от окружающих физических условий и в еще большей степени от конкуренции с другими организмами, и, наконец, наследственность (тоже подверженную изменчивости) бесчисленных предшественников, у каждого из которых форма определялась столь же сложными отношениями. Невероятно, что потомки двух существенно различных организмов могли впоследствии конвергировать вплоть до идентичности всей их организации. Если бы нечто подобное случалось, мы встречали бы повторение одинаковых, не связанных генетически форм в широко разобщенных геологических формациях, однако факты большей частью противоречат такому допущению». Правда, потомки двух различных родов могли конвергировать в такой степени, что их отнесут к одному роду. Вторичное появление исчезнувшего вида, по его мнению, маловероятно даже при точном воспроизведении условий его существования, так как геологически более молодые формы в силу генетических различий по-иному приспособятся к этим условиям. Поэтому виды, последовательно занимающие определенную экологическую нишу, не вполне идентичны. В то же время не исключена возможность неоднократного возникновения конспецифичных форм от персистирующего предкового вида. Например, породе павлиньих голубей можно было бы вторично вывести от

{101}

их предка — каменного голубя, но не от другого вида голубей. Обращаясь к эволюции отдельных признаков, Дарвин выдвигает положение о реверсии давно утраченных признаков, которую, наряду с аналогичной изменчивостью, следует причислить к основным закономерностям эволюционного процесса. Один из примеров реверсий — эпизодическое появление у различных пород голубей окраски, свойственной скалистому голубю. Эта окраска (как и полосы на ногах лошадей) часто проявляется при скрещивании различно окрашенных пород, что, по словам Дарвина, связано с воздействием скрещивания на законы наследования (здесь он близко подошел к пониманию принципа расщепления аллелей).

Тенденция к воспроизведению утраченного предкового признака неопределенно долго сохраняется в ряду поколений. Такого рода латентные (скрытые) потенции, выявленные впоследствии многими исследователями, можно, по-видимому, объяснить способностью генетической системы к регенерации свойственного ей полиморфизма.

В целом Дарвин наметил несколько подходов к проблеме обратимости эволюции: он различал 1) неповторимость индивидов, 2) обратимость признаков (одна из основных закономерностей эволюции), 3) повторное возникновение вида (не исключается) и 4) обратимость при возврате к прежним условиям существования (частичная). Л. Долло (Dollo, 1893) утверждал невозможность возврата организма к состоянию, которое уже было пройдено его предками, даже при точном воспроизведении условий существования предков. Он объяснял необратимость тем, что точное повторение эволюционных изменений в обратном порядке невероятно. При пedomорфозе не происходит полной реставрации предковых состояний, так как онтогенез — неточное повторение филогенеза. О. Абель — ученик Долло — видел смысл необратимости в невозможности восстановления утраченных органов, тогда как А. Ромер, тоже учившийся у Долло (см. Габуня, 1974), считал, что к отдельным признакам этот закон неприменим (Romer, 1949). Классический пример обратимости признака — довольно частая встречаемость у современных рысей второго коренного зуба, утраченного кошачьими в миоцене и отсутствующего у всех плейстоценовых рысей (Kurten, 1964). Р. Бринкманн (Brinkmann, 1929) описал регулярную обратимость эволюции размеров и скульптуры раковины в параллельных линиях аммонитов. Утрата эндэкины пыльцевых зерен у голосеменных и вторичное ее развитие у цветковых (Doyle et al., 1975) — явление того же плана. Смена фораминифер *Cloboratalia miozea miozea* — *G. miozea conoidea* и затем повторное появление номинативного подвида в неогене Новой Зеландии (Scott, 1975) — один из многих примеров обратимости в современных палеонтологических работах.

Цукеркендл (Zuckerkindle, 1975) предпринял обстоятельный анализ обратимости на молекулярном уровне. Он указывает, что

{102}

при утрате галактозидазы у *E. coli* функция восстанавливается в результате нескольких мутаций, но новый фермент не вполне идентичен утраченному. Утрата и реставрация глобинов прослеживается в нескольких эволюционных линиях. Утрата структурных генов и регуляторных белков обратима, но нарушение полигенной системы контроля нередко сопровождается выпадением определенного процесса клеточной дифференциации. В этих случаях возникновение новой регуляторной системы более вероятно, чем реставрация старой, происходит субституция функции (кажется более вероятным, что субституция здесь — причина утраты, а не ее следствие).

Таким образом, в классических работах необратимость предстает как 1) эмпирическое обобщение свидетельств палеонтологической летописи, 2) экспериментальный факт (необратимость при восстановлении условий) и 3) теоретическое следствие изменчивости и отбора. В геологических разрезах те или иные биофоссилии нередко исчезают и появляются снова. Мы связываем этот феномен (как и «появление» целаканта или гаттерии) с миграциями или неполнотой летописи, а не повторным возникновением, опираясь на закон необратимости, так что эмпирическое обоснование необратимости чревато циркулярностью. В лабораториях была неоднократно продемонстрирована обратимость модификаций, изменения генных частот, результатов конкуренции и т. д. при обращении условий. Вообще говоря, тождество условий эксперимента определяют по тождеству результата, хотя в эквивиальных процессах одинаковый результат можно получить и при разных исходных условиях. В любом случае неидентичность результата указывает на неидентичность условий. В редакции Долло закон необратимости циркулярен, так как возврат к прежним условиям сам по себе противоречит этому закону. Чтобы вернуть голубя к условиям существования археоптерикса, следует превратить современную биосферу в юрскую. По закону необратимости, это как раз и невозможно. Тезис Долло о невозможности прохождения всех стадий развития органа в обратном порядке также несостоятелен: одна мутация, например, вызывающая полидактилию, обращает длительный процесс олигомеризации пальцев в эволюции лошади или морской свинки. Остается теоретическое объяснение Дарвина.

Обратимость предполагает определение идентичности, которое, в свою очередь, зависит от исследуемого уровня организации. Так, на уровне типов слон и мышь идентичны как представители позвоночных. Эволюция — это, в сущности, нарушение идентичности генотипов, их частот в популяциях, видов, высших таксонов, биоценозов и биосферы. Все эти уровни организации обладают гомеостатическими механизмами (канализация мутаций, харди-вайнберговское равновесие, внутривидовая изменчивость и т. д.), охраняющими идентичность. Идентичность низшего из исследуемых уровней можно считать абсолютной идентич-

{103}

ностью. Следует учесть, что законы, действующие на одном из уровней, не всегда действительны для другого. Если, например, необратимость эволюции генотипа носит статистический характер, то из этого не следует, что необратимость эволюции биосферы (имеется в единственном экземпляре) также статистическая.

Размножение генов (репликация), как и вирусов, дает огромное количество идентичных копий. Половое размножение вводит индивидуальную неидентичность как необходимое условие сохранения идентичности более высокого популяционного уровня. Рекомбинационная неидентичность зависит от насыщенности мутациями (каждая плодовая муха гетерозиготна в среднем по 8000 локусов). Поскольку мутации обратимы, необратимость мутационного процесса носит статистический характер и контролируется отбором мутаций на ферментном уровне. Исход конкуренции зависит от условий и обратим. Однородная проблема наследования модификаций, в сущности, сводится к замене обратимого изменения необратимым. Любое объяснение этого феномена включает время как решающий фактор.

При длительном сохранении условий результаты ортоселекции могут оказаться необратимыми, так как адаптации видов и их положение в экологической системе становятся с каждым шагом все более однозначными.

Мы приходим к выводу, что гомеостаз каждого уровня организации биологических систем поддерживается обратимостью на более низком уровне. Так, длительное сохранение аномальных размеров второго коренного зуба в последовательных популяциях пещерного медведя, несмотря на интенсивную элиминацию, обеспечивалось высокой частотой повторных мутаций (Kurten, 1958). Параллелизм многих эволюционных линий обеспечивает сохранение эволюционной тенденции

при вымирании некоторых из них. В целом, обратимость — это проявление гомеостатических свойств, а необратимость вводится нарушением гомеостаза более высокого уровня организации. И то, и другое — неотъемлемые черты эволюционного процесса. Регулярная обратимость и повторность в развитии признаков делает полифилетические таксоны — грады — «фактами природы», по выражению Дж. Хаксли. Что же касается видов, то политопное и полихронное видообразование за счет гибридизации (которая может быть воспроизведена в эксперименте), неоднократного обособления периферических популяций, обладающих общими особенностями (одинаковыми приспособлениями к экстремальным условиям, одинаковой частотой рецессивных аллелей и т. д.), итерации консервативных филумов — широко распространенный феномен (раздел II, глава 3, раздел III, глава 3).

По-видимому, необходимо разграничить таксономическую и эволюционную обратимость. Таксономическая обратимость предполагает точное воспроизведение предкового набора признаков и на основе значительно диверги-

{104}

ровавших генетических систем маловероятна. В эволюционном плане гораздо важнее обратимость тенденций развития. Экологическая формулировка закона необратимости, исключающая возврат к предковому состоянию при точном восстановлении условий обитания предков, в сущности лишена реального смысла, так как сам процесс эволюции биосферы исключает точную реставрацию условий прошлого. Приспособление рептилий к водному образу жизни не означает, что они «вернулись» к условиям обитания рыб. В конце концов, в воде обитают не только рыбы. Экологические ниши рыб ко времени появления ихтиозавров были уже заняты. Ихтиозавры вымерли до появления китообразных, которые, следовательно, обитают в условиях, оказавшихся неподходящими для ихтиозавров. Заслуга Л. Долло перед систематикой в том, что он продемонстрировал различия в строении панциря первично- и вторичноназемных черепах, в строении таза первично- и вторичночетвероногих динозавров и т. д. Его заслуга перед эволюционизмом в том, что он не менее убедительно показал обратимость эволюционных тенденций — реставрации панциря у черепах при возвращении на сушу, реставрации трехлучевого таза у стегозавров и трицератопсов, происходящих от двуногих форм, и т. д.

Филогенетическая школа систематиков часто прибегает к закону Долло при определении синапоморфии. Существующие методы построения кладограмм предполагают выявление «уникальных» признаков (Wilson, 1965), которые возникают лишь один раз после дихотомии предковой линии. В некоторых вариантах допускается вторичная утрата признаков (Le Quesne, 1975) или повторное возникновение без утраты (Camin, Sokal, 1965). Уникальные признаки обычно трактуются как сложные морфофизиологические синдромы, повторное формирование которых маловероятно: «Эволюционные шаги, подчиняющиеся закону Долло, распознаются по совпадению простых признаков, ассоциирующих со сложными (например, в случае руки совпадение числа пальцев, длины различных частей, наличия или отсутствия когтей и т. д.), именно такое совпадение дает уверенность» (Le Quesne, 1975). Мы уже отмечали (раздел II, глава 1), что конвергенция охватывает все функционально координированные признаки и повторение сложных синдромов не менее вероятно, чем «простых» признаков. К тому же мы обычно не знаем, какое число генов вовлечено в формирование того или иного признака. Нет никаких гарантий, что признак, квалифицируемый как «сложный» на морфологическом уровне, определяется большим числом генов (и, следовательно, требует совпадения большего числа мутационных событий для повторного возникновения), чем «простой». Единичной мутации достаточно для изменения большого числа метамерных органов: здесь нет соотношения один ген — один орган. В кодексах примитивных—прогрессивных признаков, простое состояние обычно трактуется как произ-

{105}

водное, т. е. упрощенное. Допускается, например, превращение двуполого цветка в однополый, но не наоборот (о дискуссии по этому вопросу, см. Heslop-Harrison, 1958). Такие допущения генетически неоправданны. Классификация по «уникальным» признакам снижает информативность и устойчивость системы (Ashlock, 1974).

Абсолютизация необратимости неизбежно ведет к признанию уникальности эволюционного процесса во всех его проявлениях, а уникальное не подчиняется никаким закономерностям. Толь-

ко повторяемость эволюционных явлений позволяет вывести эволюционные законы, в том числе закон необратимости.

ПРОГРЕСС

С необратимостью неразрывно связана проблема эволюционного прогресса, которой посвящены сотни работ. Под прогрессом понимается развитие организмов от низших к высшим, которое Ламарк облек в форму эволюционного закона. Постулируя неизбежность прогресса, Ламарк объяснял существование низших форм тем, что они появились недавно и еще не успели усовершенствоваться. В этом вопросе Ламарк явно отдавал дань предопределенности эволюционного развития. Наиболее глубокий анализ проблемы мы и на этот раз находим в трудах Дарвина. Он пишет, что дифференциация и специализация органов — лучшие критерии прогресса. Однако прогресс в этом смысле не универсален. Организмы, приспособленные к простым условиям жизни, сохраняют простоту организации, так как усложнение не дает им никаких преимуществ и может даже оказаться вредным — сложные структуры более чувствительны к изменению среды.

При вторичном упрощении условий некоторые органы оказываются излишними и редуцируются, организация в целом регрессирует. Возможность обходиться без сложного органа дает преимущество, так как уменьшает бесполезные затраты энергии. В онтогенетической последовательности, отражающей филогенез, организация не всегда повышается, например паразитические ракообразные устроены проще, чем их личинки (то же можно сказать и о свободно плавающих личинках прикрепленных организмов). В стратиграфической последовательности также далеко не всегда наблюдается смена низших форм высшими. Мезозойские головоногие моллюски более высоко организованы, чем современные доминирующие группы брюхоногих и двустворок. Трудность заключается в том, что морфологический критерий не всегда дает объективную оценку высоты организации. Прав ли Карл Бэр, считавший, что пчела выше рыбы? Этот вопрос оставлен без ответа. Есть, однако, другой критерий прогресса — успех в борьбе за существование. Дарвин, таким образом, различал две формы прогресса, которые А. Н. Северцов впоследствии назвал морфофизиологической и биологической.

{106}

Критериями прогресса Гете считал дифференциацию и соподчинение частей, Бронн — специализацию, сокращение числа гомологичных органов, погружение важнейших органов внутрь тела, централизацию, Плате — увеличение размеров, приобретение новых органов и функций, повышение энергетического уровня жизнедеятельности, Франц — энергетическую эффективность, интенсификацию функций, Ренш — усложнение, рационализацию (в частности, олигомеризацию), централизацию, пластичность (расширение нормы реакции), независимость от среды (автономизацию) и т. д. Большинство исследователей связывает прогресс с ростом численности и разнообразия или же (в морфологическом плане) с усложнением в сочетании с функциональной интеграцией (развитием нервной системы), активностью, энергетической эффективностью, независимостью от среды, гомеостазом (устойчивостью внутренней среды), заботой о потомстве, способностью к обучению и другими свойствами более или менее общего значения. Часть критериев носит откровенно антропоцентристский характер и непригодна для сопоставления различных эволюционных линий.

Многие эволюционисты вслед за Дж. Симпсоном (Simpson, 1956) полагают, что понятие прогресс имеет смысл лишь в применении к конкретным эволюционным линиям. По их мнению, можно говорить о прогрессе рыб или прогрессе насекомых, но не организмов вообще. Например, в эволюции амфибий прогресс заключается во все более совершенном приспособлении к жизни на границе двух сред, а не в приобретении рептилийных признаков, обеспечивающих независимость от водной среды. С другой стороны, Дж. Хаксли настаивает на разграничении специализации — повышения приспособленности к определенным условиям существования, ограничивающего эволюционные потенции, и общего или неограниченного прогресса — поднятия верхнего уровня биологической эффективности (понимаемой как независимость от среды и контроль над ней), воплощенного в доминирующих типах.

Прогресс, таким образом, заключается в смене доминирующих типов, и человек как последний известный нам доминирующий тип должен быть объективно признан вершиной эволюции. Я уже

отмечал (Красилов, 1973а и др.), что смена доминантов в рядах терапсиды—завропсиды—млекопитающие птероспермы—хвойные—цветковые носит обратимый характер и, следовательно, не всегда знаменует прогресс.

Ограниченность биологического критерия связана также с тем, что конкурентоспособность — не неизменный атрибут вида, она зависит от множества условий. Например, при 22° успех сопутствует одному виду дрозофил, а при 27° — другому. В перспективе успех того или другого вида зависит от направленности изменения климатических условий. Многие писали о тавтологичности формулы «выживание наиболее приспособленных» (MacArt-

{107}

hus, Wilson, 1967), и сторонники «биологического прогресса» еще усилили тавтологичность, полагая, что отбор всегда ведет к прогрессу. Дарвин же избежал тавтологичности, указав, что в зависимости от условий повышение приспособленности ведет к прогрессу или регрессу. Приспособленность имеет различный смысл в лимитирующей и нелимитирующей среде. При напряженных конкурентных отношениях приспособленность обеспечивается эффективностью использования ресурсов, в условиях сильной неизбирательной элиминации — устойчивостью к экстремальным условиям. Эти тенденции противоположны друг другу, так как устойчивость обеспечивается функциональной интеграцией, снижающей эффективность (Morowitz et al., 1964; Levins, 1968).

Повышение эффективности в ходе специализации сопровождается усложнением экологических систем. Сужение экологических ниш можно рассматривать как рост энтропии, поскольку положение вида в экологическом пространстве становится все более предсказуемым (уровень энтропии

$H = \sum_{i=1}^n P_i \log_2 P_i$, где P — вероятность состояния). Это плата за интеграцию системы высшего по-

рядка. Встречный процесс связан с нарушением экологического гомеостаза или прорывом в новую адаптивную зону и носит негэнтропийный характер. Выработка новых гомеостатических механизмов сочетается с ростом потребления энергии (человек потребляет в шесть раз больше калорий на единицу веса, чем другие млекопитающие: Veer, 1940). Высоту организации видов можно оценивать по потреблению энергии. Истощение энергетических ресурсов в конечном счете лимитирует «неограниченный» прогресс или аромофоз. Рост потребления энергии ведет к сокращению таксономического разнообразия (Стрельников, 1970; Grant, 1971), которое, вопреки теории «биологического прогресса», обратно связано с высотой организации.

Такие гомеостатические механизмы, как внутреннее оплодотворение, живорождение, теплокровность, как правило, возникали в нескольких эволюционных линиях, что гарантировало их сохранение. Эволюция адаптации, в отличие от филогенеза, была преимущественно аддитивной и вела к усложнению функциональной среды — обобщенного сигнала (Ляпунов, 1970), или суммы синергов — элементарных экологических связей. Усложнение адаптивного поведения равносильно повышению активности отражения среды, или росту информации (Сетров, 1975).

Организмы можно считать продуктом метаболизма генов, которые на заре жизни вступили в симбиоз с другими протобионтами (рибосомами). Стабилизация этой (как и всякой другой) системы требовала усложнения и дифференциации функций генов, увеличения информационной емкости генетической системы. Этот процесс открывает возможность оценки высоты

{108}

организации сопоставлением ДНК. Содержание ДНК возрастает от низших организмов к высшим, однако у риккетсий и микоплазм оно выше, чем у более сложных лактобацилл. У многоклеточных содержание ДНК коррелирует с объемом ядра, клеток, скоростью митоза и мейоза. Ускорение развития (например, у однолетников) сопровождается уменьшением размеров генома (Кордюм, 1976; Price, 1976). Чемпионы по содержанию ДНК — *Ophioglossum* среди высших растений, двоякодышащие рыбы и амфибии среди позвоночных — занимают отнюдь не самое высокое положение в системе. Увеличение генома за счет повторной ДНК не обнаруживает корреляции с функциональной сложностью. Изучение кинетики реассоциации позволяет установить размеры структурной части генома, состоящей из уникальных последовательностей. Общую длину уникальных нуклеотидных последовательностей считают мерой сложности генома (Britten, Davidson, 1971). Приведем цифры, характеризующие сложность генома пяти видов беспозвоночных (Goldberg et al., 1975):

<i>Aurelia aurita</i> (Scyphozoa)	4,7 X 10 ⁸ пар нуклеотидов
<i>Crassostrea virginica</i> (Mollusca)	3,8 X 10 ⁸
<i>Spisula solidissima</i> (Mollusca)	8,2 X 10 ⁸
<i>Cerebratulus lacteus</i> (Nemertinea)	7,7 X 10 ⁸
<i>Limulus polyphemus</i> (Arthropoda)	1,8 X 10 ⁹

Примечательно, что сложность генома *Limulus* того же порядка, что и у позвоночных, и на порядок выше, чем у других беспозвоночных. С другой стороны, геном *Spisula* в три раза сложнее, чем у *Crassostrea*, хотя по морфофизиологическим показателям они находятся на одном эволюционном уровне. Такие же несоответствия отмечены и в других группах. Мерой сложности генетического кода может служить также число различных фракций ДНК, выявленных методом реассоциации (Searcey, MacInnis, 1970).

{109}

Раздел третий

ПЕРИОДИЧНОСТЬ ГЕОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ И ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЗМОВ

Мы отмечали в разделе I, главе 3, что построение естественной стратиграфической классификации предполагает 1) периодичность геологических процессов и эволюции организмов, 2) хронологическое совпадение геологических и эволюционных событий и 3) каузальный анализ связи между ними. Ниже мы попытаемся показать, что эти предпосылки действительно существуют и выяснить уровень организации биологических систем, на который воздействуют геологические процессы. Нетрудно заметить, что различные школы эволюционистов расходятся в определении этого уровня: одни видят в геологических процессах фактор мутагенеза или модификационной изменчивости, другие — движущую силу сингенеза.

Глава I.

ТЕКТОГЕНЕЗ, ТРАНСГРЕССИИ, КЛИМАТ

Идея периодичности эволюции земной коры восходит к катастрофизму первой половины XIX в. и поддерживалась многими геологами более позднего периода (раздел I, глава 2). Наиболее полное воплощение она нашла в каноне глобальных фаз складчатости, разработанном Г. Штилле и его школой (Stille, 1936 и др.). Детальные исследования регионального плана выявили ряд несоответствий канону Штилле, и сама идея глобальных фаз складчатости подверглась резкой критике. Сторонники непрерывного тектогенеза (Gilluly, 1949 и др.) полагали, что в истории различных тектонических областей было мало общего. Однако новая глобальная тектоника постулирует динамическое единство системы плит литосферы. Движение отдельной плиты не может не отразиться на всей системе, хотя региональный тектонический эффект, разумеется, различен. Становится все более очевидным периодический характер тектонических и связанных с ними процессов (Хайн, 1964). Важная особенность геологических систем состоит в том, что при непрерывном воздействии их реакция носит скачкообразный характер. При неизменной скоро-

{110}

сти дрейфа выполаживание зоны Беньофа ведет к ее скачкообразному смещению (Le Pichon et al., 1973). Аналогично атмосферные условия изменяются нелинейно (Bryson et al., 1970). Эволюция магнитного поля, тесно связанная с тектогенезом, представляет собой последовательность квазистатических интервалов с короткими переходами между ними.

ТЕКТОГЕНЕЗ

Плитовая модель оперирует минимальным числом плит, необходимым для интерпретации относительных движений вдоль мобильных зон. При детальном изучении обнаруживается множество дополнительных плит. Так, Аденский рифт разделяет Сомалийскую и Арабскую плиты (не Африканскую и Евразийскую). Модель неприменима в тех случаях, когда плиты теряют жесткость (при коллизии континентов: Le Pichon et al., 1973).

При неизменном радиусе Земли расширение в одном месте должно компенсироваться поглощением литосферы в другом. Иначе говоря, хронологически совпадающие события имеют разный знак. Из этого, однако, не следует, что расширение Атлантики неизбежно сопровождается сжатием Уральского и (или) Тихого океанов и что аналогичные движения здесь смещены на период (Пейве, 1973; Руженцев, 1976). Расширение меридиональных поясов большей частью компенсировалось сжатием Альпийско-Гималайского пояса и сокращением литосферы между Камчаткой и Новой Зеландией (Le Pichon et al., 1973; Красилов, 1976а).

Трудности возникают при датировке начала расширения, так как ранние стадии рифтогенеза (континентальный рифт) сильно растянуты во времени. Коллизия континентов происходит гетерохронно: например, смыкание берегов Протоатлантики между Гренландией и Балтийским щитом произошло в позднем силуре, а между Англией и северными Аппалачами — в середине девона (McKerrow, Cocks, 1976). Некоторые другие процессы (см. ниже) также развиваются гетерохронно. Противоречия в датировках связаны также с различной интерпретацией событий, особенно в зонах поглощения. Так, офиолитовые комплексы, состоящие в типичном случае из трех зон — серпентинизированных гарцбургитов, габбро, базальтов и спилитов, в сопровождении кремнистых и карбонатных пелагических отложений, формируются как в рифтах срединноокеанических хребтов, так и в краевых морях (Miyashiro, 1975). Их возраст соответствует образованию новой океанической коры, тогда как меланжирование и водружение их обломков на континент свидетельствует о деструкции коры. Сжатие краевых бассейнов может сопровождать расширение океана. Можно предположить, например, что ордовикские офиолиты Аппалачей сигнализируют коллизию континента и островной дуги, не связанную с сокращением Протоатлантики (океана Япетус).

{111}

Хотя датировки тектонических событий не всегда точны, при их нанесении на шкалу геологического времени обнаруживаются хорошо выраженные сгущения. В фанерозое первое сгущение (около 700 млн. лет назад) приходится на начало венда. В ордовике (около 445 млн. лет назад) началось формирование офиолитовых комплексов прото-Атлантики, Уральской геосинклинали, прото-Пацифики (Корякское нагорье, Ханкайский массив, Кордильеры), Кавказа, Центрального Казахстана и Тянь-Шаня (Hailwood, Tarling, 1973; Смирнов и др., 1974; Александров и др., 1975; Churkin, McKee, 1974; Хаин, 1975; Голубовский, 1975; Макарычев, 1975; см. также библиографию к статье Красилова, 1976а). Эти геосинклинали испытали сжатие на рубеже среднего и верхнего девона, около 370–365 млн. лет назад. В это время возник офиолитовый пояс, протянувшийся от Кавказа до Памира (Хаин, 1975). Того же возраста офиолитовые пояса описаны в северном Иране и Анатолии (Flügel, 1972). На Урале первая фаза складчатости — зилаирский орогенез — началась в конце среднего девона (Иванов и др., 1973; Бородаевская, Кривцов, 1974; Смирнов и др., 1974).

Складчатые сооружения, обрамляющие северную Атлантику, — европейские каледониды, африканские мавританиды и акадские складчатые пояса Северных Аппалачей, возникли, в результате замыкания прото-Атлантического океана, которое прогрессировало с севера на юг и в основном завершилось к концу среднего девона (Smith, 1971; Mitchell, McKerrow, 1975). В Тихоокеанском поясе со среднедевонскими движениями связана консолидация Ханкайского массива в Приморье, верхняя граница офиолитового комплекса Корякского нагорья (Александров и др., 1975), орогенез Клатат в Кордильерах (Boucot et al., 1974).

Следующая фаза тектонической активизации приходится на раннекаменноугольную эпоху. Особенно широко распространены пренамюрские движения. На Кавказе с ними связано формирование системы надвигов Главного хребта, на Урале — второй этап расширения и развитие вулканизма, на востоке Азии, в Монголо-Охотском поясе — отмирание геосинклинального режима и заложение основных складчатых структур (Нагибина, 1963). Пренамюрский тектогенез проявился также в Европе и охватил Аппалачи.

Развитие позднепалеозойских геосинклиналей Герцинского пояса, Урала, восточной Азии и Кордильер в целом копирует ордовик—среднедевонский этап. Снова формируются системы островных дуг и краевых морей. В Тихоокеанском поясе они имели огромную протяженность. Пермские островные дуги Приморья, Индонезии (Katili, 1973) и Новой Зеландии (Waterhouse, 1975) формировались практически одновременно. Тектогенез в конце пермского периода (или в самом начале триаса) привел к замыканию прото-Тетис и Уральского океана. Основные континентальные блоки слились в Пангею. В азиатской и американ-

{112}

ской частях Тихоокеанского пояса на месте палеозойских геосинклиналей возникли складчатые сооружения. Распад Пангеи начался около 180 млн. лет назад. С этой датой связано раскрытие центральной части Атлантического океана между Северной Америкой и Африкой (Dewey et al., 1973), восточный дрейф Африки по отношению к Европе, формирование офиолитовых поясов в Динаридах и Карпатах, заложение Мозамбикского рифта, разделившего Гондвану на восточную и западную части. Расколу плит предшествовало образование грабенов, выполненных красноцветными и угленосными верхнетриасовыми отложениями, расположенных сейчас по обе стороны Атлантики (серия Ньюарк на побережье Мексиканского залива и ее стратиграфический эквивалент в Европе) (Bosellini, Hsu, 1973) и Пацифики (монгу-гайские отложения Приморья, свита Чинл на западе США).

Активизация движений в конце юры—начале мела (130–113 млн. лет назад, судя по имеющимся датировкам, но на самом деле, возможно, в более узком временном интервале) охватила все лабильные зоны и выразилась в раскрытии северной Атлантики между Лабрадором и Гренландией (Hallam, 1971; Johnson G. et al., 1972) и южной части океана между Южной Африкой и Фолклендским плато (Larson, Ladd, 1973), расширении Бискайского залива. Одновременно образуется Аденский рифт. В Альпах расширение в неокоме сменяется сжатием, которому сопутствует резкая смена фаций (Hawkesworth et al., 1975). Офиолитовый вулканизм Севано-Акеринской зоны Малого Кавказа относят к поздней юре (оксфорд—титон: Кузьмичева, Соколов, 1975). С этой же датой связывали формирование францисканского офиолитового комплекса Калифорнии, но недавние палинологические исследования скорее свидетельствуют о его ранне-меловом возрасте (Traverse, 1972). По-видимому, тектоническая активизация вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки совпала с расширением западной Пацифики (древнейшие осадки хребта Шатского и отделение Японских островов от континента датируют готеривом или ранним барремом: Krassilov, 1975b). В Новой Зеландии этим событиям соответствует орогенез Ранигата (Waterhouse, 1975).

В начале мела начинается расширение Индийского океана между разделившимися Африканской, Индийской и Австралийской плитами (Veevers et al., 1971; Kent, 1972; Graham et al., 1975). В целом в этот период были намечены основные глобальные структуры, определяющие современный облик планеты. Их развитие относится к более позднему этапу тектогенеза, начавшемуся в туронском веке (около 90 млн. лет назад) и прогрессировавшему в течение сенона.

Назовем следующие события, приуроченные к туронской—раннесенонской активизации (90–80 млн. лет назад): расширение северной Атлантики, отделение Южной Америки от Африки в районе Габона (90 млн. лет назад) (Reyment, Teit, 1972), ос-

{113}

новная фаза сжатия в северных Альпах (90 млн. лет назад) (Hawkesworth et al., 1975), замыкание геосинклинальных прогибов малого Кавказа (средний турон) (Сатиан, 1975), перерыв в меловом осадконакоплении на юге Индии (выше альб-нижнетуронской серии Утатур) (Sarkar, 1974), формирование колоссальной протяженности вулканического пояса Восточной Азии и синхронные вспышки вулканизма на западе Северной Америки и вдоль восточного побережья Австралии, отделение поднятия Лорд Хау и Новой Зеландии от Австралии (образование рифтов 94 млн. лет назад, расширение около 80 млн. лет назад) (Cunn, 1975).

В конце сенона темпы дрейфа возрастают. В это время Тихоокеанский пояс охвачен ларамийским орогенезом, в южном секторе Пацифики формируется Тасманово море, границы Индийского и Атлантического океанов приближаются к современным. В Альпах и Загросе ларамийский тектогенез (около 65 млн. лет назад) выразился в формировании шарьяжей, возобновившемся в позднем эоцене. В конце мела происходит расширение Аденского и Красноморского рифтов. Около 55 млн. лет назад Индийская плита пришла в соприкосновение с остальной частью Азии (Graham et al., 1975). Индийский флишевый бассейн сомкнулся в течение эоцена (Stoneley, 1975). Почти одновременно (53 млн. лет назад) Африка соединяется с Евразией (скорость восточного дрейфа этих континентов в дальнейшем совпадает). Несколько позднее (50 млн. лет назад) (McKenna, 1972) расширение между Гренландией и Шпицбергенем завершает отделение Евразии от Северной Америки. К дате 55 млн. лет назад приурочено отделение Австралии от Антарктиды.

Позднеолигоценовая—раннемиоценовая (около 26 млн. лет назад) фаза сжатия проявилась повсеместно в широтных складчатых поясах от Средиземноморья до Гималаев. Ей соответствует по времени фаза расширения афро-арабских рифтов (Казьмин, 1974). В это время изменилось направление дрефта Тихоокеанской плиты, вызвавшее тектонические перестройки на ее границах с Азиатской, Индийской, Северо-Американской и Карибской плитами (при движении плиты над фиксированным «горячим пятном» возникает цепочка вулканических островов или подводных гор; в Тихом океане изгиб Гавайско-Императорской цепи свидетельствует об изменении направления дрефта; возраст вулканитов западной оконечности Гавайской цепи 26–27 млн. лет).

На стыке с Азиатской и Индийской плитами формируется современная система островных дуг и глубоководных желобов, происходит расширение Филиппинского бассейна. Оживление поперечных разломов вызвало изгиб Японской дуги (сдвиг по срединной тектонической зоне) и орогенез Кайкоура в Новой Зеландии (Uyeda, Miyashiro, 1974; Brothers, 1974). На северной границе с Американской плитой возникает Курильская дуга. Со

{114}

сложным взаимодействием плит в районе Калифорнийского побережья связано поднятие и вулканизм береговых хребтов (Каскадный орогенез) (Dott, 1969), расширение Калифорнийского залива, надвигание невадийской толщи на офиолитовый францисканский комплекс с образованием меланжа, сдвиговые движения по разлому Сан-Андреас (Ernst, 1969; Atwater, 1970; Barbat, 1971; Maxwell, 1974). На стыке Восточно-Тихоокеанской и Карибской плит в олигоцене и миоцене возникают вулканические островные дуги, соединившие Северную и Южную Америку. К этому же времени относится отделение Южной Америки от Антарктиды.

Таким образом, периоды активизации в ордовике, конце среднего девона, раннем карбоне, на рубеже перми и триаса, в начале юры, на рубеже юры и мела, в туроне, позднем Маастрихте — датском ярусе и в начале миоцена следовали друг за другом с интервалом около 30–50 млн. лет. По данным В. Г. Казьмина (1974), вспышки рифтогенеза повторялись через каждые 40 млн. лет. А. А. Пронин (1973) устанавливает приблизительно такую же периодичность фаз альпийского цикла (раннекиммерийская: рэт—лейас, 193–170 млн. лет назад; позднекиммерийская: титон—готерив, 139–118 млн. лет назад; австрийская: альб—турон, 106–88 млн. лет назад; ларамийская: маастрихт—эоцен, 70–49 млн. лет назад).

Общая закономерность развития подвижных поясов заключается в однонаправленном смещении тектонических зон и вулканизма. Миграция тектогенеза и вулканизма к востоку описана на Урале (в ордовике—девоне), Сихотэ-Алине (поздний палеозой, поздний мел), в Кордильерах (поздний мел), на востоке Австралии (поздний мел) и других меридиональных поясах (Красилов, 1972в, 1976а). То же направление миграции сохранилось в кайнозое на западе США и в Байкальской рифтовой зоне (Николаев, Солоненко, 1975). В широтных поясах наблюдается смещение тектонических зон с севера на юг (Хаин, 1975). Такого рода смещение обычно служит доводом против глобальных фаз тектогенеза (даже в пределах одного пояса движения не синхронны, что же говорить о разных поясах?). В действительности параллелизм миграции тектогенеза и вулканизма в разных поясах — лучшее свидетельство их сопряженного развития.

ТРАНСГРЕССИИ

Давно установлена региональная цикличность трансгрессий и регрессий. Многие исследователи писали также о талассократических и теократических эпохах. Зюсс назвал эвстатическими колебаниями изменения уровня Мирового океана, дающие повсеместно синхронные трансгрессии и регрессии. Он считал общим правилом опускание континентов во время орогенеза в геосин-

{115}

клиналях. По Штилле и Умбгрову, «закон» Ога — это скорее исключение, а не правило (Umbgrove, 1939). На построенной этими авторами кривой эвстатических колебаний пики трансгрессий приходятся на рубежи всех периодов. Наиболее значительные регрессии показаны на границе силура и девона, перми и триаса, мела и палеогена. Они совпадают, соответственно, с арденской, лфальской и ларамийской фазами складчатости. Данные А. Л. Яншина (1973), а также Н. Флемминга и Д. Робертса (Fleming, Roberts, 1973) подтверждают эту закономерность (рис.23). По

подсчетам Холлэма (Hallam, 1963), каждая трансгрессия начиная с маастрихтской захватывала меньшую площадь, чем предыдущая (кроме, может быть, максимальной среднеэоценовой). Максимальные регрессии на рубежах мела и палеогена, миоцена и плиоцена и в плиоцене—плейстоцене чередуются с менее отчетливыми пиками в позднем эоцене—раннем олигоцене, позднем олигоцене, на рубеже среднего и позднего миоцена. Гляциоэвстатические циклы имеют амплитуду около 100 м, тогда как амплитуда колебаний с периодом около 20 млн. лет достигает 250 (Hallam, 1963) или даже 1000 м (Fleming, Roberts, 1973).

Умбгров (Umbgrove, 1939) задавался вопросом, не связаны ли мировые трансгрессии в перми—начале триаса и конце мела—начале палеогена с образованием новых океанов? Однозначного ответа на этот вопрос нет и сейчас. В одной из моделей поднятие срединноокеанических хребтов во время дрефта уменьшает объем океанических впадин, вызывая трансгрессию. Однако топография быстро и медленно расширяющихся бассейнов не подтверждает прямой связи скорости дрефта с высотой хребтов. Новая океаническая кора постепенно опускается, причем сохраняются постоянные отношения между глубиной, расстоянием от рифта и возрастом коры. При ускорении дрефта изостатическое уравнивание новой коры, вероятно, приведет к общей регрессии. Можно предположить также, что первоначально приподнятые края континентов по обе стороны раздвига испытывают опускание, выпадая из общей тенденции.

Представление о прямой зависимости между ускорением дрефта, трансгрессиями и скоростью седиментации сложились в результате изучения окраин раздвинувшихся континентов, где охлаждение и уменьшение мощности континентальной коры ведет к опусканию и образованию серии седиментационных бассейнов, ограниченных трансформными разломами. Эти процессы хорошо выражены на юго-востоке Австралии (Gunn, 1975), в Средиземноморье и на севере Европы, где блоковая тектоника и образование лейасовых эпиконтинентальных морей сопутствовали первым стадиям расширения Центрально-Атлантического и Средиземноморского рифтов около 180 млн. лет назад (Sellwood, Jenkins, 1975).

Значительная скорость погружения в начале дрефта маскирует эвстатические колебания. Они, по-видимому, более отчетли-

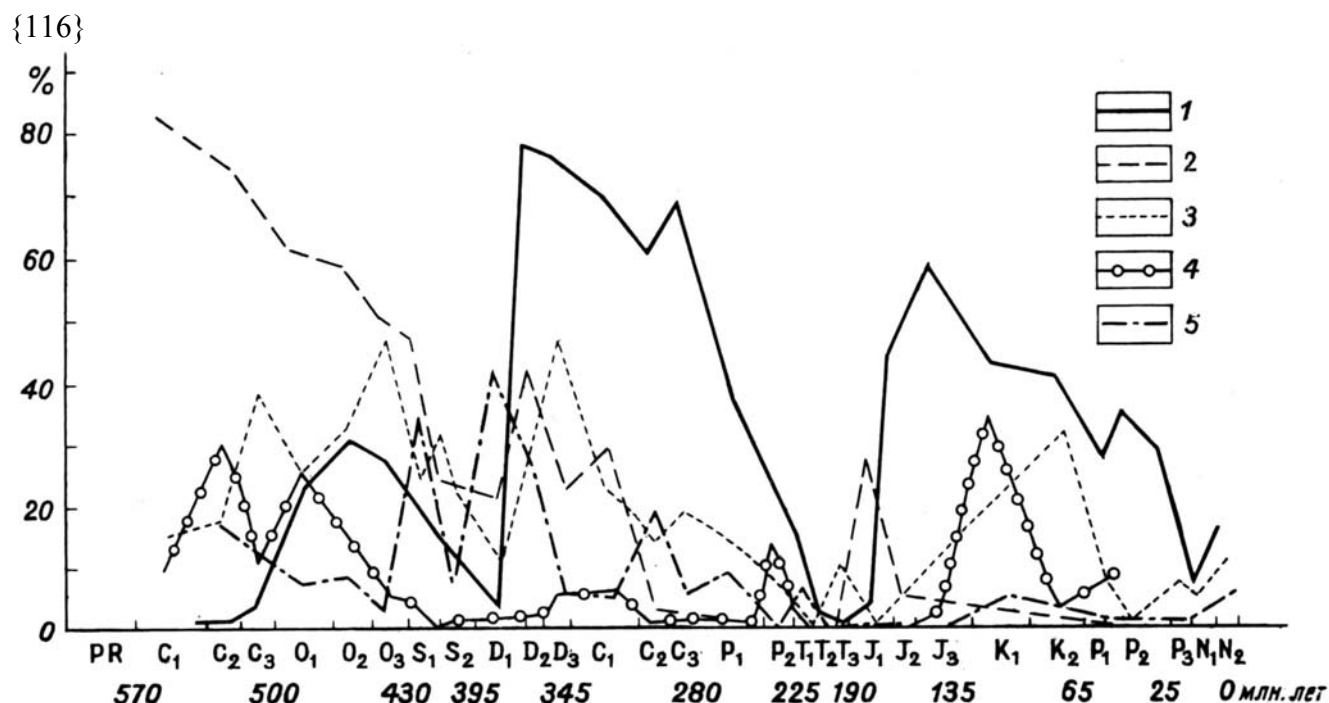


Рис. 23. Кривые трансгрессий на платформах

1 — Русская, 2 — Сибирская, 3 — Северо-Американская, 4 — Австралийская, 5 — Южно-Африканская (по Яншину, 1973)

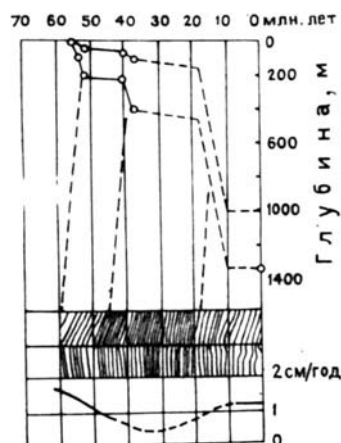


Рис. 24. Связь между погружением края континента (в двух пунктах), магнитными аномалиями и скоростью дрефта (по Vogt et al., 1971)

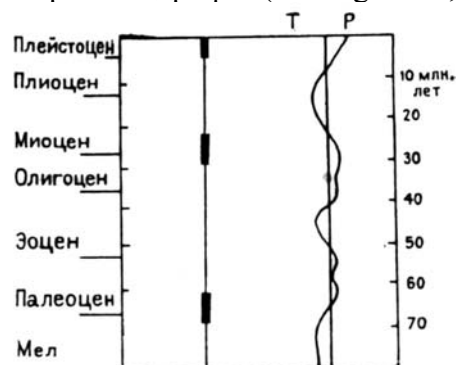


Рис. 25. Связь между эпизодами тектонической активизации (утолщения вертикальной линии, слева) и трансгрессивно-регрессивными циклами

T — трансгрессии, *P* — регрессии (по Flemming, Roberts, 1973, с изменениями)

во выражены на окраинах континентов, возраст которых более-50 млн. лет. Сопоставление скорости дрефта с высотой срединных хребтов показало, что замедление расширения сопровождается поднятием хребтов (Sclater et al., 1971). Однако данные подводного бурения не вполне подтверждают эту закономерность. На рубеже юры и мела Срединно-Атлантический хребет достиг высоты 0,5 км (Vogt et al., 1971). Поднятие хребта предшествовало ускорению дрефта в конце олигоцена, около 26 млн. лет назад и в позднем миоцене, около 10 млн. лет назад. По-видимому, можно говорить о волновом поднятии — опускании хребта во время резкого изменения параметров дрефта.

В северной Атлантике быстрое погружение бассейнов (рис. 24) следовало за изменением скорости дрефта около 60, 42 и 20 млн. лет назад. Н. Флемминг и Д. Робертс (Flemming, Roberts, 1973) также пришли к выводу, что трансгрессивно-регрессивные циклы связаны с переходом к новому режиму дрефта. Эти авторы отмечают совпадение олигоценовой регрессии на Атлантическом побережье США с задержкой дрефта. Однако в глобальных масштабах построенная ими кривая (рис. 25) не подтверждает постулированной Рона (Rona, 1973) корреляции между регрессиями и замедлением дрефта. Зато отчетливо выражена прямая зависимость между глобальной активизацией подвижных поясов (в Маастрихте—дании, на рубеже олигоцена и миоцена) и регрессиями. Данные по отдельным районам, не вошедшие в синтез Флемминга и Робертса, хорошо согласуются с этим выводом. На востоке Азии (Приморье и Сахалин) регрессии в

{118}

1) готериве, 2) позднем альбе—сеномане, 3) конце маастрихта—палеоцене и 4) конце олигоцена—начале миоцена соответствуют тектонической активизации и вспышкам вулканизма. На Сахалине в неогене описано три трансгрессивно-регрессивных цикла, причем регрессии сопровождаются усилением вулканизма. В Южной Африке ускорению дрефта в интервале 110–85 млн. лет соответствует регрессия. Вторая меловая регрессия приходится на поздний маастрихт—палеоцен. Три неогеновых трансгрессивных цикла, возможно, совпадают с сахалинскими, но они недостаточно точно датированы (Dingle, Scrutton, 1974). На Канарских островах неогеновые регрессии 9,6, 5,

3,8 и 3—1,3 млн. лет совпадают с фазами вулканизма 14—9,6, 4,4—3,7 и 2,7 млн. лет (Lietz, Schmincke, 1975; эти авторы связывают регрессии с развитием оледенения в Антарктике).

Дж. Джонсон полагал, что эпохам орогенеза — тектофазам — соответствуют максимальные трансгрессии эпикратонных морей — депофазы. Это явление он назвал Антлер-эффектом. Тектофазы совпадают с дрифтом и разделены относительно короткими интервалами тектонического спокойствия и регрессий, когда происходит переориентировка движения плит (Johnson J., 1971). Действительно, изменения параметров дрефта сопровождаются регрессиями, но в геосинклиналях им соответствуют тектофазы, а не спокойные «интерлюдии». В построениях Джонсона не учтена возможность гляциального контроля палеозойских трансгрессий (Hollingworth, 1962; Ross, 1972). Разумеется, локальные условия в ряде случаев маскируют эту общую закономерность.

КЛИМАТ

Периодичность изменений климата не вызывает сомнений. Источниками сведений о климатических циклах служит индивидуальный жизненный опыт, исторические и археологические документы, изменение темпов роста деревьев (ширины годовичных колец или полос), двустворок и кораллов, периодические изменения частоты определенных морфотипов (право- и левозавитых раковин, листьев с цельным и зубчатым краем, с перистым и пальчатым жилкованием и др.), климатогенные смены сообществ организмов (которые реконструируются по совокупности палеоэкологических критериев) (раздел IV, глава 4), соотношение изотопов кислорода или углерода, а также соотношение кальция и магния или стронция и кальция в карбонатных осадках и раковинах морских моллюсков, гляциальные циклы, гляцио-эвстатические колебания уровня Мирового океана, связанные с ними циклы развития береговых террас и коралловых рифов, сезонная ритмичность ленточных глин и эвапоритовых варв, периодичность накопления тиллитов и морских криогенных отложений, карбонатов, кремнистых осадков, эвапоритов, красноцветов и углей. Этот, вероятно, неполный перечень свидетельствует о глубо-

{119}

ком воздействии климатических циклов на органический мир и седиментационные процессы. Массы льда, нарушающие изостатическое равновесие и циркуляцию атмосферы, влияющие на скорость вращения планеты, могут служить источниками тектонических напряжений.

Многообразие факторов, контролирующих климатические условия по принципу взаимодействия с обратной связью, затрудняет построение всеобъемлющей теории климатических циклов. Предложено множество частных моделей, учитывающих действие тех или иных астрономических и геологических факторов. Астрономические факторы — это инсоляция, т. е. поток солнечной радиации и его распределение по земной поверхности, зависящие от наклона эклиптики (определяет разницу годовых сумм инсоляции экватора и полюсов — климатическую зональность, а также сезонность климата), эксцентриситета орбиты и прецессии (изменения угла между перигелием и средним положением точки весеннего равноденствия), влияющих на положение теплового экватора относительно географического и, следовательно, на симметрию климатических зон северного и южного полушарий (Бернар, 1968).

Изменения инсоляции, связанные, например, с 11-летними циклами солнечных пятен, заметно отражаются на атмосферных условиях. Квазипериодические колебания наклона эклиптики, эксцентриситета орбиты и положения перигелия по отношению к точке весеннего равноденствия (прецессия) объясняются воздействием на параметры вращения Земли других планет. Период колебаний наклона эклиптики — около 41 тыс. лет, изменений эксцентриситета — около 100 тыс. лет и прецессии — около 21 тыс. лет. Причину наиболее крупных климатических циклов исследователи видят в изменении положения солнечной системы (разнице гравитационной постоянной в перигалактики и апогалактики) при обращении по эксцентрической орбите с периодом около 280—300 млн. лет (Лунгерсгаузен, 1963; Steiner, Grillmar, 1973) или пертурбациях солнечного ядра (Dilke, Gouch, 1972). В ряде работ изменение скорости вращения Земли, влияющее на атмосферную циркуляцию, рассматривается как решающий фактор климатической эволюции (Аппель, 1934; Личков, 1956, и др.).

Наиболее важные геологические причины изменений климата — это соотношение суши и моря, высота суши и ее альbedo, зависящее от развития ледников и растительности, расположение гор-

ных и срединноокеанических хребтов, влияющих на циркуляцию атмосферы и гидросферы, вулканическая пыль, изменяющая прозрачность атмосферы и альбедо суши, содержание в атмосфере водяного пара и CO_2 , поглощающих инфракрасное излучение (Brooks, 1949).

Причиной периодических изменений состава атмосферы считают как тектоно-магматические (Сидоренко и др., 1973), так и фитоценотические (Баринов, 1972) ритмы в сочетании с компен-

{120}

сационными механизмами (см. обзоры гипотез в работах Dorman, 1968; Van Valen, 1971; Будыко, 1975). Некоторые авторы постулируют влияние магнитного поля на атмосферную циркуляцию (рис. 26) и колебания температуры за счет космического облучения во время геомагнитных инверсий (Wollin et al., 1971).

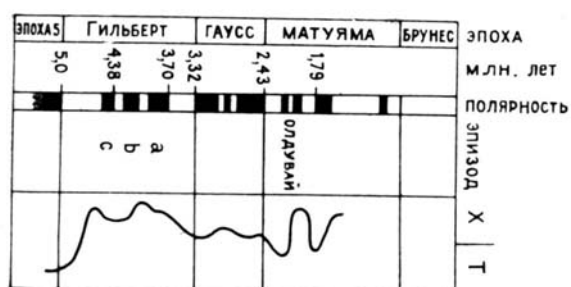


Рис. 26. Палеомагнитная шкала и климатические колебания в промежутке 5–15 млн. лет. Х — холодный климат; Т — теплый климат (по Blank, Margo-Hs, 1975)

Соотношение астрономических и геологических факторов оценивается по-разному. Теоретически границы широтных термических зон контролируются астрономическими факторами, геологические процессы здесь играют второстепенную роль. Палеонтологические данные свидетельствуют об исключительной устойчивости термических рубежей. Например, положение границы между тропической и умеренной геофлорами почти не меняется в течение почти всего каменноугольного периода, перми и триаса, т. е. около 150-млн. лет (325–180 млн. лет назад), несмотря на значительные изменения физико-географических условий (Мейен, 1969; Красилов, Шорохова, 1975). В то же время космические теории эволюции климата встречают ряд возражений.

Один из доводов против теории М. Миланковича (Milankovich, 1930), объясняющей гляциальные циклы периодическим изменением наклона эклиптики, заключается в том, что между пермским периодом и плейстоценом не было крупных оледенений, хотя периодичность колебаний параметров земной орбиты, вероятно, сохранялась. Оценивая эти доводы, необходимо учесть самоусиление и автоцикличность климатических процессов. Уменьшение инсоляции полярной области может послужить лишь пусковым механизмом оледенения. Дальнейшее падение температуры обусловлено самим ростом ледника и увеличением альбедо (Brooks, 1949). Снижение уровня Мирового океана во время оледенения препятствует проникновению теплых течений в высокие широты. В результате уменьшается количество атмосферных осадков и рост ледника прекращается (Ewing, Donn, 1956, 1958, 1966).

Возможны и другие механизмы авторегуляции, например нарушение изостатического равновесия массами льда ведет к усилению вулканизма, вулканическая пыль снижает альбедо и вы-

{121}

зывает таяние льдов (Bloch, 1965) или же редукция растительного покрова и поглощения CO_2 дает оранжерейный эффект, вызывает отступление ледников (Баринов, 1972) и т. д.

Отметим также зависимость оледенений от местных топографических и метеорологических условий. Детальные климатостратиграфические исследования подтверждают глобальную синхронность климатических колебаний, но оледенение различных континентов развивалось диахронно: два раннеплейстоценовых оледенения Северной Америки 1,5–1,2 млн. и 0,9 млн. лет назад соответствуют альпийским оледенениям Донау и Гюнц, тогда как основное равнинное оледенение средних широт в Европе (миндель) приходится на самый холодный интервал плейстоцена около 0,5 млн. лет и совпадает с иллинойсом в Америке (Berggren, Van. Couvering, 1974).

Для проверки теоретических моделей ожидаемая периодичность изменений климата сопоставляется с седиментационными и палеобиологическими ритмами. В отложениях с сезонной слоисто-

стью (ленточные глины, ленточные эвапориты, сапропель-диатомитовые варвы стратифицированных озер) четко распознаются 11-летние циклы (см., например, Рихтер-Бернебург, 1968). Мелкие циклы в 5,35 и 170 лет, описанные Г. Рихтер-Бернебургом и другими авторами в эвапоритах, также, возможно, отражают изменения светимости Солнца, тогда как 20—30-тысяче-летние циклы, выделенные в отложениях различного возраста, можно связать с прецессией (Gilbert, 1895; Bradley, 1929). Мезозойские циклы в 77—150 тыс. лет обычно объясняют тектоническими пульсациями (Schwarzacher, 1964; Turner, 1975), но они приблизительно соответствуют периоду колебаний эксцентриситета орбиты.

Реконструкции гляцио-эвстатических и термических ритмов по развитию морских террас, коралловым рифам, колонкам донных скважин (Broecker et al., 1968; Mesolella et al., 1969; Emiliani, Shackleton, 1974) подтверждают теорию Миланковича. Промежутки между докембрийскими оледенениями около 970 и 700 млн. лет, а также между позднепалеозойским оледенением Гондваны (около 300 млн. лет) и плейстоценовым северного полушария приблизительно равны космическому году (Келлер, 1976). Дж. Е. Уильямс (Williams G., 1975a, b) приводит для основных оледенений даты 940, 770, 616, 445, 295, 145 и 10 млн. лет назад и связывает их периодичность, равную $1\frac{1}{2}$ космического года (155 млн. лет), с прохождением Солнца через районы Галактики, наименее деформированные приливным воздействием сателлитных галактик — Магеллановых облаков (периодичность оледенений в действительности не столь регулярна: нет серьезных доказательств позднеюрского оледенения 145 млн. лет назад). Этот автор объясняет оледенение низких широт в докембрии увеличением наклона эклиптики ($\varepsilon=54^\circ$) и постулирует колебания ε с периодом 1250 млн. лет (Williams G., 1975b).

{122}

Вместе с тем еще в прошлом веке была установлена связь между орогеническими эпохами и ухудшением климатических условий. В период господства теории непрерывного тектогенеза эта проблема почти не привлекала внимания, но интерес к ней снова возрос в связи с развитием тектоники плит и возрождением теории глобальной периодичности тектогенеза. Полагают, что соединение континентальных блоков сопровождается усилением сезонности, тогда как дробление сиала ведет к смягчению климата (Valentine, Moores, 1970). Действительно, широкое распространение красноцветов во время реставрации позднепалеозойской Пангеи свидетельствует об усилении сезонности. Однако палеозойские оледенения развивались во время расширения океанов. Экспансия аридных поясов в аренигском веке и позднем ордовике соответствует фазам тектонической активизации геосинклиналей.

Таким образом, прежние представления о корреляции сезонности климата и тектогенеза в целом справедливы. Периоды наиболее резко выраженной сезонности климата, которые сопровождаются оледенениями в докембрии, ордовике, карбоне, плейстоцене и распространением летнесухого климата красноцветов в девоне, перми—начале триаса и миоцене, совпадают с периодами тектонической активизации (раздел III, глава 1). Сжатие Тетис неизменно сопутствует аридизация, тогда как оледенения северного полушария связаны с максимальным расширением Атлантического океана. Для развития оледенения недостаточно уменьшения летней инсоляции полярной области. Необходимо, чтобы теплые океанические течения достигали полярных широт, вызывая обильные снегопады. Плейстоценовые гляциальные циклы наиболее отчетливо выражены в северной Атлантике, и можно предположить, что и в более отдаленные эпохи атлантические течения регулировали полярный климат (Лэмб, 1968). Если так, то совпадение оледенений с расширением Атлантического океана получит естественное объяснение. В позднем палеозое только антарктическая область получала достаточный приток теплых вод через геосинклинальные моря Юго-Восточной Азии и Новой Зеландии. Отмеченное многими исследователями чередование оледенений и аридных эпох, по-видимому, объясняется закономерным сочетанием расширения меридиональных и сжатия широтных поясов (Хаин, 1964; Милановский, 1974; Красилов, 1976а).

Связь между климатом и тектогенезом подтверждается и при сопоставлении менее крупных циклов. В кайнозое по палеоботаническим данным устанавливаются два крупных климатических цикла с оптимальными для растительности средних широт условиями (определяются суммой летней инсоляции и разницей между экстремальными температурами зимы и лета) (Axelrod, Bailey, 1969) в конце эоцена—первой половине олигоцена и среднем миоцене (Wolfe, Barghoorn, 1960; Becker, 1961; Huzioka, Tanai, 1967; Dorf, 1970, и др.). Потепление в среднем миоцене

{123}

подтверждается данными палеоэкологии (Addicott, 1969; Margolis, Kennet, 1970). Однако эволюция морских сообществ свидетельствует о похолодании на рубеже эоцена и олигоцена (Cifelli 1969; Addicott, 1970; Tipton et al., 1974), которое, вероятно, приходится на палеоботанически слабо изученный интервал. Меловой период охватывает два крупных фитоклиматических цикла с оптимальными условиями в апте и кампане и пессимальными в готериве, позднем альбе—туроне и позднем маастрихте—дании. Эта реконструкция основана на палеоэкологическом анализе тафофлор различных климатических зон (рис. 27). Параллелизм их эволюции подтверждает глобальный характер климатических ритмов (Красилов, 1972б; Smiley, 1972; Krassilov, 1975а и др.). Некоторые палеотермометрические исследования подтверждают похолодание в позднем альбе (Ясманов, 1973). Кампанский оптимум и похолодание в маастрихте и дании почти единодушно признают по различным группам ископаемых организмов (Dorf, 1942; Манжен, 1963; Фойгт, 1963; Hall, Norton, 1967; Berggren, 1969; Srivastava, 1970, и др.).

Триасовые и юрские клисерии хуже изучены. Экспансия и увеличение разнообразия термофильных камптоптеридных папоротников в норийском веке позднего триаса (Шорохова, 1975) и циа-теевых в тоаре, байосе и конце юры указывают на оптимальные условия. Данные палеотермометрии свидетельствуют о похолодании в начале лейаса и (второстепенном) в позднем тоаре—аалене. Пики палеотемператур приходятся на ранний тоар и конец юры (Тейс и др., 1968; Fabricius et al., 1970; Сакс, 1972; Сакс и др., 1972). Таким образом, на последние 220 млн. лет приходится шесть циклов средней продолжительностью 40 млн. лет (рис. 28), отвечающей периодичности тектогенеза. Корреляция между ухудшением фитоклимата (возрастанием сезонности) и тектонической активизацией особенно отчетливо выражена в меловом периоде.

Соответствие климатических колебаний как астрономическим, так и тектоническим циклам находит естественное объяснение, если допустить, что изменения параметров вращения Земли, влияющие на климат, служили одновременно источником тектонических напряжений.

Предложено несколько гипотез, связывающих изменения ротационного режима с тектогенезом, вулканизмом, геомагнитными инверсиями и оледенениями. А. Веронне (Veronnet, 1912, 1927) считал прецессию причиной деформирующих напряжений на критических параллелях. По Б. Л. Личкову (1956 и др.) прецессия и изменение скорости вращения одновременно воздействуют на литосферу и атмосферу. Этим объясняется параллелизм эволюции рельефа и климата. Д. Андерсон предполагает, что крупные вулканические извержения изменяют силу зональных ветров, влияющих на вращение Земли. Небольшое изменение скорости вращения высвобождает огромную ротационную энергию,

{124}

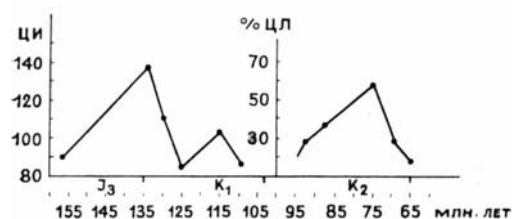


Рис. 27. Изменение климата в течение поздней юры и мела символизирует циклофитовый индекс (ЦИ) и (для позднего мела) содержание целлюлозных листьев (ЦЛ) (по Красилову, 1973в; Krassilov, 1975а)



Рис. 28. Связь между тектонической активизацией и климатическими циклами (X — холодный, Т — теплый климат)

усиливает сейсмическую активность и нарушает ротационный режим (Anderson, 1974). Ф. Пресс и П. Бриггс (Press, Briggs, 1975) подтверждают связь между движением плит (сейсмичностью) и нарушением ротационного режима. Компенсационное движение ядра, сохраняющее момент вращения планеты, служит причиной возмущений магнитного поля. Дж. Кеннетт и Н. Уоткинс (Kennet, Watkins, 1970) отмечают корреляцию между признаками похолодания, вулканизмом и магнитными инверсиями по колонкам донных скважин и постулируют причинную зависимость между движением плит, ротационным режимом и возмущениями магнитного поля. Дж. Чэппел считает корреляцию оледенений с прецессией и увеличением интенсивности магнитного поля достоверной, но отрицает влияние ротационных сил на тектогенез и вулканизм. Между тем ориентировка планетарных разломов Земли и других планет определенно указывает на связь тектогенеза с ротационным режимом (Каттерфильд, Чарушин, 1970; Воронов, 1971; Шаблинская, Смирнов, 1971; Шульц, 1971, и др.). Об этом же свидетельствует миграция вулканизма в подвижных поясах и закономерности расположения островных дуг. По гипотезе автора (Красилов, 1976а), экваториальный пик смещения осей срединноокеанических хребтов объясняется зональным вращением астеносферы. При изменении ротационного режима сетка планетарных разломов адаптирует жесткую литосферу к смещению зон различной скорости вращения в астеносфере.

Во время соединения континентов в Пангею Земля, возможно, имела более грушевидную форму. Изменение формы геоида, сопутствующее дрейфу и каузально связанное с ним, может вызвать «неглобальные эвстатические колебания» с амплитудой 180 м (Mörner, 1976). По наблюдениям со спутников, современ-

{125}

ная форма геоида существенно отклоняется от расчетной (McElhinny, 1973). По-видимому, изменение скорости вращения Земли могло быть общей причиной нарушения гидростатического равновесия геоида, дрейфа, геомагнитных эвстатических и климатических колебаний.

Глава 2. МУТАГЕНЕЗ

Долгое время оставалось неясным, работает ли отбор с редкими мутациями, увеличивающими приспособленность, — «полезными отклонениями», как писал Дарвин, или же в его распоряжении находится богатый фонд наличной изменчивости, отбираются ли отдельные генотипы или определенная система полиморфизма. В 20-х годах С. С. Четвериков противопоставил традиционным представлениям о редких мутациях тезис «вид, как губка», подразумевая под этим высокую насыщенность природных популяций мутациями. Но лишь около 10 лет назад, благодаря внедрению в популяционную генетику метода электрофореза белков, появилась возможность выявить мутации с незначительным фенотипическим проявлением на морфологическом уровне, влияющие на белковый фенотип, изменяющие электростатические свойства белковой молекулы.

Отношение электрофоретического белкового полиморфизма, который не совсем точно называют генетическим полиморфизмом, к мутационному процессу не вполне ясно. Обычно принимается, что электроморфы выявляют около трети всех мутаций. Во всяком случае полиморфизм, обнаруженный этим методом, оказался более значительным, чем можно было ожидать на основании гипотезы, что каждая мутация изменяет приспособленность. Поэтому некоторые генетики выступили против этой гипотезы, противопоставив ей гипотезу селективной нейтральности большинства мутаций (Kimura, 1968; Kimura, Ohta, 1971, и др.). Частота нейтральных аллелей в популяции контролируется не отбором, а дрейфом генов. В этом состоит отличие между традиционной дарвиновской концепцией эволюции, придающей основное значение в определении генотипического состава популяций естественному отбору, и новой концепцией недарвиновской эволюции, возлагающей эту функцию главным образом на дрейф (King, Jukes, 1969).

Дискуссия между нейтралистами и селекционистами стимулировала специальные исследования (Clarke, 1970; Lewontin, Krakauer, 1973; Ayala et al., 1974, и др.), помогающие понять природу полиморфизма. Было установлено неслучайное распре-

{126}

деление мутаций между кодонами. Число коварионов (мутирующих кодонов, в отличие от инвариантных) не остается постоянным, а меняется от вида к виду (Fitch, 1973). Частота фиксаций неодинакова для различных замещений, причем более часты те из них, которые ведут к замещению близких по физико-химическим свойствам аминокислот (Goodman, Moore, 1974; Grantham, 1974). Е. М. Крепе (1973) указывает, что инвариантность аминокислот зависит от требований, предъявляемых к ним физиологическими функциями белковых молекул. Большие различия в скорости эволюции таких белков, как глобины, цитохромы и гистоны, отражают разную сложность процессов, в которых они участвуют, и соответственно разные требования к стабильности их структуры, реализуемые стабилизирующим отбором.

Критика нейтрализма, основанная на анализе аллозимного полиморфизма, выдвигает следующие положения: постоянство частоты многих аллелей в различных популяциях указывает на действие стабилизирующего отбора и противоречит случайному характеру фиксаций. Объяснить постоянство частоты аллелей тем, что оно поддерживается потоком генов между популяциями, не удастся, так как поток генов во многих случаях незначителен. В популяциях некоторых видов дрозофил встречаются эндемичные хромосомные перестройки. Они подтверждают эффективность географической изоляции. Частоты ряда аллелей тем не менее константны. Сейчас уже известно немало примеров клинальной изменчивости частоты аллелей, связанной с широтными, высотными и сезонными температурными градиентами (Johnson J., 1971; Schaffer, Johnson, 1974; Schopf, Gooch, 1972; Wills, 1973, и др.; см. обзоры Lewontin, 1973; Johnson G., 1973; Selander, Johnson, 1973), а также их корреляция с температурой и другими факторами среды в лабораторных условиях (Powell, 1971; Johnson G., 1973, и др.). Примечательно сходство аллозимного полиморфизма у близких репродуктивно изолированных видов и параллелизм клинальной изменчивости аллельных частот.

Конечно, окончательное решение вопроса об адаптивности аллозимов зависит от выяснения функций анализируемых энзимных систем. Получены данные, подтверждающие относительно малую вариабельность энзимов, ответственных за гликолиз (Gillespie, Kojima, 1968) и регуляторные функции (Johnson G., 1973).

С другой стороны, клинальная изменчивость частоты нейтральных аллелей может возникнуть в результате сцепления с локусами, находящимися под давлением отбора. Постоянство аллельных частот в разных условиях отбора свидетельствует не только против нейтрализма, но и против селекционизма. Например, у рыб *Zoarcetes viviparus* обнаружены клины полиморфизма гемоглобина и эстеразы, в то время как полиморфизм двух других энзимов географически константен, и они, таким образом, нейтральны по отношению к фактору отбора, ответственному за клины (Christiansen, Frydenberg, 1974).

{127}

При различной приспособленности генотипов полиморфизм поддерживается гетерозисом, или сверхдоминированием (превосходством гетерозигот над обеими гомозиготами), а также отбором,

зависящим от частоты генотипа. Строго говоря, ни один генотип не имеет постоянной селективной ценности (Kojima, 1971). Во многих случаях приспособленность повышается при снижении частоты генотипа. Показано, например, что в популяциях дрозофил репродуктивный успех сопутствует редким генотипам (Ayala, Campbell, 1974). Фактором полиморфизма могут быть также повторные мутации. В последнее время сторонники нейтрализма выдвинули представление о «типовом аллеле», дающем оптимальный фенотип (King, Ohta, 1975). Все мутации снижают приспособленность, однако некоторые из них дают настолько незначительный эффект, что скорость их элиминации отбором близка к скорости мутирования. Они, таким образом, имеют постоянную частоту и воспринимаются как нейтральные. При этом остается в силе основной тезис нейтрализма, что полиморфизм не связан со стабилизирующим отбором.

Дж. М. Тоди (Thoday, 1975) различает: 1) действительно нейтральные мутации, не меняющие свойств белковых молекул; 2) квазинейтральные, с очень слабым фенотипическим эффектом; 3) условно нейтральные, т. е. нейтральные при определенных условиях (например, аллели, определяющие инактивацию энзима при 33 и 40°, нейтральны, если температура не поднимается выше 33°); 4) псевдонейтральные, в прошлом сбалансированные отбором, но ставшие нейтральными при изменении условий. Они служат потенциальным источником адаптивной изменчивости. Концепция условно нейтральных мутаций помогает понять биологическое значение нейтрального полиморфизма: он разрешает противоречие между изменчивостью, обеспечивающей пластичность, и сохранением высокой приспособленности. Эта концепция ведет к компромиссу между нейтрализмом и «жестким» селекционизмом.

Многие исследователи связывают сверхдоминирование и отбор, зависящий от частоты генотипа, с пространственной неоднородностью и (или) нестабильностью среды во времени. Полиморфизм способствует адаптации к гетерогенным условиям и расширению экологической ниши, обуславливает высокую эволюционную пластичность, в то время как сокращение изменчивости способствует стенобионтности, утрате пластичности и ведет в конечном счете к вымиранию. В. Людвиг (Ludwig, 1950) постулировал прямую связь хромосомного полиморфизма с размерами экологической ниши.

Л. Ван Вален (Van Valen, 1965) выступил с морфологическим обоснованием правила «ниша — изменчивость» (чем шире экологическая ниша, тем больше изменчивость). В некоторых экспериментальных исследованиях на лабораторных популяциях дрозофил получено подтверждение этого правила (Beardmore,

{128}

1970; Powell, 1971; Shugart, Blaylock, 1973, и др.). В упрощенных условиях, например у рыб, обитающих в пещерных водоемах, наблюдается сокращение полиморфизма (что, впрочем, может быть связано не с сужением экологической ниши, а с дрейфом генов в мелких популяциях) (Avisе, Selander, 1972).

Одновременно появились работы, в которых прямая связь между размерами экологической ниши и изменчивостью не подтверждается (Soule, Stewart, 1970; Brown, Feldman, 1971; Soule, 1973; Sabath, 1974; Avisе et al., 1974, и др.). Виды с узкой нишей (например, *Trimerotropis thalassica*, живущий лишь на одном растении *Adenostoma*) обнаруживают высокий аллозимный полиморфизм. Причина разногласий, по-видимому, кроется в трудности определения размеров ниши, требующего одновременного учета колебаний многих экологических факторов как в пространстве, так и во времени.

Популяционно-генетические исследования определенно свидетельствуют о сокращении морфологического, хромосомного и (менее отчетливо) аллозимного полиморфизма в краевых популяциях, находящихся в нестабильных стрессовых условиях. Связь между стабильностью условий и полиморфизмом была исследована также в серии работ, выполненных палеоэкологами в содружестве с генетиками. Т. Шоф и Дж. Гуч (Schopf, Gooch, 1972) изучили методом электрофореза белковый полиморфизм восьми глубоководных видов, живущих в относительно стабильных условиях, и пришли к выводу, что они не менее полиморфны, чем мелководные. Ф. Айала и Дж. Валентайн (Ayala, Valentine, 1974) привели данные по полиморфизму популяции глубоководной офиуры *Ophiomusium lymanu*. Около 53% локусов оказались полиморфными, и каждая особь в среднем гетерозиготна по 17% локусов. Приблизительно такие же цифры были получены и для других глубоководных беспозвоночных. Они гораздо выше, чем аналогичные цифры для мелководных орга-

низмов тех же широт. В тропиках условия в целом более устойчивы, чем в высоких широтах. Морские беспозвоночные образуют ряд по степени полиморфизма от 20,2% гетерозиготных локусов на особь у тропических моллюсков (тридакна) до 3,9% у антарктических брахиопод. Виды средних широт занимают промежуточное положение: 9% у калифорнийских *Phoronida*, 6,7% у *Limulus polyphemus* из северной Атлантики (Ayala et al., 1974). Таким образом, прямая связь между изменчивостью условий и генетической изменчивостью не подтверждается (см. также Долицкая, 1972).

Вопреки Л. Ван Валену, М. Суле и Б. Стюарт не обнаружили корреляции между разнообразием пищевых ресурсов и изменчивостью клюва у островных птиц. Увеличение изменчивости на островах, возможно, связано с высвобождением потенциального полиморфизма («character release») в условиях ослабленной конкуренции. У гаплоидной *Neurospora* обнаружены те же особенности генетической изменчивости, что и у диплоидных организмов,

{129}

хотя такие механизмы, как гетерозис или половой отбор, зависящий от частоты генотипа, здесь исключены (Spieth, 1975).

Полиморфизм вообще трудно интерпретировать, так как он контролируется одновременно 1) свойствами генетической системы, 2) отбором мутаций на энзимном уровне и 3) внутривидовым и межвидовым отбором. Представление о случайном характере мутирования связано с тем, что необходимость мутаций не вытекает из модели Уотсона—Крика. Однако в последнее время предложены модели, в которых частота возникновения неутсон-криковских пар рассматривается как константа процесса изомеризации (Torral, Fresco, 1976). Из 549 возможных замещений в 61 кодоне 134 (около четверти) дают синонимичные кодоны из-за вырожденности кода (Dobzhansky, 1970). Число аллелей для каждого локуса определяется отношением коэффициента отбора к частоте мутаций (Ohta, Kimura, 1975). Для нейтральных позиций частота мутаций равна частоте фиксации, несоблюдение этого равенства указывает на действие отбора. По некоторым расчетам, отбор элиминирует до 79% мутаций при средней скорости фиксации на кодон в год у млекопитающих $(9,67 \pm 3,00) \times 10^{-9}$ (Corbin, Uzzel, 1970). При снятии отбора все допускаемые генетической системой аллельные состояния локуса будут реализованы. Аналогично при дрейфе в природе или лабораторных популяциях возможна регенерация исходного полиморфизма (Шиленко, 1974).

В природе, однако, снятие одного фактора отбора обычно сопровождается усилением другого и потенциальное аллельное пространство так или иначе сокращено. И. И. Шмальгаузен (1968) и Р. Левинс (Levins, 1968) предприняли глубокий анализ влияния гетерогенности среды на изменчивость. Альтернативные стратегии в гетерогенных условиях заключаются в выработке 1) автономного фенотипа, мало зависящего от колебаний факторов среды, 2) фенотипа, следящего за состоянием среды (изменяющегося в зависимости от средовых сигналов), 3) переключения от одного состояния признаков к другому при достижении порогового значения средового сигнала, 4) двух или нескольких адаптивных пиков — фенотипов, специализированных к определенному «зерну» среды и менее эффективных в других («тонкозернистый» отбор, по Левинсу), 5) устойчивого полиморфизма с частотой фенотипов, зависящей от колебания условий (смешанная стратегия при «грубозернистом» отборе, по Левинсу).

Эти варианты и их сочетания (отбор может быть тонкозернистым по отношению к одному локусу и грубозернистым — к другому) помогают понять природу полиморфизма. В непредсказуемых условиях отбирается один генотип, дающий автономный или следящий фенотип. Фенетический мономорфизм или высокая пластичность здесь сочетаются с генетическим мономорфизмом. Повидимому, отбираются лишь те мутации, которые способствуют интеграции генотипа, повышая активность эписта-

{130}

тического взаимодействия генов и снижая рекомбинационную изменчивость (гомоселекция). В более предсказуемых условиях снижение стабилизирующего отбора ведет к увеличению полиморфизма. Однако пока среда остается «тонкозернистой», оптимален один гетерозиготный фенотип. Гетерозиготы доминируют над обеими гомозиготами или над одной из них в «зерне» А и над другой в «зерне» В (Taylor, 1976). При гетерозисе дальнейшее увеличение полиморфизма адап-

тивно (так как возрастает частота гетерозигот), но при больших различиях в селективной ценности аллелей сегрегация гомозигот создает слишком большой груз малоприспособленных фенотипов. Поэтому увеличение полиморфизма сопровождается канализацией — различные генотипы дают сходный фенотип и многие мутации воспринимаются как нейтральные или квазинейтральные. При дальнейшей стабилизации и развитии адаптивного рельефа с пиками специализации возрастает инбридинг, уменьшается частота гетерозигот, гетерозис теряет значение основной адаптивной стратегии. Деканализация изменчивости и дизруптивный отбор способствуют специализации генотипов к отдельным «зернам» среды. Меньшее число локусов находится под контролем отбора, в остальных возрастает нейтральный полиморфизм, фиксируются мутации, ведущие к резкому изменению белкового фенотипа. Возможно также снижение полиморфизма в отдельных субнишах при сохранении высокого полиморфизма популяции в целом. Эта схема показывает связь полиморфизма с устойчивостью среды. Она согласуется с высоким полиморфизмом популяций в тропиках, где более полно выражены гомологические ряды (Федоров, 1976). Частота нейтральных аллелей определяется имманентными константами мутационного процесса и может оказаться очень стабильной даже в мелких изолированных популяциях (Lokki et al., 1975; Bussard, Vauter, 1975). Постоянство частоты аллелей высокополиморфных локусов по сравнению с низкополиморфными (Johnson Q. B., 1973) объясняется тем, что их реальное аллельное пространство близко к потенциальному, допустимые аллельные варианты исчерпаны.

Конечно, наша схема не объясняет всех фактов. Она лишь подчеркивает упорядоченность мутагенеза, которая в общей форме описывается законом Вавилова: в генетически близких популяциях гомологичные ряды изменчивости параллельны, или гомологичные локусы имеют одинаковый набор аллельных состояний. У далеких видов допускаемые генетической системой альтернативные состояния гомологичных локусов во многих случаях различны и параллелизм рядов изменчивости менее отчетлив.

{131}

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ЧАСЫ

Вывод об условно нейтральном (т. е. нейтральном по отношению к определенным условиям отбора) характере большинства мутаций помогает понять природу «молекулярных часов». Модель часов в палеогенетике, предложенная Е. Цукеркандлом и Л. Полингом (Zuckerlandl, Pauling, 1965), тесно связана с гипотезой нейтральности полиморфизма и недарвиновской эволюции. Мы уже говорили (раздел II, глава 1) о построении филогении белков и нуклеиновых кислот по мутационным дистанциям. При сопоставлении палеогенетических древ с палеонтологической последовательностью была обнаружена линейная зависимость между мутационными дистанциями и временем дивергенции таксонов. Это свидетельствует о неизменной скорости эволюции белковых молекул — регулярном ходе «молекулярных часов».

Скорость молекулярной эволюции измеряют в элементарных эволюционных периодах — полингах — времени (в миллионах лет), затраченном на одну замену на каждые 100 аминокислот или на общее число варьирующих аминокислот (см. обзоры в работах Ратнера, 1972; Крепса, 1973; Fitch, 1973). Если известен элементарный эволюционный период, то, основываясь на гипотезе молекулярных часов, можно произвести обратную операцию, т. е. рассчитать время существования общего предка дивергирующих линий (или возникновения тех или иных физиологических адаптации). В таких расчетах используют не только мутационные дистанции, полученные прямым сопоставлением аминокислотных последовательностей, но также иммунологические (Maxon, Wilson, 1975) и аллозимные дистанции:

$$D = 2cn_T\lambda_{at},$$

где c — доля аминокислотных замещений, распознаваемых методом электрофореза (около 30%); n_T — число кодонов, участвующих в синтезе энзима (около 800), λ_a — скорость замещений (в среднем $2,1 \times 10^{-9}$) и t — давность дивергенции (Nei, 1972; Levy, Levin, 1975). Палеогенетические датировки во многих случаях приблизительно совпадают с палеонтологическими, что подтверждает потенциальные возможности метода. В ряде случаев, однако, такого совпадения нет. Например, разделение эволюционных линий понгид и гоминид произошло, по палеонтологическим данным, в позднем олигоцене или начале миоцена (около 25 млн. лет назад), тогда как сопоставление гемоглобина и фибринопептидов человека и шимпанзе, а также иммунологические дистан-

ции по ряду белков и комплементарность ДНК указывают на гораздо более позднюю дивергенцию — менее 10 млн. лет назад (Washburn, 1972). Упрощающие допущения, положенные в основу расчетов,— равновероятность всех замен, равное распределение мутаций между дивергирующими линиями и кодонами, совпадение дивергенции на молекулярном и морфологическом

{132}

уровне и некоторые другие, несомненно, сказываются на достоверности палеогенетических построений. Эти допущения приемлемы лишь с позиций нейтрализма. В действительности, как мы уже упоминали, большие различия в скорости эволюции таких белков, как фибринопептиды, глобины, цитохромы и гистоны, связаны со сложностью выполняемых ими функций (цитохромы, взаимодействующие со сложными молекулами ферментов, эволюируют гораздо медленнее гемоглобина), указывают на действие стабилизирующего отбора.

Влияет на точность палеогенетических построений и выбор ближайшего общего предка. Например, выбор предка шимпанзе и человека в построении филогенетического древа гемоглобина колеблется между рамапитеком и австралопитеком (Goodman, Moore, 1973). Но даже если один из них может служить моделью «общего предка», это еще не доказывает, что реальный предок существовал одновременно с моделью.

Неотъемлемая часть палеогенетических построений — это строгая монофилия таксонов всех рангов и исключительно дивергентный путь эволюции. Негласно принимается, что дивергирующие филумы происходят от одной панмиксной популяции, мономорфной по данному белку. Когда речь идет, например, о дивергенции прокариот и эукариот, неадекватность такого подхода очевидна, несмотря на приблизительное совпадение палеогенетических (2,6 миллиарда лет по цитохрому С) и палеонтологических датировок. Цитохромы могли значительно дивергировать уже у первичных прокариот, что подтверждается их разнообразием у бактерий (Amber, 1973). Но и в других, лучше документированных ситуациях дивергенция белков могла начаться как до, так и после морфологической дивергенции организмов.

М. Гудмен и Дж. Мур (Goodman, Moore, 1975), построившие наиболее детализированную филогению гемоглобина, свели к минимуму упрощающие допущения и пришли к выводу, что скорость эволюции изменяется: вслед за дупликацией цистронов она возрастает, а затем снижается. Высокий темп мутирования сохраняется лишь в кодонах аминокислот, не имеющих определенной функции. Усложнение организации уменьшает число допустимых нейтральных мутаций и замедляет эволюцию в целом. Изменения скорости эволюции носят периодический характер. Тем не менее эти авторы пользуются гипотезой молекулярных часов при экстраполяциях, дающих приблизительное представление о давности дивергенции. Например, время расхождения α и β цепей гемоглобина на основе модели часов определяется в 437 млн. лет, что приблизительно соответствует времени возникновения позвоночных (около 400 млн. лет назад).

Необходимо иметь в виду, что палеонтологическая модель филогенеза отражает лишь крупные эволюционные события и, следовательно, проекция палеонтологических данных на молекулярную филогению означает не только хронометраж дивер-

{133}

генции макромолекул, но и сверку хода молекулярных часов с ходом мегаэволюционных преобразований.

Периодические взрывные дупликации следует, по-видимому, рассматривать как макромутационные события, изменяющие общие характеристики генетической системы, и в частности свойственный ей темп мутирования. Они приурочены к переломным моментам в истории филумов, моментам дифференциации таксонов высших рангов, отражающей крупные экологические и морфофизиологические сдвиги. Усредненная скорость молекулярной эволюции для больших отрезков геологического времени довольно стабильна. Это указывает на регулярный характер периодических ускорений и замедлений мутационного процесса, несомненно, связанный с регулярным изменением действия факторов, определяющих условия отбора. Многолетние наблюдения над изменчивостью частот мутаций показали, что в популяциях дрозофилы, удаленных друг от друга на тысячи километров, происходят резкие синхронные колебания частоты определенных мутаций. Это явление М. Д. Голубовский и другие (1974) назвали модой на мутацию. Причины мутационных мод неясны, но они недвусмысленно указывают на действие изменяющихся (по-видимому,

циклически) факторов общего значения. Одним из таких факторов могли быть климатические циклы, однако для выяснения их роли нам необходимо подняться с молекулярного на более высокий уровень организации биологических систем.

Глава 3. ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Видообразование считают процессом, пограничным между микро- и мегаэволюцией, процессом, лежащим в основе филогенеза. Это оправдывает интерес эволюционистов к проблеме (по существу, таксономической) вида.

ВИД

Начало дискуссии о виде связано с разногласиями между градуалистами и эссенциалистами. Дарвин отождествлял эволюционизм с градуализмом и отвергал реальность вида как типологическую концепцию. Следует отметить, что редукция разнообразия путем отбора наиболее существенных признаков, составляющих тип в систематике, неизбежна. Типологи наделяли типы реальностью вечных идей или неспециализированных предков таксона. Отрицание этой философской позиции не должно вести к отказу от абстрагирования в систематике или игнорированию дискретных группировок в природе: в типах нет ничего одиозного, если, конечно, не считать, что они существуют (или существовали в прошлом) сами по себе.

{134}

Оппозиция типологии привела некоторых исследователей к признанию двойственной природы вида как таксономической категории и биологического явления (Майр, 1971; Dobzhansky, 1972). В систематике вид — универсальная операционная единица, тогда как природные группировки раздельнополых, гермафродитных, агамных организмов, в сущности, несопоставимы. Далее, вид систематика имеет жесткие и постоянные границы. Каждая особь принадлежит только одному виду. Систематик не может поместить какие-то экземпляры между двумя видами — это противоречит основному принципу его профессии. В природе же группировки имеют динамические границы. Степень их дискретности различна и непостоянна. Систематик должен сам решить, какая степень дискретности достаточна для выделения вида, причем видообъединители (ламперы) и видодробители (сплиттеры) предлагают различные решения. Если систематик руководствуется признаками, по которым сами животные распознают брачных партнеров, то выделенные им виды действительно отвечают природным репродуктивным сообществам. Однако из-за несовпадения «точек зрения» такое соответствие практически превращается в недостижимый идеал.

Отношение к проблеме вида во многом определяется принадлежностью к одному из трех основных направлений современной систематики — фенетическому, филогенетическому или эволюционному. Напомню, что сторонники фенетической школы строят классификацию по невзвешенным или взвешенным только в отношении информационной ценности признакам. Филогенетическая школа считает идеалом системы родословное древо и ориентируется на хронологическую последовательность ветвлений. Эволюционная школа придает основное значение не столько последовательности ветвления, сколько скорости дивергенции, от которой зависит генетическая дистанция между группами. В соответствии с этими установками фенетики считают видом гомогенную группировку, которая может служить основной операционной единицей классификации. Филогенетическая школа считает основными критериями вида родственную близость и репродуктивную изоляцию. Если доказательством родства служит фенетическая гомогенность, то виды фенетиков и филогенетиков совпадают, но параллелизм и конвергенция на низших таксономических уровнях (см. раздел II, глава 3) нарушают соответствие фенетических и филогенетических группировок. По мнению Дж. Хаксли (1942), параллельное возникновение видов и подвидов в результате гомологического мутирования нарушает принцип классификации по родству. Хронологическая общность не доказывает монофилии, так как территориальные группировки могли возникать за счет иммиграции преадаптированных к локальным условиям генотипов из различных популяций.

Для эволюционной школы критерий вида — это определенная степень генотипического сходства, или генетическая дистанция.

{135}

Отождествление генетических дистанций с морфологическими ведет к совпадению видов эволюционистов и фенетиков, но генетические дистанции, рассчитанные по иммунологическим и электрофоретическим показателям, не всегда соответствуют морфологическим (Soule, Yang, 1973; Maxon, Wilson, 1975; Avise, 1975). Хотя кариологическая и генетическая дистанция между человеком и шимпанзе меньше, чем между видами-двойниками дрозофилы (Avise, 1975), даже наиболее последовательные противники антропоцентризма в систематике не решаются объединить их в один вид. Предложение упразднить расовое деление на том основании, что генетические дистанции между популяциями одной и разных рас совпадают (Lewontin, 1972), едва ли получит поддержку антропологов: ведь основные расы разделились не менее 50 тыс. лет назад (такой возраст имеют древнейшие находки черепов палеоиндейцев).

Возникновение репродуктивной изоляции не связано с существенным изменением генетической системы (Dobzhansky, 1974; Avise, Smith, 1974). Исходя из этого, сторонники эволюционной школы считают ее одним из признаков вида, нередко весьма изменчивым (эффективность многих изолирующих механизмов зависит от экологической ситуации) и менее ценным для разграничения видов, чем кариологические и электрофоретические дистанции (Zouros, 1973; Carson, 1975, и др.).

Критерием биологического вида считают также «конкуренцию в отношении генетических ресурсов» (между видами идет борьба за энергетические ресурсы, внутри видов — за энергетические и репродуктивные). Репродуктивные ресурсы вида — некая конечная величина, и все его члены так или иначе участвуют в репродуктивной конкуренции, несмотря на территориальную или временную разобщенность. Вид в этом смысле — не «класс», а «индивид». Вспомним, однако, что при гибридизации и участии в размножении особей чужих видов (например, у карповых рыб) в репродуктивную конкуренцию вовлекаются члены других «индивидов».

Многие исследователи, отмечая неустойчивость критериев биологического вида и разнообразие путей эволюции природных популяций, предлагают различать несколько категорий биологических видов (Huxley, 1942; Агаев, 1968; Dobzhansky, 1972; Scudder, 1974; Sokal, 1974; Bush, 1975). При последовательном подходе разнообразие подобных «видов» совпадает с разнообразием демов (Gilmour, Gregory, 1939; Gilmour, Heslop-Harrison, 1954). Демы выделяют по фенетическим (фенодемы), экологическим (экодемы), географическим (топодемы), хронологическим (хронодемы), модификационным (пластодемы), генетическим (генодемы), репродуктивным (гамодемы, агамодемы, клонодемы, автодемы и др.), структурно-популяционным (клинодемы) признакам и их сочетаниям, например генэкодемы или пластозэкодемы, отвечающие экотипам и экофенам в классифика-

{136}

ции Турессона (Turesson, 1922). Биологические виды — это чаще всего геногамодемы. Однако в таком понимании теоретическое определение вида смешивается с операционным.

Теоретически вид — это совокупность организмов, обладающая достаточной дискретностью, чтобы служить основной единицей классификации. Теоретическое определение указывает положение вида в системе родственных понятий, но не критерии, по которым распознают виды. Поскольку природные группировки организмов весьма разнообразны, операционное определение может меняться в зависимости от ситуации. Во многих случаях единство и дискретность природных группировок объясняется общностью происхождения. Однако группировки, возникающие политопно (например, горные экотоподемы: Cain, 1944) или полихронно (итеративно, см. раздел II, главу 3), в ряде случаев удовлетворяют теоретическому определению вида. Дискретность группировок предполагает ограничение обмена генами между ними, но критерий нескрещиваемости — старейший из операционных критериев, — конечно, не универсален. Элементарные гамодемы не всегда достаточно дискретны, а ценогамодемы — слишком гетерогенны, чтобы служить видами. В принципе вид может отвечать любому дему (из этого, разумеется, не следует, что любой дем можно считать видом).

В основе видообразования лежит эволюция демов и их систем под влиянием отбора и дрейфа генов. В демах небольших или резко колеблющихся размеров дрейф генов действует регулярно, но сам по себе не определяет долговременных различий (поскольку возможна регенерация утраченного полиморфизма), а служит источником изменчивости для междемового отбора. Геологиче-

ские процессы и климатические циклы, изменяя условия отбора, управляют видообразованием. Чтобы убедиться в этом, рассмотрим основные модели видообразования.

АЛЛОПАТРИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

Ранее значение геологических преобразований видели главным образом в том, что они создают физические преграды. Необходимым условием возникновения генетической изоляции считали ограничение потока генов физическими барьерами (островная модель видообразования) или расстоянием (дистанционная модель) (Wright, 1931). Репродуктивная изоляция аллопатрических популяций возникает как побочный продукт постепенно возрастающих генетических отличий. Однако в сходных условиях гомологичное мутирование у генетически близких изолированных популяций не ведет к дивергенции и репродуктивная совместимость сохраняется неопределенно долго. Например, американские и азиатские платаны, изолированные не менее 50 млн. лет, свободно скрещиваются (Stebbins, 1950). Поэтому маловероятно, что дизъюнкция ареалов ответственна за все многообразие видов.

{137}

ПАРАПАТРИЧЕСКАЯ И СИМПАТРИЧЕСКАЯ МОДЕЛИ

Если дискретные формы занимают различные, но смежные биотопы, не разделены географическими барьерами, то говорят о парапатрическом, или аллотопном распространении (аналогичные отношения во времени устанавливаются между сезонными формами). Например, популяции *Drosophila melanogaster*, обитающие внутри винных погребов и снаружи, имеют некоторые генетические различия. В короткий период сбора винограда между ними возникает поток генов, но генетические различия не стираются, так как внутрь погребов проникают в основном преадаптированные к алкоголю генотипы (McKenzie, 1975). Хотя в этом случае имеется частичная изоляция, она не соответствует ни аллопатрической модели, предполагающей дивергенцию первично однородной популяции за счет ограничения потока генов, ни принципу основателя, связывающему возникновение генетических отличий со случайной выборкой из исходной полиморфной популяции (см. ниже).

Фильтрация преадаптированных генотипов, вероятно, играла большую роль в образовании островных популяций, которые обычно служат иллюстрацией принципа основателя. Островные популяции дрозофил нередко сходны между собой и отличаются от континентальных такими особенностями хромосомного полиморфизма, которые цитогенетики считают примитивными (Prevosti et al., 1975). Сохранение на разных островах одних и тех же инверсионных типов, редких на континенте, показывает, что ни дрейф, ни принцип основателя не играли здесь существенной роли, так как маловероятно, чтобы основатели, представляющие случайную выборку из полиморфной континентальной популяции, во всех случаях оказались носителями одной и той же редкой последовательности.

Возможно, принцип основателя играл большую роль в диверсификации гавайских дрозофил. Однако здесь на островах, имеющих различный геологический возраст, встречаются гомосеквентные (с одинаковой последовательностью генов) популяции. Еще более примечателен описанный Г. Карсоном (Carson, 1969) параллелизм инверсионного полиморфизма у двойниковых гавайских видов. При отсутствии изоляции парапатрические отношения, по-видимому, возникают за счет фильтрации определенных генотипов в сочетании с дизруптивным отбором. К. Мазер (Mather, 1942) показал, что при двух и более генетических оптимумах отбор действует против промежуточных форм.

Дифференциация экотипов нередко базируется на экологических предпочтениях. У темного и светлого экотипов комара *Aedes aegypti* (первый предпочитает животных, второй — человека) имеются электрофоретические различия по трем из шести проанализированных локусов (Scott, McClelland, 1975).

{138}

Дизруптивный отбор усиливает этологические изолирующие механизмы. Примером быстрого роста эффективности этологических барьеров могут служить два симпатрических вида *Bufo ameri-*

canus и *B. woodhausii*, различающиеся по характеру пения. Их популяции в 1941 г. содержали около 9,4% гибридов, а при вторичном обследовании в 1972 г. не было обнаружено ни одной гибридной формы (Jones, 1973). У насекомых достаточно эффективной преградой служат небольшие различия в количестве одних и тех же феромонов, вызывающих оптимальную половую стимуляцию, или в темпах исполнения элементов брачного обряда. У растений аналогичную роль играют различия в селективной способности рыльца или сроках цветения, с которыми может быть связана специализация по опылителям разных видов или разных каст одного вида. Так, среди симпатрических *Pedicularis* с перекрывающимися сроками цветения рано цветущие нектароносные виды опыляются пчелиными матками, собирающими нектар для основания колоний, а поздно цветущие — рабочими пчелами, собирающими пыльцу (Masiog, 1973).

Механизм симпатрического формообразования до недавнего времени оставался спорным. Многие авторы вслед за Э. Майром считали дизруптивный отбор недостаточным для возникновения генетической изоляции. Однако выявление демовой структуры с очень ограниченным междомовым потоком генов позволяет предположить, что именно этот механизм играет наиболее важную роль. У организмов с высоким инверсионным полиморфизмом действует дизруптивный отбор по супергенам, ведущий к территориальному или сезонному обособлению хромосомных рас. Симпатрическое формообразование на основе экологической дифференциации и хромосомных перестроек было названо стасипатрическим (White, 1964).

Система аллотопных популяций обычно представляет собой сочетание клины и мозаики, отражающее дифференциацию климатических и топографических условий.

В популяционно-генетических исследованиях до последнего времени недооценивалось значение климатического фактора. Вспомним два хрестоматийных примера: распространение меланистических бабочек и цветных морф наземной улитки. В 50-х годах в промышленных районах резко возросла частота меланистических форм бабочек. Классические исследования были выполнены на ночной бабочке *Biston betularia*. Светлые формы этой бабочки на поросшей лишайником коре деревьев незаметны, тогда как темные формы бросаются в глаза. Однако на покрытых сажей стволах темная окраска становится покровительственной. Поэтому было высказано предположение, что визуальный отбор, производимый птицами, способствует распространению меланистической формы в промышленных районах. Ряд экспериментов как будто подтвердил роль визуального отбора. Вместе с тем были выявлены существенные физиологические различия

{139}

между светлыми и темными фенотипами. Их влияние на соотношение форм оставалось неясным. В последнее время показано, что у *Adalia bipunctata* — несъедобной божьей коровки, не подверженной визуальному отбору, корреляция частоты меланистической формы с промышленным загрязнением среды выражена более отчетливо, чем у *Biston* (Creed, 1975). По-видимому, физиологические особенности, и в первую очередь различия в температурных адаптациях, более важны, чем защитная окраска. Частоты генотипов контролируются главным образом максимальными или минимальными зимними температурами. Изменение экстремальных температур частично связано с урбанизацией.

Наземная улитка *Cepaea nemoralis* имеет желтые, розовые или коричневые раковины с разным числом (до пяти) и выраженностью полос. Гены окраски и полосатости наследуются как один суперген. Локальные различия в частоте генотипов этой улитки в 50-е годы служили иллюстрацией дрейфа генов. Затем было предложено другое объяснение — визуальный отбор (улиток поедает певчий дрозд) форм, окрашенных под цвет почвы и растительности. И лишь недавно выяснилось, что частоты генотипов в большей степени зависят от температуры и влажности, чем от визуальной селекции (Arnold, 1969).

В горах Югославии, где резкие микроклиматические различия обусловлены скоплением холодного воздуха во впадинах рельефа, частоты темно- и светлоокрашенных форм *Cepaea vindobonensis* обнаруживают отчетливую корреляцию с температурой, которая объясняется различным альбедо раковин (Jones J. S., 1973).

У *C. hortensis* в долинах Сомерсета установлены изменения частот генотипов в зависимости от высоты над уровнем моря (и соответственно температуры). На эту изменчивость, носящую мозаичный характер, накладывается клинальная изменчивость, связанная с градиентом влажности, возрастающей с приближением к морю (Bantock, Noble, 1973). Наконец, у более широко распро-

страненной *C. nemoralis* был обнаружен так называемый географический эффект: различные экотипы одной области более сходны между собой по частотам аллелей, чем с соответствующими экотипами другой области. Были предложены различные объяснения: дрейф генов, принцип основателя и т. д. Однако отчетливая корреляция частот ряда аллелей со средней температурой лета показывает, что и здесь мы имеем клину, наложенную на мозаику. Визуальный отбор не играл существенной роли.

Хорошие примеры сочетания мозаичной и клинальной изменчивости получены также при популяционно-генетическом изучении позвоночных. Лягушки *Acris* имеют четыре цветные морфы — серую, красную, зеленую и красно-зеленую. Клинальное изменение частот фенотипов связано с градиентами влажности и температуры. Наложенное на клину мозаичное распределение

{140}

отражает характер субстрата (зеленые морфы на поросших травой участках, красные на красноземах). Кроме того, наблюдается центробежное сокращение полиморфизма по окраске (в краевых популяциях встречены только серые лягушки), а также хромосомного и электрофоретического полиморфизма (Nevo, 1973). У теплокровных животных обычны меридиональные клины, обусловленные градиентом температуры, на который накладываются другие факторы. Например, размеры американских воробьев увеличиваются к северу, тогда как самые крупные европейские воробьи живут в Средиземноморье (Johnson, 1973).

Широкое распространение парapatрического формообразования на основе комбинированной клинальной и мозаичной структуры популяций помогает понять эволюционную роль климатических факторов, контролирующих эту структуру. В самом деле, если промышленный механизм связан только с визуальным отбором птицами, как полагали ранее, то нет никаких оснований думать, что между эволюционными событиями в популяциях ночных бабочек и наземных улиток (которых поедают другие птицы) есть какая-то связь. Однако выявленная в последнее время корреляция частоты генотипов в тех и других популяциях с климатическими градиентами позволяет предположить, что такая связь все же существует. Иначе говоря, изменения климата одновременно влияют на множество популяционных систем самых различных организмов.

КРАЕВЫЕ ПОПУЛЯЦИИ И ПРИНЦИП ОСНОВАТЕЛЯ

В понятие краевой популяции вкладывается экологический смысл: это популяция, находящаяся в условиях стресса. Если распространение вида ограничивается главным образом его толерантностью и напряженность факторов среды возрастает к периферии ареала, то периферийные популяции являются экологически краевыми. В других случаях популяции, находящиеся на краю географического ареала, могут не быть краевыми экологически. Краевыми можно считать небольшие выборки из исходной популяции, сохранившиеся после катастрофической элиминации или помещенные экспериментатором в необычные условия. В таком понимании краевые популяции играют важнейшую роль в эволюции, так как в них происходит изменение адаптивной нормы.

Основное отличие краевых условий от центральных заключается в нестабильности (непредсказуемости) условий среды. Ограничение морфологической изменчивости в краевых популяциях продемонстрировано на многих организмах (см. Майр, 1968). Детальные исследования, проведенные на различных видах дрозофил, выявили центробежное сокращение инверсионного полиморфизма (Sperlich, Feuerbach, 1966; Dobzhansky, Ayala, 1973; Saura et al., 1973, и др.). Кариологический мономорфизм характерен также для краевых популяций позвоночных живот-

{141}

ных и человека (например, для изолированных популяций эвенков Средней Сибири, обитающих в экстремальных условиях) (Таусик и др., 1974). Различные объяснения этого феномена (см. также раздел III, главу 2) сводятся к следующему:

- 1) при образовании краевых популяций небольшой выборкой из полиморфной центральной популяции происходит обеднение генофонда (принцип основателя: Мауг, 1954);
- 2) полиморфизм связан прямой зависимостью с разнообразием условий, которое в центре выше, чем на периферии (Ludwig, 1950);
- 3) к периферии отесняются примитивные формы с рецессивными признаками (Вавилов, 1930);

4) в неустойчивых условиях отбираются немногие аллели, обеспечивающие наибольшую фенотипическую пластичность (Ayala et al., 1975);

5) преобладание р-отбора в краевых популяциях способствует мономорфизму (см. раздел III, главу 5).

Периферическое сокращение аллозимного полиморфизма у многих видов выражено менее отчетливо, чем хромосомного. Возможно, быстрое приспособление к экстремальным условиям осуществляется не за счет отбора аллелей структурных локусов, а главным образом благодаря изменению эпистатических отношений. Следовательно, отбор экспериментирует главным образом с генными последовательностями, покровительствуя тем из них, которые дают оптимальный в данных условиях фенотип (Soule, 1973). Близкие виды дрозофил обычно не имеют общих инверсий, что указывает на их происхождение от периферических хромосомных рас, сформировавшихся в условиях стресса (Ayala et al., 1970; Small, 1972).

Г. Карсон (1958), выдвинувший гипотезу гомоселекции, в последнее время развивает представление об открытой (свободная рекомбинация генов) и закрытой (ограничение рекомбинации сцеплением и облигатными эпистатическими отношениями в супергенах, часто в сочетании с инверсиями) системах изменчивости. Дрейф генов и дизруптивный отбор в открытой системе изменчивости способствуют дифференциации экотипов, но не имеют прямого отношения к видообразованию, которое рассматривается как сальтационная дезорганизация супергенов с последующим образованием новой закрытой системы. Этот цикл эволюции супергенов связан с популяционным циклом быстрого неконтролируемого отбором роста, резкого сокращения численности под действием неизбежной элиминации (Шмальгаузен, 1968) и образования новой популяции немногими основателями (flush-crash-founder cycle) (Carson, 1975).

Анализ математических моделей подтверждает возможность более быстрой адаптации при циклическом изменении численности (Nagylaki, 1975). Однако изменение адаптивной нормы, вероятно, происходит за счет выживания немногих преадапти-

{142}

рованных генотипов. Примером может служить *Clarkia*, растущая в полупустыне с жестокими сезонными засухами (Lewis, 1958; Bartholomew et al., 1973). Во время засух размеры популяций резко сокращаются (катастрофический отбор), выживает одно или немногие растения, причем отбор по супергенам покровительствует наиболее устойчивым генотипам, которые затем дают начало новым популяциям по принципу основателя. Новая популяция обладает повышенной засухоустойчивостью, что позволяет ей проникнуть в более аридные биотопы. Таким образом происходит наступление на пустыню и дочерние формы существуют в более аридных условиях, чем их предки. Можно предположить, что при резких изменениях физико-географических условий многие виды подвергаются катастрофическому отбору, который способствует скачкообразному изменению адаптивной нормы в ряду немногих поколений.

ГИБРИДИЗАЦИЯ

Широкие гибридные зоны возникают при разрушении физических барьеров между географически изолированными популяциями, не выработавшими биологических изолирующих механизмов. Что же касается симпатрических и парапатрических популяций, то здесь всегда имеются более или менее эффективные механизмы (экологические, этологические и физиологические), предотвращающие скрещивание или снижающие жизнеспособность и (или) плодовитость гибридов. Таким образом, симпатрическая гибридизация в отдельных пунктах или по всему ареалу — результат изменения условий, снижающего эффективность изоляции или покровительствующего гибридам. В том и другом случае связь гибридизационных процессов с эволюцией физических факторов среды не вызывает сомнений.

У растений при гибридизации нередко возникает сложный полиплоидный комплекс — динамичная система с множеством форм различных уровней плоидности, в которой исходные диплоидные виды служат как бы опорными колонами. В других случаях возникают диплоидно-полиплоидные популяции, в которых различные формы сегрегированы лишь на уровне субпопуляций или экотипов. Непрерывная гибридизация между субпопуляциями в сочетании с алло- и автополиплоидией поддерживает исключительно высокий полиморфизм. Такие полиморфные бога-

тые генами популяции со сложной экотипической структурой называют арогенными (Синская, 1948; Аверьянова, 1972). Примером арогенных популяций могут служить полиплоидные комплексы кавказских вероник, содержащие формы различных уровней плоидности, вплоть до декаплоидов. Их дифференциация связана главным образом с приспособлением к различным геологическим субстратам (Тумаджанов и др., 1975). Процесс сегрегации с последующей гибридизацией и формированием но-

{143}

вых арогенных комплексов, по-видимому, имеет циклический характер.

Г. Стеббинс (Stebbins, 1947) полагает, что основным эволюционным фактором в четвертичном периоде были гляциальные циклы. Во время наступания ледников изоляция в рефугиумах способствовала генетической дивергенции. В межледниковые эпохи изоляция нарушалась, широкая гибридизация активизировала формообразовательные процессы. Горные оледенения аналогично влияли на видовое разнообразие альпийской флоры (Simpson B., 1973). В низких широтах гляциальным циклам соответствует чередование сухих и влажных эпох (аридов и плювиалов). В сухие эпохи сплошные массы тропического леса оказывались разделенными на отдельные островные участки, между которыми пролегали корридоры саванны. Во влажные эпохи они снова смыкались. Этот периодический процесс сопровождался колебаниями численности, изоляцией и воссоединением лесных популяций (Vuilleumier, 1971).

Аналогичный эффект имели гляцио-эвстатические колебания уровня Мирового океана, периодическое затопление и осушение участков суши, разделяющих популяции морских организмов. Например, затопление п-ова Флорида во время четвертичных трансгрессий, а также сопутствующее им изменение направления течений и температурного режима играли большую роль в эволюции морских моллюсков атлантического побережья США (Valentine, 1963). Затопление прибрежных равнин во время трансгрессий ведет к изоляции пресноводных рыб в верхнем течении притоков речной системы. Этим объясняется высокий эндемизм рыб в горных участках рек (Линдберг, 1973). Таким образом, изменение климата и сопутствующие ему явления оказывают глубокое синхронное воздействие на видообразование в таких различных группах организмов, как растения, птицы, морские моллюски и речные рыбы.

СКАЧКИ В ВИДООБРАЗОВАНИИ

Гибридизация и хромосомные перестройки в сочетании с катастрофическим отбором — наиболее очевидные механизмы скачкообразного видообразования. В отношении других механизмов не вполне ясно, дают ли они постепенный сдвиг нормы (однонаправленный для всего вида или противоположно направленный в его дивергирующих частях), или скачкообразное изменение состояний признаков. Традиционные палеонтологические доказательства постепенного видообразования не всегда достоверны (Eldridge, Gould, 1972). Р. Бринкманн пишет о «статистической непрерывности» в эволюции признаков аммонитов, которая, впрочем, не исключает скачков. Р. Кауфманн также установил непрерывную изменчивость ряда признаков трилобитов, но некоторые аллометрические соотношения константны для вида и меняются

{144}

скачкообразно. Межвидовые генетические дистанции, как правило, значительно превышают внутривидовые, хотя появление репродуктивной изоляции не связано с большими генетическими сдвигами (Avice, 1975). Резкие изменения многие исследователи объясняют дрейфом генов. Теоретически дрейф вероятен при низких значениях коэффициента отбора, потока генов и повторного мутирования относительно частоты аллеля и, таким образом, способствует фиксации наиболее частых, а не (как принято думать) редких аллелей. В классических примерах дрейфа (окраски раковин *Сераеа*, групп крови у человека и т. д.) заметно недооценивалось значение отбора. На фоне сильной изменчивости в мелких популяциях проявляется общая тенденция к элиминации редких аллелей (в частности, редких групп крови). По-видимому, основное значение дрейфа состоит в том, что он ускоряет гомоселекцию.

Видообразование как основа филогенеза предполагает необратимость или, по крайней мере, качественный сдвиг в сторону необратимости по отношению к внутривидовой дифференциации. В

прошлом внутривидовые отличия считали в основном модификационными. Сейчас известно, что даже такие мелкие группировки, как думы амбарных мышей или стада рыб в одном озере (Коновалов, 1974), имеют генетические отличия, хотя и менее устойчивые, чем межвидовые. По-видимому, проблема соотношения модификационной и генетической изменчивости нуждается в пересмотре. Генотип программирует развитие нормального фенотипа при нормальных условиях, которые, таким образом, введены в его память. Модификация при отклонении условий от нормы связана с изменением активности генов и соответственно аллозимных спектров. Так, аллозимный спектр лактатдегидрогеназы изменяется в зависимости от поступления кислорода, регулирующего активность ее генов (Markert, 1965). При изменении общего уровня метаболизма нормальный для той или иной ткани аллозимный спектр ЛДГ претерпит некоторые отклонения. Если модификация окажется длительной, то новые условия будут введены в память генотипа как нормальные. Наиболее простое решение этой задачи заключается в деградации регуляторной системы, ответственной за дерепрессию гена, утратившего активность. Свидетельством изменения регуляторной системы могут служить резкие отличия между близкими видами по содержанию повторной ДНК (например, у видов *Lathyrus*) (Narayan, Rees, 1976), возникающие в результате амплификации или делеции гетерохроматиновых сегментов.

Новые условия могут приблизительно соответствовать каким-то условиям геологического прошлого, оставившим след в генетической памяти. Тогда наиболее простое решение адаптивной задачи сводится к реализации памяти о прошлом. Если аллозимный спектр, как в случае ЛДГ, изменяется в ходе онтогенеза, модификация чаще всего вызывает задержку развития на опре-

{145}

деленной стадии. В ряду поколений деградация генов, активных на более поздних стадиях, сделает изменение необратимым.

Сопоставление признаков различных топозкодемов подтверждает эту гипотезу. Еще Т. Эймер заметил, что признаки одной расы чаще всего соответствуют ювенильным признакам другой. Так, светлая кожа кавказской расы соответствует ювенильному состоянию этого признака у негроидов, а в развитии волосаного покрова наблюдаются обратные соотношения. Различные формы окраски у *Cepaea* также соотносятся как взрослые и ювенильные состояния признаков. Интересны палеонтологические примеры (рис. 29), сегрегация неотенических экотипов у девонской водоросли *Protosalvinia* (Niklas, 1976) и у моллюсков *Poecilozonites* в плейстоцене (Gould, 1970). Аналогичный процесс, по-видимому, ответстен и за преобразования мегаэволюционного плана.

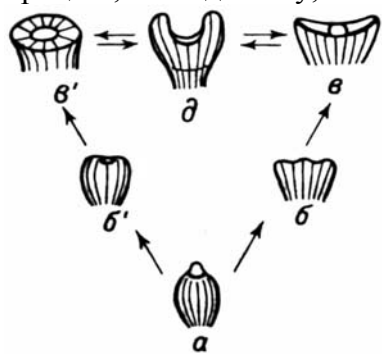


Рис. 29. Виды девонской водоросли *Protosalvinia*, соотносящиеся, как онтогенетические стадии

a — *P. arnoldti*;

б — *P. furcata*;

б' — *P. braziliensis*;

д — *P. bilobata* (по Niklas et al., 1976)

Глава 4. МЕГАЭВОЛЮЦИЯ

Проблема мегаэволюции, или макроэволюции (менее удачный термин, буквально означающий «длинную эволюцию»), — одна из наиболее спорных. В ней различимы два аспекта — таксономический и филогенетический. В таксономическом плане мегаэволюция означает возникновение таксона высшего ранга. Многие исследователи считают, что поскольку высший таксон в момент появления имеет статус вида и высшим становится лишь позднее, в процессе диверсификации, то

между мегаэволюцией и видообразованием нет принципиальной разницы. Иначе говоря, в природе идет лишь видообразование, а высшие таксоны — результат апостериорной оценки степени диверсификации. Однако как было показано в предыдущей главе, процессы видообразования и их продукты неравноценны. Возникновение одного вида может быть расценено как микроэволюционное, а другого — как

{146}

мегаэволюционное событие. Род *Drosophila* насчитывает около 2000 видов — больше, чем иные классы. Разбить его на таксоны более высокого ранга, чем подроды, по-видимому, невозможно, так как чрезвычайно интенсивная диверсификация не сопровождалась новообразованиями мегаэволюционного плана (2000 микроэволюционных эпизодов и ни одного мегаэволюционного). Далее, сложное сочетание параллелизма и ретикуляции могло привести к тому, что таксон высокого ранга возник как пучок форм, т. е. уже в момент появления был представлен не одним, а многими видами (раздел II, глава 3).

Л. П. Татаринов (1975) убедительно показал, что процесс маммализации (формирование класса млекопитающих) был растянут на несколько геологических эпох (я пришел к аналогичному выводу в отношении покрытосеменных) (Красилов, 1975а). Он считает, что даже в начале кайнозоя маммализация еще не завершилась, так как характерное для современных млекопитающих увеличение больших полушарий мозга произошло позднее. Через несколько тысячелетий, возможно, будут утверждать, что и в наши дни настоящих млекопитающих еще не было. Однако не следует смешивать таксономический аспект мегаэволюции с филогенетическим и использовать длительность формирования высших таксонов как довод против эволюционных скачков (например, расширение больших полушарий могло быть скачкообразным).

В филогенетическом плане под мегаэволюцией подразумевают кардинальные морфофизиологические преобразования. Существуют различные точки зрения на природу подобных преобразований: они могли осуществляться скачкообразно или путем накопления мелких последовательных сдвигов (в последнем случае мегаэволюция — это сумма микроэволюционных изменений).

МАКРОМУТАЦИИ

Р. Гольдшмидт (Goldschmidt, 1940) выдвинул гипотезу системных мутаций (макромутаций) — скачкообразных изменений всей генетической системы, ведущих к морфологическим преобразованиям мегаэволюционного масштаба и появлению нового таксона. По его представлениям, системные мутации возникают при ослабленном давлении отбора, сохраняются благодаря сверхдоминированию и постепенно стабилизируются отбором, действующим на новую систему как целое. Созвучные мысли мы находим у Дж. Хаксли (1942) (микроэволюция не имеет отношения к формированию новых типов организации), Б. Ренша (1954 и др.) (представление о конструктивных мутациях), А. А. Борисяка (1947) (проводил резкую грань между внутривидовым и межвидовым, или собственно филогенетическим процессами) и у других эволюционистов. Многие генетики полагают, что отбор

{147}

действует преимущественно на супергены, а не на отдельные локусы. Скачкообразная дезорганизация супергенов и выработка новой равновесной системы в теории Г. Карсона (раздел III, глава 3) — не что иное, как макромутации.

Возражения против макромутаций сводятся к следующему.

1. Макромутации летальны или дают уродливый фенотип. По Гольдшмидту, сокращение хвостовых позвонков у кошки или мыши — это просто уродство, а у археоптерикса — «небезнадежное уродство», так как веерообразное расположение хвостовых перьев улучшает летные качества.

2. Одновременное мутирование многих локусов невероятно. В действительности мутаторные гены и вирусы могут вызвать такое явление.

3. Тысячи мутаций в полиморфных популяциях не приводят к возникновению нового таксона. Роль единичной мутации ничтожна. По-видимому, следует различать мутации, повышающие устойчивость полиморфных систем и нарушающие ее (Алтухов, Рычков, 1972). Во всяком случае не

стоит настаивать на том, что поскольку тысячи людей, наблюдавших падение яблока, не открыли закона всемирного тяготения, то одному это тем более не по силам.

4. Единственный макромутант не может основать новую популяцию. Теоретически, однако, допустимо периодическое увеличение частоты макромутаций (аналогичное дубининским циклам летальных мутаций). При избирательном скрещивании и фильтрующем действии отбора возникновение популяции макромутантов вполне вероятно. Можно предположить также, что макромутации возникают как регулирующие изменения ранних стадий онтогенеза и, таким образом, проходят период «тайной эволюции» (Beer de, 1940). В этом случае их появление (с достаточно высокой частотой) — результат деканализации развития.

6. Тип высшего таксона — это абстракция, которая не может «возникнуть» как реальный организм. Это возражение, безусловно, справедливо: возникает не тип, а морфологические новации. Высокая адаптивная ценность обеспечит им статус признаков высших таксонов.

Макромутационный процесс, по-видимому, противостоит эволюции путем дубликации структурных локусов (Ohno, 1970) и заключается в перестройке полигенных регуляторных систем. Г. Дриш показал, что у высших организмов развитие части — функция ее положения по отношению к целому (Driesch, 1908) и что в ходе онтогенеза детерминированность развития клеток возрастает. Эти принципы предполагают позиционный и хронологический контроль онтогенеза.

Позиционный контроль в виде морфогенетических градиентов (Wolpert, 1969, 1971) связан с распространением продуктов метаболизма растущих органов (Соннеборн, 1974; Osborn et al., 1974; Vermij, 1974). Хронологический контроль, по-видимому, имеет

{148}

иную природу и, вопреки правилу Дриша, в значительной степени автономен (Hanson, Kaneda, 1968). Изменение порядка репликации повторной ДНК в ходе онтогенеза (Britten, Davidson, 1969; Price, 1976) наводит на мысль, что повторная ДНК, вкрапленная между структурными локусами, определяет последовательность соединения белков-регуляторов с гистонами и разуплотнения соответствующих участков ДНК. Если эта гипотеза справедлива, то делеции участков повторной ДНК могут вызвать наложение последовательных актов онтогенеза с макромутационными последствиями. Поскольку повторная ДНК чувствительна к дозе гена (Tartof, 1973; Graziani et al., 1973), можно предположить, что повышение активности генов при изменении адаптивного поведения (в опытах на крысах показана зависимость уровня РНК в клетках мозга при содержании в различных условиях и обучении: Wallace P., 1974; Казахашвили, 1974), сопоставимое с увеличением дозы гена, приводит в действие механизм дозовой компенсации и вызывает магнификацию регуляторных локусов. Изучение этих соотношений может пролить свет на связь макромутаций с экологическими сдвигами.

ПЕДОМОРФОЗ

Осборн торжественно провозгласил, что теория эволюционных скачков «растаяла как глыба льда под сияющим солнцем наблюдений» (Osborn H., 1934, p. 213). Однако его наблюдения оставляют открытым вопрос о природе аристокенеза — появления в онтогенезе морфологических новаций, превращающихся затем в адаптации взрослого организма. Как и другие сторонники градуализма, он, по существу, капитулировал перед палеонтологической летописью вместо того, чтобы попытаться объяснить ее.

А. Н. Северцов (1939) убедительно показал скачкообразный характер архаллакисов. К аналогичным выводам пришли многие исследователи (de Beer, 1940; Waddington, 1962; Loevtrup, 1974). Они продемонстрировали роль педоморфоза в формировании признаков ракообразных, насекомых, двоякодышащих рыб, хвостатых амфибий, нелетающих птиц («гигантские цыплята»), однопроходных и человека. У высших растений неотения (один из вариантов педоморфоза) — генеральная линия эволюции гаметофита (Тахтаджян, 1970). Палеонтологи обнаружили свидетельства педоморфоза в эволюции склерактиний, брахиопод, наутилоидей, аммонитов, граптолитов («колониальная неотения»: Cloud, 1948), трилобитов и остракод (Руженцев, 1940; de Beer, Swinton, 1958; Грамм, 1973). В ранней эволюции тетрапод переход от стадии Rhipidistia к Epistostege носил характер педоморфоза (Westoll, 1943).

Педоморфоз реализует пластичность ранних стадий и способствует колонизации новых адаптивных зон. В этом плане инте-

{149}

ресна экология вторичноводных переннибранхиат. В США взрослая амбиста утрачивает жабры и живет на суше, тогда как в Мексике она достигает половой зрелости на стадии водной, снабженной жабрами личинки — аксолотля. Этот классический пример неотении до последнего времени был мало изучен с экологических позиций. Г. Уилбур и Дж. Коллинз (Wilbur, Collins, 1973) показали, что неотения у амбистомы развивается в сухом климате, при неблагоприятных условиях на суше (А. Н. Северцов полагал, что возврат к водному образу жизни связан с сильной конкуренцией на суше.) Эти данные помогают понять связь неогенеза с изменением условий и распространение неотенических форм во время аридизации климата (например, среди пермских амфибий).

ТЕМПЫ ЭВОЛЮЦИИ

Проблема скачков тесно связана с изучением темпов эволюции. Предложено несколько способов оценки скорости эволюционных процессов. Наиболее простой из них заключается в расчете количественных изменений (в миллиметрах, граммах, градусах) на единицу времени. Например, скорость изменения средних размеров моляров в эволюции лошадиных составляла 0,1–0,2 мм/млн. лет. (Simpson G. G., 1949). Эти данные в цифровом или графическом выражении не дают представления о том, происходило ли изменение непрерывно или скачкообразно (плавная кривая на графике может суммировать несколько скачкообразных изменений). Они не показывают также, в какой мере изменения размеров затрагивали форму, что как раз и представляет наибольший интерес с точки зрения мегаэволюции. Изменение формы прослеживают с помощью метода деформированных координат: на рисунок исходной формы накладывается сетка прямоугольных координат. Линии с теми же координатами проводят через соответствующие точки на рисунке последующих онтогенетических или филогенетических стадий. При этом деформация сетки координат отражает изменение формы (рис. 30). Метод деформированных координат нашел применение в работах по филогении млекопитающих (Gray, 1946; Lull, Gray, 1949; Patterson, 1949) и в ряде случаев позволил постулировать недостающие филогенетические звенья.

Часто прибегают к оценкам темпов эволюции по скорости таксономической дифференциации — числу таксонов, появляющихся в единицу времени (для лошадиных — скорость появления родов 0,15/млн. лет, для палеогеновых тениодонтов — 0,21/млн. лет) (Simpson G. G., 1944; Patterson, 1949), или временному диапазону таксонов в хроноклинах (для видов *Baculites* в поздне меловых хроноклинах — 0,25–0,50 млн. лет, для видов аммоноидей позднего мела США — в среднем 0,45 млн. лет, для иноцератов из тех же слоев — в среднем 0,78 млн. лет, для дву-

{150}

створок *Thyasira* — 0,25–2 млн. лет, в среднем 0,86 млн. лет) (Kauffman, 1970).

Палеогеографические данные в ряде случаев позволяют определить давность изоляции и нижний возрастной предел дивергенции. Например, геологический возраст эндемичных видов рыб Кроноцкого озера на Камчатке, образовавшегося в среднем плейстоцене, не более 0,2 млн. лет назад. В Англии и на о-ве Джерси, отделившемся от континента 7–10 тыс. лет назад, таксономическая дифференциация некоторых насекомых и позвоночных достигла подвидового уровня. Множество такого рода данных приведено в работах Дж. Хаксли, Б. Ренша, Ф. Цейнера и др. Они показывают, что скорость таксономической дифференциации колеблется в широких пределах. Минимальный возраст подвидов современной фауны — несколько столетий, видов — около 50 тыс. лет. Эти цифры характеризуют в основном аллопатрическую дивергенцию. Другим типам формообразовательных процессов (раздел III, глава 3), вероятно, свойственны более высокие темпы.

Скорость эволюции характеризуют также максимальный геологический возраст современных таксонов и длительность существования вымерших. Основные расы человека насчитывают около 50 тыс. лет. Максимальные цифры для рас — несколько сотен тысяч лет. Млекопитающие виллафранкской фауны (2,5 млн. лет) принадлежат вымершим видам, тогда как среди калабрийских моллюсков (1,8 млн. лет) около 89% современных видов. По приблизительным оценкам, макси-

мальный возраст современных видов млекопитающих около 1,4 млн. лет, а беспозвоночных — 30 млн. (Simpson, 1949; Rensch, 1954). Современ-

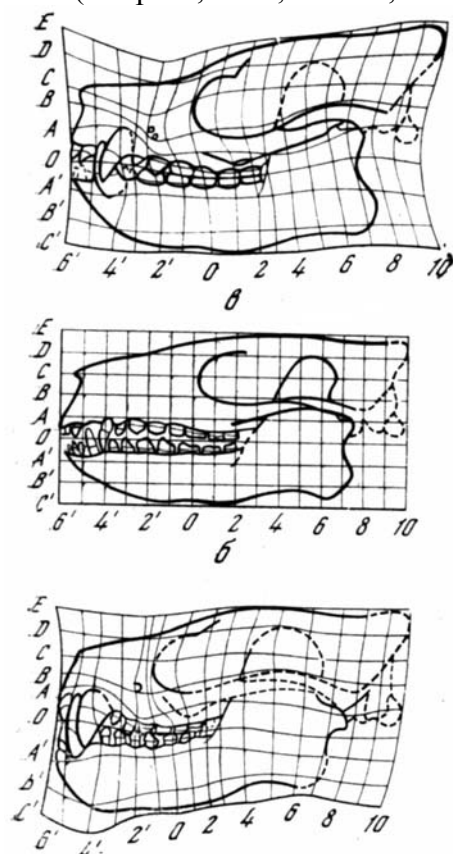


Рис. 30. Исследование изменения черепа в эволюции двух линий тениодонтов с помощью деформированных координат (по Patterson, 1949)

a — *Wortmania*;

б — *Onychodectes*;

в — *Conoryctes*

{151}

ные виды растений появляются, по-видимому, не ранее плиоцена. В плиоценовых флорах на их долю приходится до 27% общего числа видов древесных и 25% травянистых растений (Stebbins, 1949). Наиболее древние роды фораминифер появились в кембрии, а двустворок — в девоне. Среди растений самый древний род *Selaginella* появился в карбоне, более 300 млн. лет назад. Интересно, что вымершие виды и роды нередко оказываются короткоживущими по сравнению с современными. Многие вымершие виды млекопитающих существовали 200–300 тыс. лет, человеческие виды (неандерталец) — около 100 тыс. лет.

Дж. Умбгров определял скорость эволюции коралловых рифов Индонезии по процентному содержанию ныне живущих видов (плейстоцен — 70–100%, плиоцен — 50–70%, верхний миоцен — 30–50%, средний миоцен — 10–30%, нижний миоцен — 0–10%, олигоцен — несколько процентов). Резкое увеличение содержания современных видов в верхнем миоцене и плейстоцене может указывать на повышение темпов видообразования (Umbgrove, 1946). По мнению Симпсона (Simpson G. O., 1949), высокий процент доживших до наших дней позднемиоценовых видов скорее свидетельствует о замедлении эволюции. Предложенный им метод основан на допущении, что геологический возраст современных таксонов или длительность существования вымерших обратно связаны со скоростью эволюции. Чем выше ранг таксона, тем длительнее его существование и, следовательно, тем медленнее эволюция. Это, по мнению Симпсона, свидетельствует против макромутаций (можно возразить, что макромутация — редкое явление, частота которого несопоставима с частотой обычных мутаций). Б. Куртен судит о скорости эволюции по длительности существования вида и числу эволюционных шагов, ведущих к формированию нового рода. Так, в раннем палеоцене не более трех-четырех последовательных кладогенезов завершаются появлением нового рода млекопитающих. Средняя продолжительность существования вида в это время — 1,5 млн.

лет, в неогене — 5,2 млн. лет, в плейстоцене — 0,62 млн. лет. Эти цифры указывают на десятикратное изменение скорости эволюции в критические периоды (Kurten, 1959).

Появление высших таксонов приурочено к определенным периодам геологической истории (Newell, 1963). Особенно отчетливо такие периоды выражены в эволюции растений (вторая половина девона, пермь—начало триаса, мел и миоцен), кораллов и цефалопод (ордовик) и насекомых (карбон, рис. 31). Вспышки дифференциации высших таксонов привлекли внимание Э. Геккеля, И. Вальтера, Р. Ведекинда и других ученых, которые назвали их периодами расцвета, взрывной эволюцией или анастрофами. Анастрофы есть во всех группах, и их можно считать основной закономерностью эволюционного процесса (Rensch, 1954). В ряде случаев они совпадают с появлением группы или следуют непосредственно за ним. Такие ранние анастрофы из-

{152}

вестны у губок (почти все отряды известны с кембрия или позднего докембрия), беззамковых брахиопод (почти все отряды появились в кембрии), палеозойских кораллов и наутилоидей (появились в кембрии, анастрофа — в ордовике), насекомых (появились в девоне, анастрофа — в карбоне), высших растений. С другой стороны, восьмилучевые кораллы (появились в триасе, расцвет — в мелу), брюхоногие моллюски, костистые рыбы, птицы, млекопитающие и цветковые растения (появились в триасе или в юре, расцвет — в кайнозое) демонстрируют «запоздалые расцветы», отделенные от момента появления по меньшей мере двумя геологическими периодами. Хороший пример запоздалого расцвета — брахиоподы из отряда Craniida, которые появились в ордовике и пережили анастрофу в позднем мелу, почти через 500 млн. лет. Некоторые группы имели две последовательные фазы взрывной эволюции (например, амmonoидеи в девоне и юре).

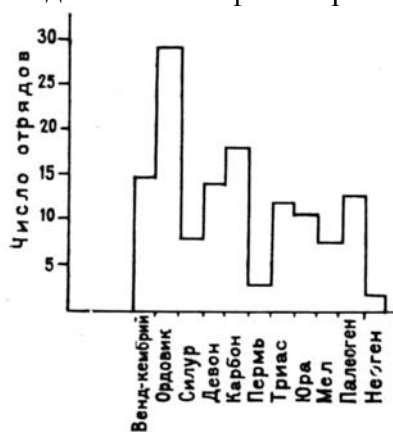


Рис. 31. Гистограмма, иллюстрирующая темпы таксономической диверсификации животных на уровне отряда

Следует отметить, что анастрофы не всегда совпадают (чаще не совпадают) с периодами наибольшего таксономического разнообразия, которое зависит от соотношения появляющихся и вымирающих таксонов (раздел III, глава 5). Не установлено прямой зависимости между ускорением дифференциации высших таксонов и увеличением числа низших. Это дает основание рассматривать анастрофы как периоды типогенеза — увеличения частоты макромутаций, связанных, по мнению О. Шиндевольфа, с действием космических факторов. Ф. Цейнер также пришел к выводу, что периоды взрывной эволюции имеют одинаковую продолжительность у низших и высших таксонов. Отсюда следует, что крупные преобразования не складываются из бесчисленного множества мелких, а осуществляются быстро, проходя через ограниченное число переходных стадий. Цейнер видит в этом подтверждение северцовской теории ароморфоза.

{153}

Число мутационных шагов между видами и высшими таксонами может быть одинаковым, но в первом случае это идиоадаптационные шаги, а во втором — ароморфы (термин Цейнера).

Отметим, что на датировки анастроф влияет неполнота летописи, таксономические разночтения и неравномерное развитие систематики различных групп. Кроме того, эти датировки дают представление (сугубо приблизительное) о темпах таксономической дифференциации, а не об эволюции организмов. Эквивалентные морфогенетические сдвиги в разных группах имеют различный таксономический вес. Скорость таксономической дифференциации в значительной мере зависит

от количества диагностических признаков. Поэтому двустворки с гладкой раковиной неизбежно «эволюционируют» медленнее, чем их скульптурированные сородичи. Этим объясняется отмеченная еще Дарвином связь между морфологической сложностью и темпами таксономической дифференциации («эволюции»).

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ТЕМПЫ ЭВОЛЮЦИИ

Данные палеонтологии недвусмысленно свидетельствуют о периодическом ускорении и замедлении эволюционного процесса — чередовании эпох тахигенеза и брадигенеза (Grabau, 1910). Среднюю для филума скорость эволюции Дж. Симпсон назвал горотелической. Отклонения в большую или меньшую сторону дают соответственно тахителическую и брадителическую скорость (Simpson G. Q., 1944).

Ч. Дарвин полагал, что скорость эволюции зависит от постоянства среды (у сухопутных выше, чем у морских) и многообразия связей со средой (у сложных выше, чем у простых). Среди факторов, влияющих на темпы эволюции, называют также численность, скорость мутирования, смены поколений, положение в трофической пирамиде, способ размножения, уровень специализации, условия отбора.

Многие генетики считают, что периодические колебания численности дают оптимальное сочетание дрейфа и отбора, повышающее темпы эволюции. В этом отношении дрозофила имеет идеальную популяционную динамику с резкими сезонными колебаниями численности. Высокий аллельный и хромосомный полиморфизм, быстрая смена поколений также должны способствовать тахигенезу. И действительно, мы знаем до 2000 видов дрозофил. Но на уровне рода (появился в эоцене) темпы эволюции дрозофилид явно замедленные. За тот же промежуток времени в эволюционных линиях копытных и хоботных сменилось несколько родов. Неогеновые и плейстоценовые слоны развивались гораздо быстрее мух: темпы их эволюции близки к максимальным для животных (Zeuner, 1958). По скорости смены поколений слоны явно уступают мухам и едва ли превосходят их по темпам мутирования. Следовательно, эти факторы, безуслов-

{154}

но важные, когда речь идет о микроэволюции, теряют всякое значение при переходе на мегаэволюционный уровень.

Стеббинс полагает, что в силу обратной связи между темпами эволюции и неизбирательной элиминацией (по И. И. Шмальгаузену) организмы низших трофических уровней более консервативны. Этим объясняется консерватизм планктона и «отставание» растений от животных. Можно, однако, усомниться в реальности такого «отставания». В целом для растений действительны те же закономерности мегаэволюции, что и для животных: независимость от размеров популяций, смены поколений и скорости мутирования. Такие древние виды, как мамонтово дерево, принадлежащее монотипному роду *Sequoiadenron*, высокополиморфны. Не установлено достоверных различий в скорости эволюции лесных трав и деревьев, хотя среди древесных растений (самый древний род, по-видимому, *Sequoia* — около 100 млн. лет) нет таких древних родов, как *Selaginella* (300 млн. лет), *Isoetes* (около 200 млн. лет) или *Marattia* (180 млн. лет). Это косвенно свидетельствует о более высоких темпах эволюции деревьев и подтверждает значение многообразия связей со средой.

Стеббинс подтверждает также второе предположение Дарвина — о значении устойчивости среды. Растения саванны и альпийских областей с резкими колебаниями количества осадков и температуры наиболее тахигеничны. У орхидных условия опыления (энтомофилия) менее устойчивы, чем условия рассеивания семян. Соответственно темпы эволюции цветка выше, чем плода. У злаков наблюдаются обратные соотношения. Однако некоторые авторы полагают, что в тропиках скорость эволюции выше, чем в менее устойчивых условиях сезонного климата (Hecht, Agan, 1972). Об этом как будто свидетельствует и большое таксономическое разнообразие тропической биоты. П. Брецки (Bretsky, 1969), изучая палеозойских двустворок, пришел к выводу, что мелководные сообщества более консервативны, чем обитающие в более устойчивых условиях глубокого шельфа. Работы Брецки вызвали оживленную полемику. Высказывалось мнение, что таксономическое разнообразие глубоководных сообществ возрастает за счет иммиграции и сохранения здесь видов, возникших в менее устойчивых условиях (Eldridge, 1974). Было также отмечено (Levinton,

1974), что трофические условия глубоководных биотопов (преобладают фильтраторы) менее устойчивы, чем мелководных (преобладают илоеды). Для решения этой проблемы, по-видимому, необходимо разграничить микро- и мегаэволюционные процессы. Не вызывает сомнений, что в устойчивых условиях видовое разнообразие выше. Вместе с тем есть основания полагать, что такие важные мегаэволюционные события, как появление наземных растений и тетрапод, цветковых и плацентарных млекопитающих, связаны с условиями сезонного климата (Merker, 1961; Беляева и др., 1974; Красилов, 1975а, и др.). Наиболее продуктивные в мегаэволюционном пла-

{155}

не периоды — венд, ордовик и девон,— судя по распространению криогенных и (или) красноцветных отложений, имели максимально сезонный климат.

Таблица 1

Число отрядов, появившихся в последовательные периоды фанерозоя

Группа организмов	Венд-кембрий	Ордовик	Силур	Девон	Карбон	Пермь	Триас	Юра	Мел	Палеоген	Неоген
Фораминиферы	1		2	4	1			3	1		
Губки	4		1								
Кораллы	2	8					2		3		
Брахиподы	2	4	2								
Брюхоногие	1				4				2	1	
Двустворки	2	1	1					1			
Головоногие	2	8		4	1	1	1	2			
Морские лилии		6	1				1				
Морские ежи		2		1	1		1	3	1		
Насекомые				1	9	1	2				
Рыбы			1	4							
Рептилии					2	1	5	2			
Плацентарные млекопитающие									1	12	1
<i>Всего</i>	14	29	8	14	18	3	12	11	8	13	1

Р. Гольдшмидт, Г. Карсон и другие исследователи (см. выше) постулировали связь макромутаций с ослабленным давлением отбора. Разрядка напряженности конкурентных отношений происходит в результате 1) нарушения гомеостаза закрытых экологических систем (Красилов, 1969; раздел III, глава 5), 2) резкого сокращения численности при неизбирательной элиминации, 3) проникновения в новую адаптивную зону. Последнее включает колонизацию новых биотопов или использование новых энергетических ресурсов, изменение репродуктивной стратегии, уменьшение зависимости от тех или иных факторов среды. А. Годри (Gaudry, 1896) и его последователи подчеркивали значение новых биотопов как фактора ускорения эволюции. Дж. Симпсон (1948) назвал переход от одного адаптивного равновесия к другому квантом эволюции. Начальные стадии формирования новых адаптивных типов (высших таксонов) носят квантовый характер и отличаются высокими темпами эволюции. Так, относительно хорошо палеонтологически документированный переход от *Rhipidistia* к первым тетраподам занял не более 5 млн. лет: промежуточные формы (*Epistostege*) появились в

{156}

начале позднего девона, а к концу этой эпохи известны уже вполне сформировавшиеся тетраподы (Westoll, 1942).

Сопоставление темпов эволюции в хроноклинах близких родовых групп (здесь практически исключается влияние различий в темпах мутирования и смены поколений) показывает, что экологические сдвиги действительно играли решающую роль. Так, среди палеоценовых тениодонтов пе-

решедшая к роющему образу жизни группа стилинодонтов эволюционировала быстрее, чем экологически консервативные конориктиды (Patterson, 1949). Факторы, нарушающие стабильность среды (трансгрессии, распространение сезонного климата) и создающие новые биотопы (дрифт континентов, развитие срединноокеанических хребтов, островных дуг, глубоководных желобов, горообразование), одновременно влияли на темпы эволюции различных групп организмов. Этим объясняется совпадение анастроф. Можно выделить таксоны с анастрофами в ордовике (табуляты, наутилоидеи, брахиоподы), девоне (фораминиферы, аммоноидеи, рыбы, наземные растения), карбоне (гастроподы, насекомые) и т.д. (табл. 1). Наибольшего размаха взрывная эволюция в масштабах всей биоты достигла в начале и конце палеозойских циклов тектогенеза (ордовик—средний девон, намюр—рубеж перми и триаса).

Глава 5. СИНГЕНЕЗ

Дю Рие (Du Rietz, 1921) назвал сингенетикой учение о филогении сообществ организмов. Термин сингенез употребляют как в узком (сукцессионные ряды, «синонтогенез»), так и в широком смысле (историческое развитие сообществ, филоценогенез, по В. Н. Сукачеву, 1954). Говоря об онтогенезе и филогенезе сообществ, мы невольно уподобляем их организмам и популяциям. В начале века сообщество рассматривали как сверхорганизм со строго детерминированным развитием от ювенильных, пионерских стадий к заключительным, климаксовым (Clements, 1916). Однако сукцессионные смены не ведут к единственному устойчивому заключительному сообществу — моноклимаксу. Как правило, сохраняется множество типов сообществ, которые образуют ряды или мозаику. Вся эта сложная динамическая система (поликлимакс) обладает значительной устойчивостью. Границы сообществ обычно расплывчаты, в ряде случаев вообще неясно, где кончается одно сообщество и начинается другое. Такая ситуация описана в американских прериях (в разных штатах прерия имеет различный облик, но невозможно установить, в каком месте происходит изменение — оно непрерывно) и названа континуумом (McIntosh, 1967).

{157}

Организменной концепции сообщества была противопоставлена индивидуалистическая, согласно которой сообщество — это случайное скопление видов с более или менее совпадающими требованиями к среде, свободно переходящих из одного скопления в другое (Gleason, 1926). Неопределенны как пространственные, так и временные границы сообществ, изменения во времени непрерывны, в каждый последующий момент (в масштабах геологического времени) сообщество уже не то, что в предыдущий. Сторонники индивидуалистической концепции считают, например, что современный редвуд (лес с *Sequoia*) имеет мало общего с миоценовым (Mason, 1947). Тем не менее тот и другой все же называют редвудом. Здесь мы сталкиваемся с обычным противоречием между таксономическим и филогенетическим аспектами эволюции. Не вызывает сомнений, что с миоцена до наших дней редвуд претерпел значительные изменения, но секвойя сохранила доминирующее положение, т. е. основной таксономический критерий не был затронут.

ГОМЕОСТАЗ БИОЦЕНОЗОВ

Сингенез можно уподобить эволюции киносценария: разные актеры пробуют свои силы в исполнении той или иной роли, подбор кинозвезд диктует некоторые изменения в сценарии, однако коренная переработка сценария влечет за собой смену исполнителей главных ролей. Также и в сообществе существует распределение ролей в пространственных, трофических, репродуктивных, конкурентных, симбиотических связях, составляющих его функциональную структуру. Виды, занимающие те или иные экологические ниши, меняются, но сама структура и тесно связанные с нею доминирующие формы сохраняются. Палеонтологическая летопись свидетельствует о длительном гомеостазе основных типов сообществ. Хронофауны (Olson, 1952) и полихронные флоры (Криштофович, 1946) устойчивы в течение многих миллионов лет как сложные системы с динамическими отношениями между составляющими их сообществами.

Экологи различают устойчивость сообществ (способность к регенерации при нарушениях) и «упругость» (сохранение основной структуры при внешних воздействиях). Сложные биоценозы

обладают большой устойчивостью, но незначительной «упругостью». Воздействия, превышающие их регенерационную способность, ведут к быстрой перестройке. В умеренной зоне северного полушария кордаитовые леса были основной растительной формацией с середины раннекаменноугольной эпохи по конец палеозоя, в промежутке 325–230 млн. лет. Затем, с середины триасового и по середину мелового периода, тоже приблизительно 100 млн. лет (200–90 млн.), здесь господствовали феникопсисовые леса. С датского века и по настоящее время (65 млн. лет) эту зону занимают хвойные и листопадные широколиственные

{158}

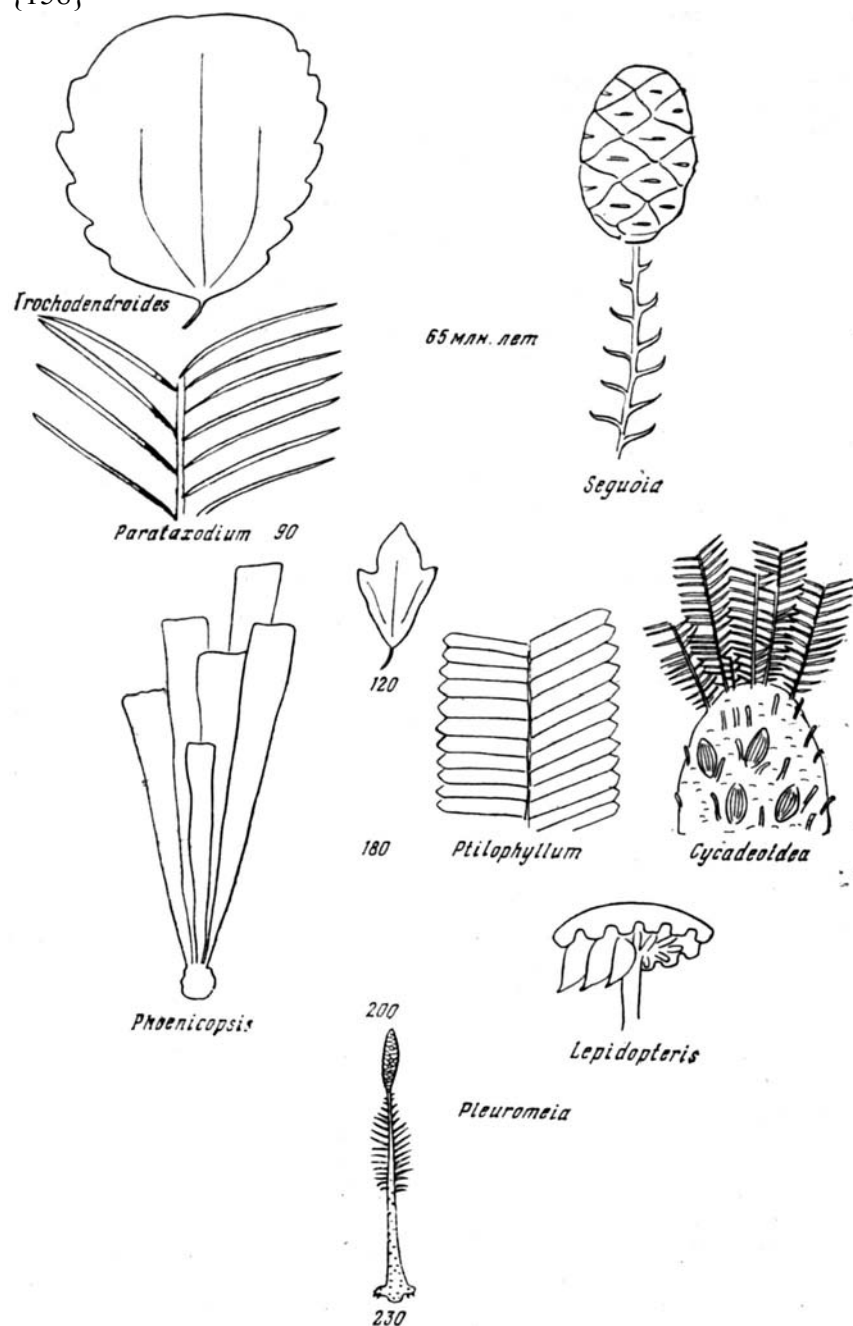


Рис. 32. Смена доминантов мезозойских геофлор в умеренной (слева) и субтропической зонах, отмечено появление цветковых в обеих зонах около 120 млн. лет назад

{159}

леса (рис. 32). Таким образом, отчетливо проявляется периодичность сингенеза. Периоды гомеостаза продолжительностью около 100 млн. лет сменялись относительно краткими революционными периодами. Переход от одного равновесного состояния к другому сопровождался вымиранием и изменением экологического статуса многих видов. Например, при переходе от феникопсисовых лесов к хвойно-широколиственным основные доминанты или вымирают (феникопсис), или сохра-

няются как второстепенные члены новых формаций (гинкго). Экспансия и взрывная эволюция преадаптированных и ценотически менее зависимых видов заполняла экологический вакуум.

ФАКТОРЫ СИНГЕНЕЗА

Вымирание и смену доминирующих форм связывают с конкурентными отношениями, эпидемиями, горообразованием, трансгрессиями, взрывами сверхновых звезд, инверсиями магнитного поля, изменением силы тяжести, климата, газового состава атмосферы, содержания редких элементов в почве и т. д. Сейчас уже невозможно перечислить все гипотезы, и у многих складывается впечатление, что определить реальные движущие силы сингенеза невозможно. Автор полагает, что ситуация не столь безнадежна и что последовательное применение правила Оккама — выбора наиболее простого решения — поможет нам оценить возможные факторы эволюции биocenозов. От фактора, претендующего на основную роль в сингенезе, требуется 1) соответствие эмпирическим закономерностям сингенеза, 2) хронологическое совпадение с основными сингенетическими событиями.

Важнейшая эмпирическая закономерность сингенеза заключается в том, что этот процесс носит периодический характер. Длительные периоды ценотического равновесия прерываются относительно краткими эпизодами радикальной перестройки сообществ и смены доминирующих типов. Общей закономерностью следует, по-видимому, считать также совпадение смены доминирующих типов морской и наземной биоты. Так, смена четырехлучевых кораллов и табулят склерактиниями совпадает по времени с замещением лепидофитовых и кордаитовых лесов хвойными, динозавры вымирают одновременно с аммоноидеями и т. д. (раздел IV, глава 5). Эпидемии или истребление хищниками не соответствует ни первой, ни второй закономерности. Отдельные виды вымерли от эпидемий или были истреблены человеком в историческое время. Однако до развития земледелия численность популяций человека регулировалась численностью промысловых животных. Это, по-видимому, сильный аргумент против истребления как основной причины вымирания плейстоценовой мегафауны (Van Valen, 1971). Установлена корреляция вымирания мегафауны с изменением климата и растительности (Bryson et al., 1970). Вымирание наиболее правдоподобно объяс-

{160}

няется деградацией тундро-степного биома вследствие иссушения климата в начале голоцена.

Дарвин видел причину вымирания в конкурентном вытеснении примитивных форм более прогрессивными. Ряд обстоятельств заставляет пересмотреть эту теорию.

1. Новая доминирующая группа не всегда геологически моложе прежней: динозавры и млекопитающие появились практически одновременно. В конце триаса динозавры заменили терапсид и древних млекопитающих, которые в юре очень редки, а в меловом периоде занимают адаптивную зону, позволяющую избежать конкуренции с крупными динозаврами (длина тела всех меловых млекопитающих менее 1 м, для динозавров это нижний предел: Bakker, 1971). Период их сосуществования — около 135 млн. лет, смена заняла не более 2 млн. лет. Некоторые исследователи связывают ее с модернизацией архаичных млекопитающих, сделавшей их более конкурентноспособными. В действительности модернизация (расширение больших полушарий мозга и др.) не предшествовала упадку динозавров, а следовала за ним. Она была не предпосылкой, а результатом экологической экспансии тех млекопитающих, которые не вымерли вместе с динозаврами. Аналогично сифон двустворок формировался в процессе освоения ими экологической ниши фильтратов, занятой в палеозое брахиоподами, а не как предпосылка вытеснения брахиопод.

2. В некоторых случаях организмы, последовательно занимающие определенную экологическую нишу, не сосуществовали и, следовательно, не вступали в конкурентные отношения: например, китообразные появились после вымирания ихтиозавров и других крупных морских рептилий.

3. Гипотеза конкурентного исключения не объясняет совпадения во времени смен морских и сухопутных доминантов.

4. Исход конкуренции зависит от множества факторов. Г. Глизон (Gleason, 1926) выдвинул принцип индивидуализма видов — оптимальные условия для видов одного сообщества не вполне идентичны. В. Волтерра и А. Лотка (Volterra, 1931; Lotka, 1932) писали о невозможности сосуществования видов, эксплуатирующих одни и те же ресурсы. Г. Ф. Гаузе (Gause, 1934) исследовал конкурентное исключение экспериментально: *Paramecium aurelia* вытесняет *P. caudatum*, или на-

оборот, в зависимости от выбора бактериальной культуры. При усложнении лабораторной среды разные виды *Paramecium* могут сосуществовать неопределенно долго. Аналогичные результаты дали эксперименты А. Кромби, Т. Паркера, Ф. Айала. В естественных условиях правило конкурентного исключения, по словам Хатчинсона (Hutchinson, 1957), выполняется, кроме тех случаев, когда оно не выполняется. Другая формулировка этого правила — n видов не могут сосуществовать, если они лимитированы менее чем n независимыми факторами — также не имеет общего знака-

{161}

чения (Armstrong, McGheese, 1976). По Левинсу, число сосуществующих видов прямо пропорционально общему спектру ресурсов и обратно — сумме размеров ниш. Он определяет нишу как относительную приспособленность по всем лимитирующим факторам среды. При таком понимании ниши афоризм «один вид — одна ниша» приобретает тот смысл, что не может быть двух экологически идентичных видов (по существу, тавтология). Ниши симпатрических видов эволюционируют не столько в сторону взаимного исключения, сколько к различной локализации оптимумов в экологическом пространстве (Whittaker, 1972). Смещение признаков (character replacement) обычно стабилизируется при 30–50-процентном перекрытии средних значений, причем признаки малочисленных (недавно интродуцированных) видов смещаются сильнее. Вид, менее конкурентоспособный, при равной исходной численности нередко более конкурентоспособен, если он численно преобладает. Благодаря этому вид-резидент успешно противостоит вторжению других видов (Narise, 1965). Таким образом, исключение в одних условиях сменяется динамическим равновесием в других и вытеснение широко распространенной группы из всех биоценозов маловероятно.

Чтобы избежать редуccionизма, объяснение сингенеза, как и любого другого процесса, следует искать на соответствующем уровне организации — в данном случае на биогеоценотическом, а не биоценотическом.

В. Н. Сукачев выделял эндозоогенезы — смены в результате воздействия организмов, — и гологенезы — смены, обусловленные действием геологических факторов. Р. Потонье (Potomie, 1951) отдавал предпочтение эндогенным факторам сингенеза, полагая, что все более плотное заполнение экологического пространства создает биотическое давление, способствующее возникновению новых форм, которые постепенно изменяют среду обитания и вызывают «пермутацию» — перестройку всей системы.

Однако исследование сукцессий растительных сообществ показывает, что развитие за счет изменения среды самими организмами приостанавливается при достижении климакса. В классических работах по сукцессиям роль основного фактора, определяющего устойчивое равновесие климаксовых сообществ, отводилась климату (Clements, 1916). При изменении климата происходит смена климаксов — клисерия. А. Н. Криштофович (1946) придавал большое значение экзогенным факторам эволюции полихронных флор. Обстоятельные работы Д. Аксельрода по истории мадротретичной геофлоры показывают, что экологический гомеостаз сохраняется в течение миоцена и первой половины плиоцена. Поднятие горных хребтов в середине плиоцена привело к резкой дифференциации условий и распаду мадротретичной геофлоры на ряд производных формаций, которые быстро

{162}

изменялись, приобретая все большее сходство с современными жестколистными группировками (Axelrod, 1958).

Многие авторы, начиная с Бюффона, постулировали ведущую роль изменения климата, которое они рассматривали как однонаправленный (Raunkiaer, 1934) или циклический процесс, связанный с космическими явлениями и тектогенезом. В. П. Амалицкий (1896, цит. по Личкову, 1956) одним из первых писал о влиянии орогенеза на эволюцию организмов. Значение периодичности тектогенетических и климатических процессов показал У. Мэттью (Matthew, 1915). По его представлениям, происходило правильное чередование эпох пенеппенизации, трансгрессий, теплого гумидного климата с эпохами поднятия континентов (или их окраин), регрессий, холодного и аридного зонального климата. В условиях гумидного климата возрастает разнообразие биоты, животные адаптируются к богатым пищевыми ресурсами биотопам и «спокойной жизни». Во время поднятия континентов, аридизации и высокого содержания кислорода в атмосфере происходит широкое

расселение видов, расширение экологических ниш и повышение активности. Близкие мысли высказывали П. П. Сушкин (1922), Н. Н. Яковлев (1922), Л. С. Берг (1925), Дж. Умбгров (Umbgrove, 1947), Б. Л. Личков (1956) и др. Дж. Хаксли писал, что «изменения глобального климата вне сомнения сопутствовали и способствовали выдвиганию новых (доминирующих — *В. К.*) типов и упадку старых» (Huxley, 1942).

В последнее время изменение гравитационной постоянной с периодом, равным космическому году, циклы эволюции плит литосферы и геомагнитных инверсий выдвигались как возможные причины периодичности сингенеза (Valentine, Moores, 1970; Purrett, 1971, и др.).

Как было показано в разделе III, главе 1, изменение ротационного режима и силы тяжести, тектогенез, вулканизм, возмущения магнитного поля и климатические колебания взаимосвязаны и действуют совместно. Они удовлетворяют нашему первому требованию (соответствие эмпирическим закономерностям сингенеза): носят периодический характер и одновременно влияют на морские и наземные биоценозы.

При совместном действии многих взаимосвязанных факторов некоторые из них, вероятно, были ведущими. Связь ранней эволюции многоклеточных с «критическими точками» (Пастера и Беркнера—Маршала) прогрессирующего окисления атмосферы подтверждается корреляцией распространения донных организмов в анаэробных условиях с их эволюционным уровнем (Rhoads, Morsze, 1971). Однако геохимия углерода, серы, урана и железа в докембрии свидетельствует об окислительной атмосфере (Dimroth, Kimberley, 1976). Б. М. Келлер (1976) отмечает приуроченность первых скелетных форм к осадкам аэрированных вод. Учитывая, что докембрий в целом — «время H_2S » (Degeus,

{163}

Stoffers, 1976), экспансию скелетной фауны можно объяснить нарушением стратификации океанических вод во время последовательных оледенений 675 ± 25 и 570 ± 10 млн. лет назад.

Альтернативно изменение циркуляции океанических вод можно связать с дрейфом. Распад экосистем, в которых доминировали трилобиты, хронологически точно совпадает с водружением ордовикских офиолитов в Аппалачах (Berry, 1972). Максимальные регрессии (также следствие дрейфа) приходятся на рубеж палеозоя и мезозоя (площадь эпиконтинентальных морей сократилась более чем в два раза) и датский век.

В целом хронологическое совпадение сингенетических революций с периодами тектонической активизации и сопутствующими ей климатическими изменениями хорошо документировано. Так, древнейшая фауна многоклеточных организмов эдиакарского типа появляется в Северной Америке, Северной Африке и Европе непосредственно выше так называемых лапландских тиллитов — свидетельств обширного оледенения около 680–700 млн. лет назад (Соколов, 1974). Появлению хордовых предшествовало не менее обширное ордовикское оледенение (Harland, 1972). Первые прогимноспермовые леса с первыми амфибиями появились во время девонского тектонического кризиса около 370 млн. лет назад и экспансии сезонного летнесухого климата («климата красных цветов») (Van Houten, 1972). Пренамюрский кризис 325 млн. лет назад и начало оледенения Гондваны совпадает с формированием крупнейших лесных формаций позднего палеозоя — кордаитовых лесов Ангарида и глоссоптериевых лесов Гондваны. Экспансия хвойных лесов и фауны терапсид сопровождала реставрацию Пангеи в поздней перми — начале триаса. Основные сингенетические события мезозоя и кайнозоя — распространение архаичных цветковых и млекопитающих в середине мелового периода, 110–90 млн. лет назад, смена доминирующих типов и массовое вымирание на суше и в море в датском веке, 65 млн. лет назад, экспансия степной биоты в миоцене, около 26 млн. лет назад, совпадают с основными эпизодами тектогенеза и увеличением сезонности климата (см. рис. 28). Основные события в эволюции планктона совпадают с изменениями термического режима (Frerichs, 1971). Показана корреляция резких перестроек морских биоценозов с гляцио-эвстатическими колебаниями уровня моря в позднем ордовике (Berry, Boucot, 1973; Sheenah, 1973), с трансгрессивно-регрессивными циклами мелового эпикратонного моря Северной Америки (Kauffman, 1970) (рис.33).

Ряд авторов (Cloud, 1948; Newell, 1963, 1967; House, 1963; Линдберг, 1973; Wiedmann, 1973, и др.) считает совпадение вымирания с регрессиями (на рубеже среднего и верхнего девона, перми и триаса, в конце мела) основной закономерностью сингенеза.

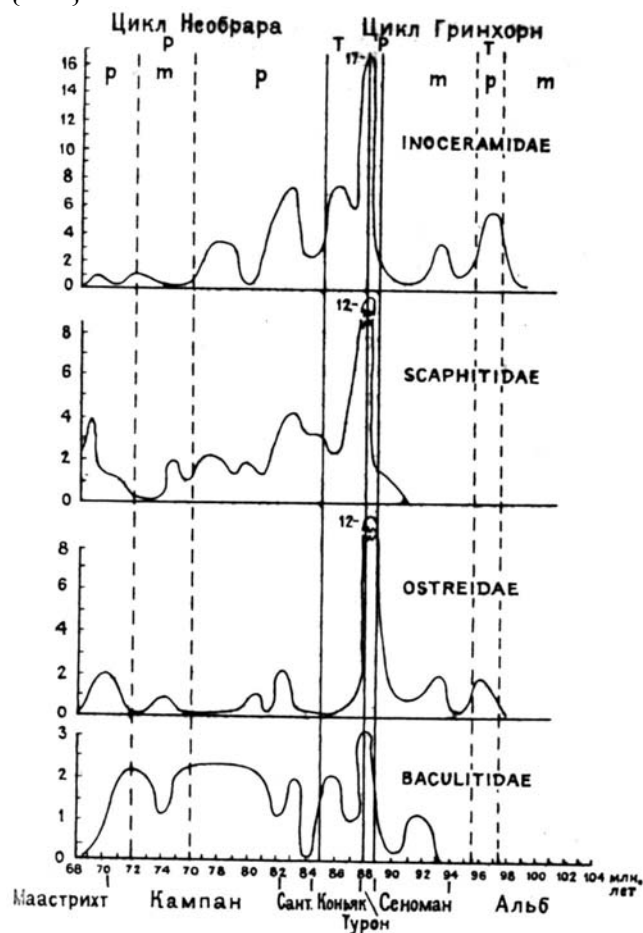


Рис. 33. Связь темпов эволюции (число видов/1 млн. лет) в разных группах беспозвоночных с циклами трансгрессии и регрессий (*T* и *P* — крупные циклы, *m* и *p* — мелкие) эпиконтинентального моря (по Kauffman, 1970)

Разумеется, хронологическое совпадение не может служить доказательством причинных связей. Дж. Симпсон писал, что «всегда найдется какая-нибудь предполагаемая планетарная пульсация» в пределах самое большое 50 млн. лет от появления новой крупной группы организмов (Simpson G. G., 1949). Сейчас этот тезис теряет силу, так как периодичность тектогенеза подтверждена новейшими исследованиями и временные отношения между тектоническими и эволюционными событиями приобретают первостепенное значение. Тем не менее пока причинные связи не выявлены, совпадение остается совпадением. Экзогенные воз-

действия рассматривают как прямую (катастрофы) или косвенную (изменение условий отбора) причину сингенетических перестроек.

КАТАСТРОФЫ

Вмешательство экзогенных факторов нередко представляют себе как катастрофическую элиминацию всех организмов, попадающих в сферу их действия (гибель наземных организмов при трансгрессиях) или как выборочную элиминацию стенобионтных организмов (изменение содержания кислорода элиминирует стенооксибионтные организмы, похолодание — стенотермные и т. д.). Два обстоятельства противоречат гипотезе катастрофической элиминации.

Во-первых, сингенетические революции не были мгновенными даже в геологическом смысле. Они были растянуты на миллионы лет. Поэтому их нельзя связать с такими кратковременными воздействиями, как космическая радиация в момент инверсий магнитного поля. Смена полярности происходит за 5 тыс. лет (Hillhouse, Cox, 1976), редукция магнитного поля при этом длится около 20 тыс. лет. Пики частоты инверсий приходятся на поздний кембрий—ранний ордовик, первую половину девона и неоген. Границы некоторых фаунистических зон совпадают с пиками частоты

инверсий (Hays et al., 1969). Шесть видов радиолярий вымерло и три появилось в 30-сантиметровой переходной зоне на границе эпох Матуяма и Брунее (Uffen, 1963). Однако усиление радиации при инверсиях, по-видимому, того же порядка, что и связанное с циклами солнечных пятен (McElhinny, 1973). Один из эффектов инверсий — ионизация верхних слоев атмосферы, — возможно, влиял на климат. Одновременное вымирание наземных и морских организмов — также довод против катастрофического облучения при инверсиях (Hays, 1971). Прямое действие возмущений магнитного поля на организмы невелико (Neagu, Lazar, 1972; Линькова, Мухина, 1975).

Подтверждением катастрофического действия изменения содержания кислорода в атмосфере было бы выборочное вымирание стенооксибионтных форм. В пользу кислородной гипотезы, по мнению Л. С. Гликмана, свидетельствует несовпадение эволюционных рубежей у животных и растений, которые меньше страдают от недостатка кислорода (Сочава, Гликман, 1973). В действительности установленная этим автором периодичность эволюции крупных пелагических акул с резкими изменениями родового состава в альбе, сантоне и датском веке полностью совпадает с периодичностью эволюции наземных растений. Корреляция между вымиранием и метаболической активностью (McAlester, 1970) не вполне достоверна (Schopf et al., 1971). К тому же она может указывать как на изменение содержания кислорода, так и на похолодание.

{166}

Вымирание морских организмов на рубеже перми и триаса объясняют опреснением (Fischer, 1965). С действием этого фактора связывают также дифференциацию бореальной и тетической морской фауны, однако такие стеногалинные организмы, как губки *Hexactinellida*, обитали в бореальной области (Reid, 1973). Более уверенно можно говорить о выборочной катастрофической элиминации стенотермных организмов. Вымершие в конце мела гигантские рептилии, рудисты, беннеттиты были, очевидно, наиболее термофильными компонентами наземных и морских сообществ. Однако немало стенотермных групп пересекает границу мезозоя и кайнозоя.

Эти соображения не умаляют роли прямого действия катастроф, но показывают, что оно не было основным фактором сингенеза.

ИЗМЕНЕНИЕ УСЛОВИЙ ОТБОРА

Организмы испытывают одновременное давление нескольких видов отбора, и направленность эволюции зависит от того, какой из них преобладает. Большое значение имеет отмеченное еще Дарвином противоречие между внутривидовым и межвидовым отбором. Внутривидовая конкуренция ведет к расширению спектра энергетических ресурсов, тогда как межвидовой отбор оказывает встречное давление. Иначе говоря, использование новых ресурсов ослабляет внутривидовую конкуренцию, но конкуренция с видами, занимающими смежные экологические ниши, при этом усиливается. Установлена связь между численностью вида и эксплуатацией пограничных биотопов, которая подтверждает значение внутривидовой конкуренции для экологической экспансии (MacArthur, 1972; Pianka, 1974).

Развитие по пути экологической экспансии и функциональной генерализации или сужения экологической ниши и специализации в значительной мере определяется соотношением внутривидового и межвидового отбора, которое, в свою очередь, зависит от устойчивости абиотической среды. При резких колебаниях условий и неизбирательной элиминации выживание обеспечивается темпами размножения. Быстрый рост численности способствует экологической экспансии. В то же время неустойчивость среды препятствует специализации. Если в устойчивых условиях существует один адаптивный оптимум, то при резких сезонных колебаниях приспособленность к условиям того или иного сезона не достигает максимального значения и остается достаточно высокой для обоих (Тимофеев-Ресовский, Свирежев, 1970).

Существует тесная связь между таксономическим разнообразием биоценозов и уровнем специализации видов. Показано, (MacArthur, 1972; Pianka, 1973), что видовое разнообразие (D_s) прямо пропорционально общему разнообразию ресурсов, используемых всеми видами (D_r), потенциальному числу смежных

{167}

ниш (\bar{c}), среднему перекрытию ниш (\bar{a}) и обратно пропорционально средней ширине ниши (Du):

$$D_s = \frac{Dr}{Du} (1 + \bar{c}\bar{a}).$$

Ширина ниш определяется дробностью пространственного, временного и трофического деления ресурсов среды.

А. Р. Уоллес (1878) впервые связал разнообразие биоты (в тропиках) с устойчивостью условий. Позднее Т. Добжанский (Dobzhansky, 1950) и другие авторы (Stehli, 1970) подтвердили эту зависимость, и сейчас она занимает центральное место в экологических исследованиях.

Затруднения вызывает 1) измерение разнообразия и 2) определение устойчивости.

Измерение разнообразия числом видов на единице площади или (в палеонтологии) числом видов «S среди N индивидов слишком чувствительно к размерам пробы (обычно с увеличением размеров пробы A число видов возрастает логарифмически: $dS = S/\log A$). Разнообразие можно характеризовать как вероятность принадлежности двух случайно отобранных один за другим индивидов одному виду (индекс Симпсона):

$$C = \sum_{i=1}^s p_i^2.$$

В более общей форме эти отношения передает информационная функция: $H(S) = \sum p_i \ln p_i$. Эти индексы выявляют связь разнообразия с распределением частот видов, или индексов значения («importance values»), которые суммируют относительную частоту и доминирование (Curtis, McIntosh, 1951). Другие способы выражения разнообразия как функции равномерности распределения индексов значения — это индекс Макнотона $DI = P_1 + P_2$ (сумма двух высших индексов значения) или индекс равномерности (Buzas, 1972):

$$E = \frac{H(S)}{\ln S}$$

В палеоэкологии чаще всего используют C, S и H(S). Показано, например, уменьшение H(S) в ходе обмеления миоценового бассейна (Buzas, 1972). Общее разнообразие γ складывается из α разнообразия внутри биотопов и β — разнообразия сообществ (Whittaker, 1972), причем уровень разнообразия, возможно, регулируется отбором сообществ, наиболее устойчивых в данных условиях.

Устойчивость условий включает 1) пространственную гетерогенность, 2) временную гетерогенность (главным образом сезонность) и 3) историческую стабильность, или предсказуемость. Эти

{168}

факторы по-разному воздействуют на разнообразие (Sanders, 1968; Lewontin, 1969; Buzas, 1972; May, 1973). Полагают, что, пространственная гетерогенность определяет α -разнообразие, а историческая стабильность — γ -разнообразие (MacArthur, 1970; Whittaker, 1972). По-видимому, влияние пространственной гетерогенности сказывается при «тонкозернистом» отборе (раздел III, глава 2), который, в свою очередь, связан с устойчивостью во времени. Изучение истории тропических экосистем в плейстоцене показало, что в историческом плане они нестабильны (Livingstone, 1975; Graham, 1975). Глубоководные экосистемы также подтверждены периодическими катастрофами — развитием анаэробных условий. Таким образом, сезонность, очевидно, — наиболее важный фактор редукции разнообразия.

В сезонном климате общее разнообразие ниже, чем в тропиках. Пищевые цепи короче и соответственно эффективность использования энергетических ресурсов среды относительно низкая, сложные формы взаимодействия между видами относительно редки (анемофилия и анемохория преобладают над энтомофилией и зоохорией). Уже из одного такого сопоставления следует, что распространение сезонного климата создает общую тенденцию к упрощению структуры биоценозов, сокращению видового разнообразия, вымиранию «избыточных» форм. И, напротив, при ослаблении сезонности климата равновесное состояние достигается за счет усложнения сообщества, с которым связано дробление экологических ниш (Красилов, 1973а, б). Сезонный климат дает преимущество генерализированным, а бессезонный — специализированным видам. Климатические циклы действуют как помпа, нагнетающая специалистов в высокие широты или, наоборот, отжимающая их к экватору (Valentine, 1969; Яблоков-Хнзорян, 1972).

Усложнение биоценозов в ходе сукцессии связано с тем, что сами организмы стабилизируют среду обитания.

На ранних сукцессионных стадиях преобладают виды с высокими темпами размножения — эксплеренты, по терминологии Л. Г. Раменского (1938). По мере усложнения биоценозов они уступают место более конкурентоспособным виолентам. Те же отношения передает теория К- и р-отбора (MacArthur, Wilson, 1967). При постоянной рождаемости и смертности скорость роста популяции характеризуется мальтузианским параметром m , который складывается из имманентной скорости роста r и несущей способности среды K . Иначе говоря, параметр m равен r в нелIMITИРУЮЩЕЙ среде и K — в лимитирующей (Gadgil, Bossert, 1970; Gadgil, Solbrig, 1972; McNoughton, 1975). В названиях соответствующих типов отбора — по эффективности использования ресурсов (K) и по скорости роста популяции (r) — я для удобства заменяю латинские буквы русскими К и р. Теоретически р-отбор в чистом виде действует в условиях экологического вакуума (когда есть только один вид), а К-от-

{169}

бор — в насыщенных закрытых сообществах. В природе их соотношение зависит от устойчивости среды.

П. Брецки и Д. Лоренц (Bretsky, Lorens, 1970) на палеонтологическом материале исследовали характер связей между 1) стабильностью среды и разнообразием, 2) стабильностью среды и устойчивостью биоты во времени и 3) разнообразием и устойчивостью биоты. Они пришли к выводу, что в первом случае связь прямая, а во втором и третьем — обратная. Такой характер связей, по мнению этих авторов, свидетельствует о сокращении генетической изменчивости (гомоселекции) в стабильных условиях. Поэтому здесь чаще происходят массовое вымирание и обновление биоты. Катастрофические воздействия периодически прерывают направленный процесс роста разнообразия (Bretsky, 1973).

Брецки выделяет периоды минимального разнообразия мелководных сообществ в раннем силуре, раннем миссисипии и раннем триасе. Разнообразие он оценивает числом одновременно существующих видов (наличное разнообразие, *standing diversity*), а не общим числом видов, обнаруженных в стратиграфическом интервале. Другой подход к оценке разнообразия дает несколько иные результаты (Rohr, Boucot, 1974). По Симпсону, изменение числа видов происходит за счет (а) переживающих видов, (b) переживающих с изменением, (c) дивергенции и (d) вымирания. Число новых видов равно $b+c$, исчезнувших — $b+d$, изменение разнообразия — $c-d$ (Simpson, 1949). Ч. Харпер (Harper, 1975) оценивает разнообразие в середине временного интервала по формуле

$$Tmi = Ti - Ei/2 - Ni/2,$$

где Ti — общее число таксонов, Ni — появившиеся и Ei — вымершие внутри данного интервала таксоны. По его оценкам, разнообразие возрастает в раннем палеозое, падает в позднем девоне — раннем миссисипии и раннем триасе. Кривые изменения разнообразия морских, пресноводных и наземных биоценозов в целом параллельны, хотя есть и отдельные отклонения (Pitrat, 1973). Интересно, что общее число семейств рептилий в конце пермского периода (джульфинский век) возрастает, а наличное разнообразие сокращается: 22 семейства (78%) вымерло и 24 новых появилось в этом временном интервале.

Хорошей иллюстрацией связи между формой отбора и числом видов может служить относительное разнообразие двух групп рыб африканских озер: р-отобранные эксплеренты (*Tilapia*) представлены одним и тем же видом во многих озерах, тогда как К-отобранные виоленты (*Haplochromis*) имеют по виду в каждом озере (Fryer, lies, 1969). Однако изучение электрофоретического полиморфизма не подтверждает гомозиготизацию в устойчивых условиях, напротив, глубоководные и тропические виды более полиморфны (Schopf, Gooch, 1972; Ayala, Valentine,

{170}

1974; см. раздел III, главу 2). Таким образом, К-отбор способствует выявлению потенциального полиморфизма и высоким темпам видообразования.

Некоторые авторы подтверждают корреляцию между устойчивостью и вымираниями (Jackson J. B., 1974, на примере моллюсков Карибского моря), другие считают ее недостоверной (Rohr, Boucot, 1974). Действительно, реликтовые группы сохраняются только в стабильных условиях (в Арктике нет реликтов). Темпы обновления биоты за счет вымирания здесь ниже, чем в нестабильных

экосистемах, к которым главным образом приурочено появление новых типов организации (раздел III, глава 4).

Дж. Валентайн связывает основные события в эволюции морских беспозвоночных с периодами нестабильности трофического режима и р-отбора во время коллизии континентов (Valentine, Moores, 1970; Valentine, 1971 a, b; Germs, 1974). Более общее значение, вероятно, имели периодические изменения сезонности климата, определяющие соотношение К- и р-отбора в морских и наземных биоценозах. Они отчетливо фиксируются как чередующиеся периоды вымираний и диверсификации в эволюции зоо- и фитопланктона (Cifeli, 1969; Lipps, 1969; Frerichs, 1971; Tappan, Loeblich, 1970), которые влияли на высшие трофические уровни, а также на содержание углекислого газа и кислорода в атмосфере.

На палеонтологическом материале редко удастся разделить генетический и модификационный компоненты изменчивости. Поэтому смысл выявленной многими авторами прямой зависимости между изменчивостью признаков и условиями не ясен. Однако Т. Шопф (Schopf, 1976) установил, что значение генетической (межколониальной) изменчивости по отношению к модификационной (внутриколониальной) у мшанок в устойчивых условиях возрастает.

Скорость роста популяций при р-отборе возрастает за счет увеличения «репродуктивного усилия» и (или) ускорения развития. Последнее особенно важно, так как, возможно, способствует пedomорфным новообразованиям мегаэволюционного плана (раздел III, глава 4).

Таким образом, совпадение периодов тектонической активизации и климатических изменений с важнейшими событиями сингенеза получает следующее объяснение: тектонические и климатические факторы нарушали устойчивость биотопов и гомеостаз экосистем. Нестабильность условий, и в частности распространение сезонного климата, сопровождалась упрощением структуры биоценозов, элиминацией «избыточных» видов, усилением р-отбора, снижением полиморфизма, экологической экспансией эксплерентов и связанными с нею морфофизиологическими перестройками мегаэволюционного плана. В периоды стабилизации и распространения тропического климата с ослабленной сезонностью происходило усложнение биоценозов, возрастала.

{171}

межвидовая конкуренция, К-отбор способствовал выявлению потенциального полиморфизма, дроблению экологических ниш, интенсивному видообразованию. Эти периоды изменения условий отбора вызывали смену экологических доминантов во многих биоценозах, определяли направленность сингенеза в масштабах всей биосферы, выступая как более или менее отчетливо выраженные этапы ее эволюции.

Смысл сказанного сводится к тому, что приуроченность эволюционных рубежей к тектоническим и климатическим перестройкам отражает основную закономерность эволюционного процесса и что эти перестройки не только «влияли» на ход эволюции (с чем все так или иначе согласны), но были ее основной движущей силой. Классическую версию эволюции путем естественного отбора, не учитывающую геологических факторов, я считаю редукционистской, так как объяснение биогеоценотических процессов не может быть найдено на более низком уровне организации биологических систем.

{172}

Раздел четвертый **БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ**

Описанные выше закономерности эволюции и ее связь с геологическими процессами оправдывают тот подход к стратиграфической классификации, который мы назвали каузальным, или экостратиграфическим (раздел 1, глава 3). Каузальный подход не исключает типологической и хроностратиграфической классификации. Автор считает его высшей ступенью стратиграфического исследования. Строго каузальная стратиграфическая система — это пока еще далекая, но в принципе достижимая цель (в отличие от идеальной хроностратиграфической системы). Каузальный подход не означает отказа от привычных категорий типологической и хроностратиграфической классификации, но требует некоторого их пересмотра.

Лишь немногие стратиграфы выступают против стратотипов (Шиндевольф, 1975). Большинство считает, что каждое стратиграфическое подразделение должно иметь свой стратотип. Однако и сторонники, и противники стратотипов вкладывают в это понятие совершенно различный смысл. Существует по крайней мере четыре концепции стратотипа: 1) стандарт стратона — типичный разрез, 2) номенклатурный тип, 3) мера временного интервала в хроностратиграфии и 4) хорошо изученный разрез с референтными слоями.

В типологической классификации практикуется обозначение границ таксона описанием типичного экземпляра. Таксономическая принадлежность других экземпляров определяется их соответствием типу. С типологической классификацией связано и первое представление о типичном разрезе стратиграфического подразделения, введенное Д'Орбиньи при описании ярусов юрской системы (D'Orbigny, 1849–1852 гг.). Вышедшая почти через сто лет статья В. Кегеля (Kegel, 1938) оживила интерес к стратотипам. Дж. Уилсон (Wilson, 1959) сравнивает концеп-

{173}

цию стратотипа с «одномерным» видом натуралистов, изучающих локальные фауны и флоры. В специальном таксономическом исследовании характеристика вида суммирует признаки многих популяций, и ни одна локальная выборка не может считаться более типичной, чем другая. Расширение географии стратиграфических исследований позволило составить представление о размахе изменчивости литологических и палеонтологических признаков всех подразделений международной шкалы. Некоторые стратиграфы, пытаясь примирить изменчивость с типологической концепцией, стали выделять не один, а несколько стратиграфических типов. Так появились парастратотипы — вспомогательные типы для отдельных районов, фациостратотипы — для отдельных фаций и т. д. (Sigal, 1964). Однако при детальном исследовании становилось все более очевидным, что изменчивость в пределах стратотипических областей (стратотопов) и фациальных группировок противоречит концепции типичного разреза. Для составления общей характеристики стратона во всех случаях необходима достаточно представительная выборка (ряд разрезов), а не описание одного стратотипа. Поэтому стратиграфы все более склонялись к мысли, что стратотип — это не самый типичный разрез, а просто первый из описанных, т. е. разрез, на котором основано первоописание стратона. Так возникла связь между типологической концепцией стратотипа и номенклатурным принципом приоритета.

В любой науке есть «трудные» понятия — постоянный источник разночтений и противоречий, например «вид» в систематике, «мутация» в генетике, «гомология» в сравнительной морфологии и т. д. Причина затруднений большей частью состоит в том, что эти долгоживущие понятия со временем изменили свой смысл, перешли из одной концептуальной сферы в другую. То же случилось и со стратотипом. Переход этого понятия из типологической классификации в номенклатуру послужил причиной путаницы, заметно осложняющей развитие стратиграфии уже в течение нескольких десятков лет. В частности, принцип приоритета — это номенклатурный, а не классификационный принцип. Он ограждает лишь номенклатурный тип, но не границы таксона.

Основной принцип систематики состоит в постоянстве номенклатурного типа (замена возможна лишь в случае его утраты, а также в очень редких случаях, когда принцип приоритета мешает решению номенклатурных проблем), который однозначно определяет применение названия. Распространение принципа приоритета на классификацию означало бы отказ от развития этой дисциплины. Никто не стал бы оспаривать выделение рода гинкго в самостоятельный порядок на том основании, что первоначально он состоял в семействе тиссовых. Принцип приоритета не препятствует изменению объема и границ таксона. Однако если бы род гинкго был признан номенклатурным типом семейства тиссовых, то принцип приоритета ограждал бы связь

{174}

названия семейства с этим родом, т. е. при любых классификационных изменениях семейство, содержащее гинкго, мы называли бы *Taxaceae*, а не *Ginkgoaceae*.

Эти принципы строго соблюдаются в систематике организмов, но постоянно нарушаются в стратиграфической систематике. Например, одно из возражений против перенесения датского яруса в палеоген заключается в том, что первоначально он был выделен как ярус меловой системы и по

принципу приоритета должен остаться в ее составе. В действительности принцип приоритета охраняет не границы меловой системы, а лишь название, определяемое номенклатурным типом. Если бы датский ярус был признан номенклатурным типом этой системы, то его перенесение в другое подразделение означало бы ликвидацию названия «меловая система». Однако такое номенклатурное решение никогда не обсуждалось и принцип приоритета не имеет никакого отношения к вопросу о принадлежности датского яруса меловой или палеогеновой системам. Попытка наложить вето на пересмотр стратиграфической классификации с позиций приоритета означает смешение номенклатурных и классификационных принципов и, кроме того, дискредитирует сам принцип приоритета, который превращается в препятствие на пути совершенствования стратиграфической классификации. Хотя в ряде работ (Sylvester-Bradley, 1967; Barthel, 1971; Мейен, 1974a) поясняется значение номенклатурных типов и принципа приоритета в стратиграфии, попытки пересмотреть границы того или иного стратона все еще наталкиваются на сопротивление сторонников плохо понятого принципа приоритета.

О. Шиндевольф (1975) полагал, что стратотипы, или руководящие разрезы, после изучения лучше всего засыпать. Возражая против хроностратиграфической концепции стратотипа, он заодно отвергает и номенклатурную концепцию, указывая, что в стратиграфии типы служат не для сохранения названий (это справедливо для классификационных типов, но не для номенклатурных) и что названия высших стратонов не образуются от названий низших (в биологической систематике названия семейств образуются от названий номенотипных родов, однако такой способ наименования не следует считать принципиальной стороной типификации; во всяком случае названия видов и родов не образуются от названий голотипов и типовых видов). Далее, Шиндевольф писал, что номенотипными следовало бы считать первые из описанных стратонов, что соответствовало бы принципу приоритета. Но, по его словам, нельзя утверждать, что, например, средний девон типичнее для девона, чем нижний или верхний. Это совершенно справедливо, но здесь речь идет уже о классификационной типологии, а не о номенклатурных типах. Многолетний опыт систематики показывает, что номенклатурные типы необходимы для обеспечения стабильности номенклатуры и предотвращения инфляции названий. Отсутст-

{175}

вие номенклатурных типов в стратиграфии — одна из причин неблагоприятного состояния стратиграфической номенклатуры. Можно возразить, что стратотип, определяя границы стратиграфического подразделения, в то же время служит и его номенклатурным типом. Это представление, безусловно, ошибочно. Номенклатурным типом может служить только один из классифицируемых объектов или подразделений низшего ранга, но не весь объем таксона. В противном случае столкновение стремлений к совершенствованию классификации и стабилизации номенклатуры снова завело бы нас в тупик.

Номенклатурным типом вида служит одна особь, а не все входящие в него особи, номенклатурным типом рода — один вид, а не весь принятый при первоописании видовой состав и т. д. Аналогично номенклатурным типом свиты может быть лишь один входящий в нее слой, а не весь стратиграфический интервал от нижней до верхней границы. Указание номенотипных слоев при первоописании стратиграфического подразделения способствовало бы стабилизации стратиграфической номенклатуры, не препятствуя пересмотру классификации. Желательно, чтобы номенотип был доступен для повторных описаний и легко распознавался в разрезе. В то же время едва ли есть необходимость в специальном законодательстве по охране номенотипных слоев. Большинство номенклатурных проблем можно решить без инспекции номенотипа. Достаточно, например, указания, что слой песчаника, избранный в качестве номенотипа, залегает в 100 м от нижней границы свиты А, название которой он определяет. Если возникает необходимость разделить эту свиту на две, то название А автоматически сохранится за той частью, в которую попадет номенотип. В стратиграфической иерархии номенотипом стратона может служить один из подчиненных ему стратонов. По мнению Видманна (Wiedmann, 1971), номенотипом яруса должна быть зона. Номенклатурные типы нужны только для самих стратиграфических подразделений, но не для их границ. «Стратотип границы» — это хроностратиграфическое понятие, не имеющее отношения к номенклатуре.

Изучение латеральной и вертикальной изменчивости стратиграфических признаков привело многих исследователей к выводу, что в том и другом случае мы имеем дело с непрерывной измен-

чивостью — континуумом, который невозможно расчленить на дискретные единицы, сохраняющие значение естественных подразделений стратиграфической шкалы в масштабах всей Земли. Подразделения международной шкалы обладают только временным единством, т. е. входящие в них слои объединяет лишь то обстоятельство, что все они образовались в определенный интервал времени. Обозначив нижнюю и верхнюю временные границы этого интервала, мы тем самым определим стратиграфическую принадлежность отвечающих ему слоев. Идеальным было бы, например, такое определение: к юрской системе отно-

{176}

сятся слои, образовавшиеся в промежуток времени между датами 180 и 130 млн. лет назад. Однако из-за технических ограничений методов радиометрической геохронологии такое определение непрактично. Поэтому хроностратиграфическое подразделение определяется обозначением пограничных слоев в стратотипе. «Объем яруса лучше всего определить как совокупность слоев в любом месте, отвечающую по возрасту всему временному интервалу, представленному слоями, заключенными между горизонтами, избранными в качестве реперов кровли и подошвы этого яруса в его типовом разрезе, или стратотипе» (Hedberg, 1964). Аналогично «систему можно представить как совокупность слоев с любыми признаками, образовавшихся в любом месте в течение определенного временного интервала, для которого избранный стратотип (или составной стратотип) служит только стандартным репером во времени, а не типичной стратиграфической характеристикой» (там же). Таким образом, стратотип в хронологической классификации — это разрез, содержащий стратиграфические реперы, или референтные слои, обозначающие подошву и кровлю стратиграфического подразделения, т. е. эталон временного интервала (Хедберг уподоблял его физическим эталонам метра или килограмма).

Так как любое членение хроностратиграфического континуума искусственно, то референтные слои устанавливаются методом «золотого гвоздя», т. е. международным соглашением. Для таких крупных стратонов, как системы, трудно найти непрерывный разрез, содержащий реперы подошвы и кровли. Их определяют с помощью составных стратотипов — двух или нескольких разрезов, без перекрытия нарастающих друг друга. Хроностратиграфическая корреляция сводится к прослеживанию во все более удаленных от стратотипа разрезах стратиграфических уровней, определяемых референтными слоями. Поэтому для корреляции важен, собственно, не весь стратотип подразделения, а стратотип границы — т. е. часть стратотипа, содержащая референтный слой. «Типы границ действительно наиболее существенны для выделения хроностратиграфических подразделений, так как они автоматически определяют само подразделение» (Hedberg, 1964). Репер нижней границы стратона одновременно маркирует верхнюю границу нижележащего стратона. Следовательно, нужны только стратотипы нижних границ. Например, С. Морли (Morley, 1975) предлагает избрать разрез Кендельбахграбена в Австрии в качестве стратотипа нижней границы рэта. Обозначать в том же разрезе референтный слой верхней границы рэта не имеет смысла, так как она будет установлена корреляцией со стратотипом нижней границы геттангского яруса, который пока не выбран (Morley, 1975). Эта процедура позволяет избежать перекрытий во времени.

Приведенное выше определение системы, предложенное Хедбергом на 22-й сессии Международного геологического конгресса,

{177}

было отвергнуто Советским стратиграфическим комитетом на том основании, что оно преуменьшает значение биостратиграфического метода. Системы как основные подразделения международной стратиграфической шкалы отвечают этапам эволюции органического мира и определяются биостратиграфически. Хедберг, впрочем, признает, что эволюционный уровень биофоссилий — наиболее существенная отличительная черта систем фанерозоя — и отводит палеонтологическим признакам главную роль в корреляции. Однако хроностратиграфическая система базируется на строго фиксированных реперах. Эволюционные эпизоды, так же как появление или вымирание вида, по мнению Хедберга и его последователей, не могут служить стабильным репером, так как новые палеонтологические находки постоянно изменяют их геологический возраст. Поэтому биостратиграфические подразделения, в отличие от хроностратиграфических, не могут иметь стратотипов, однозначно определяющих их продолжительность. Некоторые авторы (Holder, Zeiss, 1972)

считают, что и для хронозон стратотипы границ не нужны и что их не следует подчинять ярусу. Существует также мнение, что стратотип могут иметь только конкретные лито- и биостратоны, а не абстрактные хроностратоны, но оно противоречит основным постулатам хроностратиграфии.

Д'Орбиньи и Оппель не видели принципиальной разницы между зоной и ярусом. Хотя зоны называют по индекс-видам, а ярусы — по географической принадлежности, те и другие определяются типовым набором биофоссилий (Story, Patterson, 1959). Применение различных критериев к зонам и ярусам нарушает классификационный принцип единства основания деления. Что же касается стратотипов границ, то здесь обнаруживается более общее противоречие между естественной системой, которой противопоставлены неизбежные реперы, и искусственной системой, которой они необходимы. Стратиграф имеет дело с неравноценными по обнаженности, палеонтологической или радиохронометрической изученности разрезами. Установленные им закономерности, как правило, удается проследить не в любых, а лишь в наиболее полноценных опорных разрезах (Либрович, Овечкин, 1963; Шиндевольф, 1975). Для привязки собранной им информации стратиграф использует маркерные, или референтные слои (установлено, например, что такой-то вид впервые появился в слое А, но чтобы в дальнейшем можно было безошибочно отыскать этот слой, его необходимо привязать к ближайшему маркеру). Таким образом, независимо от теоретических установок, опорные разрезы и референтные слои играют большую роль в стратиграфической практике, но в каузальной стратиграфии значение референтных слоев определяет привязанная к ним информация, а не «золотой гвоздь».

{178}

Глава 2. РЕФЕРЕНТНЫЕ СЛОИ

Слой — элементарная единица и образование слоя — элементарное событие в стратиграфии. Слои одновременно участвуют в двух классификациях — стратиграфической и фациальной. В первой признаки слоев используются для выяснения временных отношений, во второй — для выяснения генетических отношений. Основная операционная единица фациальной классификации — фация — объединяет слои, занимающие одинаковое положение относительно структурных элементов седиментационного бассейна. Так, можно говорить о фациях русла и поймы, а также о фациях противоположных склонов знака волновой ряби. Фации объединяют в более крупные единицы иерархической фациальной классификации (Наливкин, 1956).

Наиболее общая закономерность, установленная при описании геологических разрезов, заключается в многократном повторении определенной последовательности фаций, которое время от времени прерывается неповторяющимися слоями. А. Камминг, Дж. Фуллер и Дж. Портер назвали их «непоследовательными слоями» (nonsequential beds, например, прослои турбидитов в карбонатноэвапоритовых циклотемах: Gumming et al., 1959). Повторяющиеся слои представляют собой запись геологической истории седиментационного бассейна, подобно тому, как повторяющиеся и уникальные последовательности нуклеотидов ДНК кодируют наследственную программу развития организмов. Форма записи в том и другом случае аналогична, и основная информационная нагрузка падает на уникальные элементы: в генетическом коде к ним приурочены структурные гены, а в геологическом разрезе они могут служить референтными слоями.

Повторность стратиграфической последовательности фаций объясняется их миграцией в соответствии с известным принципом Головкинского—Вальтера, согласно которому фации, сменяющие друг друга в разрезе, принадлежат соседним топографическим элементам седиментационного бассейна. Таким образом, повторные смены фаций носят миграционный характер, тогда как появление уникальных слоев можно назвать мутационной сменой. Она свидетельствует о существенном изменении фациальной обстановки.

ПОВТОРЯЮЩИЕСЯ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ

Ритмичное осадконакопление при устойчивых или однонаправленно изменяющихся условиях имеет 1) сезонный и 2) авторегуляционный характер.

Сезонная ритмичность (варвы) характерна для стратифицированных озер, лагун и морей. Ее сохранению способствуют ана-

{179}

эробные условия и отсутствие бентоса. Ритмичность возникает вследствие изменения гранулометрического состава осадков во время весенних паводков, цветения планктона, листопада, влияния температуры на садку карбонатов в озерах семиаридной зоны и солей в лагунах.

Авторегуляция в той или иной степени характерна для всех обстановок осадконакопления и ответственна как за очень мелкую, так и за крупную ритмичность. Чередование слоев различного гранулометрического состава объясняется миграцией знаков ряби (McBride et al., 1975). Накопление раковин зарывающихся моллюсков уплотняет грунт и ведет к гибели колонии (Keary, Keegon, 1975). Накопление торфа ведет к отрыву от грунтового питания и постепенно замедляет рост торфяника.

В результате накопления аллювия у одного берега и эрозии другого происходит миграция потока и многократная смена в разрезе русловых и пойменных осадков (Шанцер, 1951; Alien, 1970). По мере роста дельты все больше сносимого рекой материала сгружается в пределах дельтовой равнины, заполняет рукава дельты и тормозит сток.

В эпиконтинентальных морях заполнение осадками вызывает миграцию поясов песчаных, глинистых и карбонатных осадков, повышение базиса эрозии, уменьшение энергии седиментационного процесса, уже не компенсирующего прогибание. Начинается новый цикл.

Авторегуляция, возможно, играла определенную роль в формировании классических палеозойских циклотом Иллинойса — пятичленной последовательности песчано-глинистых слоев, мергелей, известняков и углей. Гляциоэвстатический контроль и тектонические движения предлагались как альтернативные механизмы цикличности (Duff et al., 1967). Формирование глубоководных турбидитов (флиша) также включает автоциклические процессы (Bouma, 1962; Walker, 1967). Математическое моделирование помогает понять закономерности образования полиритмических толщ (Вистелиус, 1961; Леонтьев, Гире, 1975; Turner, 1975).

Изменение условий обрывает автоциклический процесс и сопровождается седиментационными паузами или формированием слоев, выпадающих из автоциклической последовательности. Эти слои отвечают переходу от одного динамического равновесия к другому, когда автоциклический процесс возобновляется в новых условиях.

Факторы, нарушающие равновесие, обладают собственной периодичностью, определяющей ритмичность высших порядков, но по отношению к элементарным ритмическим процессам выступают в качестве уникальных событий.

{180}

РЕФЕРЕНТНЫЕ СОБЫТИЯ

Референтный слой служит для привязки первичной стратиграфической информации. Он должен легко распознаваться на фоне ритмической последовательности по литологическим и геофизическим признакам (например, кремнистые слои служат хорошими маркерами на геофизических профилях) или характеру залегания и иметь широкое площадное распространение. Хотя образование элементарного слоя имеет определенную продолжительность, в терминах геологического времени (раздел I, глава 5) — это моментальное событие. Все компоненты слоя считаются одновременными, если не доказано обратное (переотложение биофоссилий, вымыв, метасоматоз).

Регулярные миграции фаций (правило Головкинского—Вальтера) послужили основанием для сомнительного вывода о диахронности слоев. А. Б. Шоу считает, что все слои в отложениях эпиконтинентальных морей диахронны. Эти представления тесно связаны с концепцией непрерывной седиментации и абсолютного времени (непрерывное скольжение образования слоя относительно последовательности точечных моментов). Однако при миграции фаций условия седиментации не переносятся с места на место как целое. Напротив, миграция происходит вследствие изменения условий, маркирующего последовательные моменты геологического времени, запечатленные геологической летописью как неидентичные слои. В литературе можно встретить много примеров «диахронности слоев». Эти примеры показывают лишь, что разные слои нередко принимают за один слой и что такие ошибки время от времени удается распознать.

Нарушения динамического равновесия седиментационной системы фиксируются в разрезе по изменению интенсивности или паузам в осадконакоплении, образованию эрозионных поверхно-

стей, почвенных профилей и кор выветривания. Соответствующие слои и поверхности могут служить стратиграфическими реперами. Проведение границ по слоям конгломератов или грубозернистых песчаников, залегающих в основании ритмически построенных пачек,— широко распространенный прием стратиграфической классификации аллювиальных, дельтовых и морских турбидитовых толщ. Методика выделения циклов, нижняя граница которых проводится по относительно грубозернистому слою регрессивной фации, была разработана для угленосных отложений Донецкого бассейна (Жемчужников и др., 1959–1960). В последовательности циклов I порядка мощностью 8–17 м наблюдается закономерное изменение соотношений между грубозернистым регрессивным и тонкозернистым трансгрессивным членами, которое носит периодический характер и позволяет выделить мезоциклы (30–70 м) и макроциклы (100–150 м). При корреляции разрезов сначала сопоставляется последовательность макроциклов, затем циклов низших порядков, причем наиболее устойчивые

{181}

циклы, сохраняющие определенный набор и последовательность фаций, служат маркирующими горизонтами. В стратиграфии флиша маркерами служат грубозернистые турбидиты (Ricci-Lucchi, 1975). Некоторые исследователи считают их продуктом длительной аккумуляции, другие постулируют краткий седиментационный эпизод (Ksiazkiewicz, 1975).

Ближние методические приемы используются при корреляции разрезов флишевых толщ. В роли референтных слоев выступают не только грубозернистые базальные слои ритмов, но и другие их элементы. Например, при разработке первой детальной стратиграфической схемы угленосных отложений Донецкого бассейна были использованы легко распознаваемые прослои известняков, приуроченные к трансгрессивным частям ритмов (Лутугин, 1926). Эта схема оказалась настолько удачной, что послужила основой всех последующих стратиграфических работ в Донецком бассейне. Сами угольные пласты, различающиеся по морфологическим признакам, с большим или меньшим успехом выполняли функции стратиграфических маркеров (см., например, Гинзбург и др., 1972). С ними связаны каолинитизированные болотные почвы — тонштейны (Феофилова, 1975). Последовательные тонштейны отличаются друг от друга по мощности, цвету, растительным остаткам, пиритовым конкрециям и другим признакам (Зарицкий, 1972), которые настолько устойчивы, что позволяют проследить отдельные слои в пределах всего бассейна площадью 60000 км. В перми и триасе Центральной Европы широкое площадное распространение имеют так называемые фиолетовые горизонты — выдержанные по простиранию почвенные слои (Ortlam, 1974).

Красноцветные толщи девона, перми и триаса содержат карбонатные конкреции и слои из слившихся конкреций — так называемые мельничные жернова (cornstones). Они аналогичны каличе — карбонатным слоям плио-, плейстоценовых и голоценовых почвенных профилей семиаридных областей с сезонными дождями (Leeder, 1975). В последнее время показано значение ископаемых каличе для понимания седиментационных процессов и стратиграфической корреляции. Почвенный профиль формируется в течение нескольких тысяч лет. На юге США описаны разрезы, содержащие до 250 эпизодов образования каличе, разделенных кратковременными трансгрессиями (Smith D. B., 1974).

Нарушение карбонатной седиментации происходит в результате изменения глубины (при дрифте устанавливаются закономерные соотношения между возрастом карбонатов, глубиной и расстоянием от срединноокеанического хребта), растворимости карбонатов, развития донных течений. Изменения карбонатности отражают как климатические колебания, так и перестройки глобальной системы океанических течений (например, при образовании Панамского перешейка в плиоцене: Berger, 1972). Они служат важными стратиграфическими маркерами (Жижченко, 1973). В донных отложениях хорошо прослеживаются также

{182}

слои кремнистых пород, связанные с подводным вулканизмом.

Пепловые слои нередко прослеживаются на большие расстояния и служат надежными стратиграфическими маркерами. Их реперное значение возрастает, если они содержат биотит или санидин в количествах, достаточных для калий-аргоновой хронометрии. В отложениях мелового эпиконтинентального моря, пересекающих Северную Америку от Мексиканского залива до моря Бофорта в виде осадочной линзы шириной до 1000 км и мощностью около 3000 м, насчитывается

400 слоев бентонита, которые прослежены на расстояние от нескольких десятков до 3000 км. Более 20 слоев датированы калий-аргоновым методом. Тщательное изучение и картирование бентонитовых слоев позволило использовать их для привязки и контроля синхронности -границ многочисленных биостратиграфических зон.

ОЦЕНКА РЕФЕРЕНТНЫХ СЛОЕВ В ОБЩЕЙ И МЕСТНЫХ ШКАЛАХ

Слои, служащие для привязки первичной информации, по мере ее накопления получают оценку, позволяющую отбросить одни из них и выбрать другие в качестве реперов стратиграфических границ. Ценность стратиграфических признаков определяется историческим значением событий, которые они отражают. Э. Кауффман (Kauffman, 1970) измеряет ценность, или «надежность» (confidence level), числом эволюционных эпизодов в различных группах беспозвоночных: совпадение 15 событий обеспечивает высокий уровень надежности, 10 — средний и 5 — низкий. Уровни, к которым приурочено наибольшее число эволюционных событий, намечают положение границ между ярусами. Кауффман считает такой подход к определению ярусных границ более надежным, чем сопоставление с европейскими стратотипами по руководящим видам аммонитов и двустворок. Образование референтных уровней высокой надежности связано с регрессией эпиконтинентального моря. Образцом такого анализа я считаю работу Брайсона и его коллег (Bryson, et al., 1970), выполнивших компьютерную оценку 620 референтных уровней (перерывы в осадконакоплении, трансгрессивные и регрессивные серии, таксономическое разнообразие и т. д.). Пики частот событий конвергируют к семи уровням, отвечающим рубежам голоценовой шкалы Блитта—Сернандера. Ценность референтного события, таким образом, адекватна силе воздействия и многообразию последствий. Хотя исчезновение пыльцы *Castanea dentata*, уничтоженной за 50 лет по всему ареалу грибом *Endothia parasitica*, маркирует отчетливый уровень в озерных осадках (Anderson, 1974), его стратиграфическая ценность невысока. Оценка факторов сингенеза в разделе III, главе 5 дает представление об их стратиграфическом значении.

{183}

Универсальную синхронность таких факторов, как тектогенез, трансгрессии и регрессии, изменения климата, невозможно доказать эмпирически, не замыкаясь в порочном круге. Ее можно лишь постулировать теоретически и пытаться затем фальсифицировать, опять-таки теоретически. Например, предположение о неглобальных эвстатических колебаниях в связи с изменением формы геоида фальсифицирует закон Штилле (синхронность эпейрогении). Изменения климата вызывают 1) сдвиг климатических зон, наиболее ощутимый в экотонах, где чередуются фации, принадлежащие различным зонам (например, угленосные и красноцветные толщи); 2) изменение энергетического уровня седиментационных процессов и соответственно мощности и гранулометрического состава осадков; 3) изменение соотношения окислительных и восстановительных процессов в педогенезе, хемогенном и органогенном осадконакоплении в болотах (эвтрофная или олиготрофная среда), озерах (кислая или щелочная) среда), морях и океанах (нарушение циркуляции, развитие бескислородных придонных зон, изменение глубины растворения карбонатов); 4) нарушении органогенной седиментации на континентах (торфонакопление) и в океане (накопление кремнистых и карбонатных илов) за счет изменения продуктивности наземной растительности и планктона. Таким образом, климат так или иначе влияет на все области осадконакопления.

Однако ни один из факторов сингенеза не универсален в своих локальных проявлениях. «Атмосфера просто не ведет себя таким образом, что повсеместно или хотя бы на одном континенте сразу становится теплее, холоднее, суше или более влажно» (Bryson et al., 1970). Ю. Г. Леонов пишет: «Ни одно явление не обладает и, видимо, в принципе не может обладать всемирным распространением в буквальном смысле слова, обязательно сменяясь по латерали другими, связанными с ним (если речь идет об общепланетарном импульсе) явлениями. Выделение таких цепочек латерально взаимосвязанных, хотя и различных явлений, по существу, и представляет собой исследование орогенических фаз» (1976, с. 12). Это и есть корреляция по каузальным связям, или «сигналам» (Kitts, 1966). Она, по мнению Д. Киттса, передает лишь отношения до—после, но не синхронность, так как скорости распространения «сигналов» — относительной устойчивости различных экосистем — мы не знаем. В действительности признаки изменения разных экосистем в одних и тех же слоях (например, последние аммониты и динозавры в свите Ланс, США) доказывают син-

хронность. Следующие цифры характеризуют скорость климатического «сигнала»: вычисленный по колонкам буковых скважин разрыв между изменением скорости карбонатного осадконакопления (связано с изменением глубины растворения карбонатов) и образования кремнистых илов (зависит от продуктивности планктона) составляет 2600 лет, а между карбонатным осадконакоплением и изменением изотопного

{184}

состава кислорода (контролируется температурой) — 5600 лет (Pisias et al., 1975) — эти величины можно рассматривать как пренебрежимо малые в доголоценовой стратиграфии. Тем не менее каузальный подход чреват циркулярностью, так как о каузальных отношениях мы часто судим по временным (например, о геомагнитных инверсиях как причине вымирания). Я предпочитаю говорить о корреляции по следам взаимодействия в памяти различных экосистем. Такую корреляцию имел в виду К. Дилер, когда писал, что периоды правления Елизаветы в России и Марии Терезии в Австрии связаны с семилетней войной и, следовательно, совпадают (Diener, 1919).

Таким образом, референтные уровни высокой надежности связаны с событиями, одновременно нарушающими седиментационный процесс и биотическое равновесие. Такие события расцениваются как местные катастрофы. Действительно, в ряде случаев они развивались очень быстро. Трансгрессия палеозойского моря в Аппалачах продвинулась на десятки километров за несколько месяцев (возможно, даже за несколько дней). Подошва трансгрессивной свиты на этой территории образует синхронный уровень (Zangeri, Richardson, 1963; Newell, 1967). Биоценотической катастрофой можно считать и смену бореального хвойного леса хвойно-широколиственным на обширной территории Северной Америки в течение 600 лет (мгновенную в масштабах геологического времени). Она дает практически синхронный палиностратиграфический уровень (Ogden, 1967).

На первый взгляд, локальные катастрофы могут служить референтными событиями не более чем местного значения. Однако более широкий подход позволяет установить их связь с действием глобальных факторов, проявившимся повсеместно, хотя и с разной катастрофичностью. В этом отношении интересно катастрофическое пересыхание Средиземного моря на рубеже миоцена и плиоцена после мессинского «солевого кризиса». Донное бурение выявило широкое распространение мессинских эвапоритов с трещинами, усыханиями и другими признаками периодического осушения. На них несогласно ложатся глубоководные плиоценовые мергели с атлантической фауной. Перерыв в осадконакоплении составляет около 1,5 млн. лет. Резкой литологической границе в глубоководной части Средиземного моря соответствуют базальные конгломераты на шельфе (Cita, 1973). Они маркируют почти синхронный рубеж с небольшим возрастным скольжением с запада на восток. Полагали, что мессинские эвапориты образовались в глубоких депрессиях, расположенных значительно ниже уровня Мирового океана. Время от времени атлантические воды прорывали барьер на месте Гибралтарского пролива и в виде грандиозного водопада устремлялись в депрессию. Затем связь с океаном обрывалась и резервуары высыхали. Согласно этой модели, мессинский кризис — местное явление, обусловленное локальными тектоническими подвижками. Но

{185}

Н. Флемминг и Д. Роберте (Flemming, Roberts, 1973) высказали предположение, что пересыхание внутренних морей связано с глобальной регрессией, вызванной изменением скорости дрифта.

Р. Зоннефельд (Sonnenfeld, 1975) объясняет мессинский кризис изменением гидрологического режима. В тропиках водный дефицит внутренних морей компенсируется поверхностным притоком океанических вод, избыток солей выводится донным течением. В умеренном климате, наоборот, избыток опресненных вод выводится поверхностным течением, а приток соленых океанических вод образует донное течение. Сейчас воды повышенной солености выводятся донным течением из Средиземного моря через Гибралтарский пролив, но в холодные фазы плиоцена и плейстоцена происходила инверсия течений. Средиземное море в миоцене было связано с опресненными бассейнами Паратетис, о чем свидетельствует солоноватоводная фауна, сходная с черноморской. Сокращение выноса солей придонным течением привело к сероводородному заражению (под эвапоритами залегают черные сланцы), насыщению донных вод солями, постепенно заполнявшими мелеющий бассейн. Таким образом, средиземноморскую катастрофу можно связать с общим изменением климатических условий. Палеомагнитные данные свидетельствуют о форми-

ровании базальных слоев средиземноморского плиоцена в конце геомагнитной эпохи 5 (более 5 млн. лет назад). К этому уровню в океанических донных скважинах приурочена смена зональных форм планктонных фораминифер и наннопланктона (Berggren, Van Couvering, 1974) и преобладание левозавитых форм *Pulleniatina*. С ним связывают также оледенение Антарктиды (Drewry, 1975).

Важнейшие стратиграфические рубежи — границы подразделений международной шкалы высшего ранга — должны отвечать самому высокому «уровню надежности» в понимании Кауффмана. Этому требованию вполне удовлетворяет хорошо изученная граница маастрихта и датского яруса. В стратотипе и других детально изученных морских разрезах она отмечена резкой сменой фаций и несогласием (датские слои в северной Европе залегают на так называемом твердом грунте — корродированной поверхности маастрихтского мела), по-видимому, связанным с резким изменением глубины растворения карбонатов. К этой границе приурочено вымирание или резкое сокращение численности иноцерамов, рудистов, аммонитов, белемнитов, акул, морских рептилий, смена широко распространенных родов фораминифер, морских ежей и других групп. Некоторые морские разрезы переходных слоев считали более полными, чем датский стратотип, но детальные сопоставления (Hansen, 1970) показали, что базальные слои дания представляют собой практически синхронный уровень. В континентальных разрезах седиментационный перерыв обнаружить труднее, но в стратиграфическом интервале» отвечающем по сумме корреляционных критериев переходным

{186}

слоям морского маастрихта—дания, повсеместно отмечается резкая смена фаций и растительных сообществ, вымирание динозавров и архаических млекопитающих (Красилов, 1974б). Радиометрические данные (правда, еще малочисленные) подтверждают синхронность этих событий.

Маастрихт-датская граница, очевидно,— наиболее отчетливо выраженный в глобальных масштабах стратиграфический рубеж. Однако непрерывные разрезы переходных слоев между пермской и триасовой системами в морских фациях также исключительно редки (Левен, 1975, и др.). На этом рубеже вымирают фузулиниды, бластоидеи, трилобиты, доминирующие палеозойские группы губок, кораллов, мшанок, брахиопод, остракод и морских ежей (Rhoden, 1967). По Т. Шопфу (Schopf, 1974), число семейств беспозвоночных сократилось в два раза. Связь этих событий с тектогенезом и климатическими циклами мы уже обсуждали в разделе III, главе 5. Здесь нас интересует главным образом проблема оценки референтных слоев. Такие уровни, как «твердый грунт» в кровле писчего мела, прослеживаются в ряде стран, достоверно коррелируются с аналогичными поверхностями от побережья Мексиканского залива до Гималаев и отчетливо фиксируются в сейсмических профилях донных отложений Атлантического и Тихого океанов. Однако в большинстве случаев распространение референтных слоев ограничено одним седиментационным бассейном, где они определяют положение границ стратиграфических подразделений местной шкалы — свит и серий. Если это слои высокого уровня надежности, маркирующие референтные события более чем локального значения, то можно рассчитывать найти в разрезах иной фациальной и провинциальной принадлежности эквивалентные слои, отвечающие тому же событию. В этом, по мнению автора, заключается единственно возможный подход к международной стратиграфической корреляции. Единицы местных стратиграфических шкал при таком подходе выступают, как локальное воплощение международных стратонов — единственно возможная форма их существования (Красилов, 1974а). Если границы подразделений общей шкалы «секут» местные границы, то, очевидно, те или другие проведены по референтным слоям невысокого уровня надежности и, следовательно, нуждаются в пересмотре.

Эти представления существенно отличаются от традиционной интерпретации местных стратонов — свит и серий — как геологических тел, не совпадающих с подразделениями международной шкалы. Поскольку границы международных подразделений проводят главным образом по смене биофоссилий, которые содержатся в местных «физических телах», то приходится постулировать 1) независимость биостратиграфических критериев от местной литологии или 2) двойную природу биофоссилий: с одной стороны, такие же признаки осадочных пород, как минеральный или гранулометрический состав, а с другой — продукты необра-

{187}

тимого эволюционного процесса — основы международной шкалы (Williams, 1894; Schenk, Muller, 1941; Rodgers, 1959; McLaren, 1959). Оба эти постулата приходится решительно отвергнуть. Каждому геологу, вероятно, приходилось встречать один и тот же вид биофоссилий в известняке и глине. Но видеть в этом доказательство независимости биофоссилий от фаций — непростительная наивность. Реккурентность биофоссилий в ритмических толщах — обычный феномен. В начале века Р. Ведекинд (Wedekind, 1916), и особенно Клюпфель, показали совпадение фаунистических зон с трансгрессивно-регрессивными циклами. В разрезах юрских отложений эпиконтинентальных морей биозоны родов или даже целых семейств нередко ограничены одним циклом. В регрессивных частях циклотем чаще встречаются аномальные формы роста — продукт гиперморфоза. Наиболее резкие фаунистические границы связаны с сероводородным заражением донных вод (Duff et al., 1967). По Б. М. Келлеру (1976), первые скелетные формы появляются в пачках мергелей среди юдомских доломитов. При такой строгой фациальной приуроченности эволюционное событие глобального значения выглядит как локальный феномен. Примеры смены биофоссилий в «литологически однородной» толще указывают лишь на дефекты литолого-фациального анализа. Так, битуминозные глины британского лейаса служили примером однородной толщи до тех пор, пока А. Холлэм (Hallam, 1960; Duff, 1975) не выделил здесь несколько литофаций с характерными для каждой из них сообществами. Еще пример: детальное изучение меловых отложений п-ова Пакса на севере Сибири показало совпадение аммонитовых и геохимических зон (Захаров и др., 1974). Д. Макларен пишет, что «появление или исчезновение фауны помогает распознать смену фаций, так как организмы более чувствительны к таким сменам, чем современный исследователь, и указывают ему на изменения, которые он проглядел» (McLaren, 1959, p. 738). В то же время, по мнению этого автора, сходство «фациальных биофоссилий» — один из признаков физической непрерывности, тогда как «эволюционные изменения» нередко свидетельствуют о диахронности (возрастном скольжении) непрерывных физических тел. Под «эволюционным изменением» в биостратиграфии обычно подразумевают увеличение частоты фенотипа, редкого в подстилающих слоях. Изменения частот фенотипов происходят одновременно во многих популяциях космополитных видов (раздел IV, глава 3), но это отнюдь не значит, что они не связаны с изменением среды. Напротив «эволюционные изменения» биофоссилий в той или иной «части» физического «тела» показывают, что эта «часть» образовалась в иной среде. Они помогают понять, что местные стратоны — это классы, а не тела. Только слой в стратиграфии (но не в минералогии или геохимии) выступает в роли-индивида, или тела. Слой не может быть диахронным, так как это элементарная единица стратиграфической классификации

{188}

(аналогично организм не может одновременно принадлежать двум видам).

Стратиграфическая корреляция устанавливает временные отношения между слоями, а не внутри слоя. Примеры возрастного скольжения относятся не к слою, а к группе слоев, ошибочно объединенных в один класс (свиту или пачку) на том основании, что они якобы составляют непрерывное «тело». Многих недоразумений удастся избежать, если признать, что 1) нет биофоссилий, не зависящих от фаций (Ziegler, 1971), 2) эволюционные события связаны с изменениями среды и 3) местные стратоны — это классы, а не индивиды.

В последние годы в качестве референтных уровней глобального распространения стали использовать палеомагнитные эпизоды. Детальная палеомагнитная шкала, состоящая из эпох нормальной и обратной полярности, 10^6 лет с эпизодами 10^5 лет разработана для мела и кайнозоя (Храмов, 1958; McElhinny, 1973). Для более древних периодов шкала гораздо менее детальна. Пионерами магнитостратиграфии были Б. Брунес и М. Матуяма, именами которых названы эпохи (эпизоды получили географические названия). Шкала состоит из спокойных (с редкими инверсиями) и нарушенных интервалов, причем полярность спокойного интервала, как правило, совпадает с полярностью следующего нарушенного интервала (Irving, Pullaiah, 1976). Вместе они составляют геомагнитную зону (около 10^8 лет). По современным представлениям, инверсии геомагнитного диполя объясняются кумулятивным влиянием недипольных полей, возникающих в результате возмущений на контакте ядра и мантии. Они каузально связаны с тектогенезом и не могут служить независимыми геологическими часами (рис. 34).

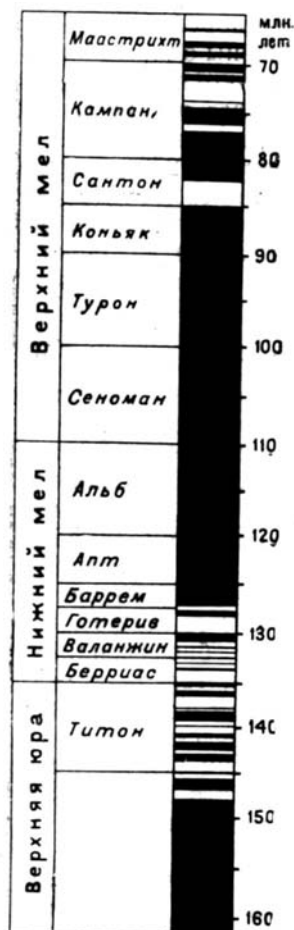


Рис. 34. Палеомагнитная шкала верхней юры и мела. Черные полосы — интервалы нормальной полярности (по Irving, Pullaiah, 1976)

Основной признак интервала — это соотношение эпизодов различной полярности (polarity ratio). Учитывают также длительность интервала и характер его границ. Эти признаки не всегда однозначно определяют интервал (приходится также учитывать возможность ремагнитизации). Палеомагнитные эпизоды рас-

{189}

познают главным образом по приуроченным к ним радиометрическим датировкам и палеонтологическим уровням. Например, эпизод нормальной полярности Олдувай установлен в толще вулканитов Олдувайского ущелья. В донных скважинах к нему относили нормально поляризованный интервал с калий-аргоновым возрастом около 2 млн. лет. Выше него выделяли эпизод Гилса (около 1,6 млн. лет). Однако повторная датировка олдувайских пород 1,7 млн. лет назад приблизительно совпадает с возрастом эпизода Гилса. Таким образом, в донных скважинах интервал Гилса согласились называть Олдувай, а более древнему эпизоду «Олдувай» пришлось дать новое название Реюньон. Наконец, было высказано предположение, что в разрезах с малой скоростью седиментации эти эпизоды сливаются в один (Реюньон-Олдувай). В. Берггрен и Дж. Ван Куверинг попытались связать с одним из них или хотя бы с объединенным эпизодом Реюньон-Олдувай плиоцен-плейстоценовую границу. Палеомагнитное изучение пограничных слоев в стратотипе показало, что они имеют обратную намагниченность. Это в лучшем случае свидетельствует о их принадлежности эпохе Матуяма (Watkins et al., 1974). Высказывается смелое, но, к сожалению, слабо обоснованное предположение, что эти слои могут соответствовать промежутку между Реюньон и Олдувай.

Хотя значение геомагнитных инверсий как референтных событий само по себе невелико, они обычно сопутствуют изменениям климата (Kennet et al., 1971; см. также раздел III, главу 1). В целом следует согласиться с Х. Хедбергом в том, что палеомагнитная полярность, как и радиометрические датировки, — это частные элементы интегральной системы корреляции.

Разногласия по поводу границ плиоцена и плейстоцена хорошо иллюстрируют различное значение референтных слоев в хроностратиграфической и экостратиграфической классификациях. Раз-

ногласия настолько велики, что некоторые авторы проводят эту границу на хронометрическом уровне, отвечающем границе миоцена и плиоцена в понимании их оппонентов. Продолжительность плиоцена соответственно колеблется от 1 до 3,2 млн. лет.

Анализ датировок в работе В. Берггрена и Дж. Ван Куверинга позволяет наметить следующие радиометрические даты, к которым приурочены наиболее важные эволюционные и палеоклиматические события.

1. 4,9–5,1 млн. лет, конец палеомагнитной эпохи 5: вымирание *Globoquadrina dehiscens* и появление *Spherocidinella dehiscens* s. l., и *Globorotalia tumida* среди планктонных фораминифер; появление *Ceatalithus amplificus* среди наннофоссилий; уровень, на котором преобладают левозавитые формы *Pulleniatina*, датируется 4,8 млн. лет, а экспансия криогенных отложений в антарктических морях — около 4,5 (начало эпохи Гильберт).

2. 3–2,8 млн. лет, начало нормальной эпохи Гаусс: появление широко распространенной формы *Sphaeroidinella dehiscens*

{190}

dehiscens; вымирание *Prunopyle titan* и *Lychnocanium grande* в Антарктике; появление *Pulleniatina obliquioctilata* и *Globigerinoides fistulosa*; замещение *Globoquadrina crassa* *G. tosaensis*; замещение термофильной *Globoquadrina altispira* криофильной *Globorotalia inflata*; пик плиоценового похолодания (около 2,4 млн. лет, граница эпох Гаусс и Матуяма);

3. 2–1,6 млн. лет, нормальный эпизод Реюнион-Олдувай: вымирание *Discoaster browveri* среди наннофоссилий и *Globigerinoides obliqua* среди планктонных фораминифер; замещение *Globorotalia tosaensis* *G. truncatulinoides*, появление *Gephyrocapsa* spp.; появление мелководных криофильных фораминифер *Hyalinea baltica* в Средиземноморье; смена правозавитых форм *Pulleniatina* левозавитыми.

4. 0,7–0,6 млн. лет, граница эпох Матуяма и Брунее; смена правозавитых форм *Globigerina* левозавитыми; начало континентального оледенения Европы.

Эти рубежи связаны с ухудшением климатических условий несколько опережающем пики оледенения. Выбор границы миоцена и плиоцена колеблется между (1) и (2), а границы плиоцена и плейстоцена — между (2) и (4). Хроностратиграфическим репером нижней границы плейстоцена признан слой G—G — калькарениит — с *Arctica (Cyprina) islandica* в стратотипическом разрезе Санта Мария ди Катанзаро, обозначенный М. Жинью как основание калабрия. Ни одно из перечисленных выше событий не приурочено к этому слою. *Discoaster browveri* исчезает ниже него, возле основания так называемого песчаного калабрия. Здесь же появляется *Hyalinea balthica*. Находки *Globorotalia truncatulinoides* неточно привязаны к разрезу. Берггрэн и Ван Куверинг предположили, что эти фораминиферы в стратотипе были найдены в 20 м выше референтного слоя. Границу зон *G. tosaensis* и *G. truncatulinoides* здесь определить невозможно, так как первый вид не найден. Некоторые авторы проводят нижнюю границу плейстоцена по появлению *Hyalinea balthica* в песчаном калабрии. Нетрудно убедиться, что уровень надежности этих слоев гораздо выше, чем слоя G—G. К тому же определенность экологической характеристики *H. balthica* позволяет связать эту важную границу с действием такого глобального фактора, как климат. Однако Берггрэн и Ван Куверинг решительно возражают против смены референтного слоя, так как принципы хроностратиграфической классификации, требуют незыблемости реперов, определяющих объем стратона. Эти авторы утверждают, что «хроностратиграфические границы не определяются соображениями «удобства». Они есть. Они существуют. Наиболее надежное средство распознавания и прослеживания хроностратиграфических границ — это палеонтологическая летопись». На практике же проведенная ими корреляция различных разрезов со стратотипом основана на признаках слоев, лежащих ниже репера G—G (исчезновение *Discoaster*, появление *Gephyrocapsa*

{191}

и т. д.), и лишь *G. truncatulinoides* появляется (не вполне достоверно) в самом стратотипе калабрия выше референтного уровня, который практически не прослеживается и, следовательно, его «существование» не имеет никакого значения. Эти авторы не согласны также с использованием *Hyalinea balthica* в качестве руководящей формы, так как ее распространение «контролируется экологически», и отрицают значение климатических изменений как референтных событий в стратиграфии. В частности, граница на уровне эпизода Реюнион—Олдувай, по их мнению, не связана с климатиче-

скими флюктуациями. Это явно не так, поскольку здесь появляется «экологически контролируемая» *Hyalinea* и происходит также климатически контролируемое изменение симметрии раковин фораминифер. В действительности можно говорить лишь о несовпадении биотических и литолого-геохимических признаков изменения климата, которое, по-видимому, объясняется временным разрывом между оледенениями, перестройкой океанической циркуляции, изменением температуры воды и реакцией биоценозов (см. выше). Несовпадение смен планктонных фораминифер с пиками содержания криогенных зерен кварца в колонках донных скважин южной части Индийского океана (похолодание в эпоху Гильберт) иллюстрирует это положение.

Глава 3. ЗОНЫ

В международной стратиграфической классификации наиболее дробным подразделением считают зону. Подобно виду в биологической систематике, зона выступает в качестве основной операционной единицы. Смысл этого понятия в том, что ниже основного операционного уровня систематик имеет дело с индивидами (особями, слоями), а выше него — с классами (виды, роды, зоны, ярусы и т. д.). Зоны, как и виды, неравноценны. Некоторые стратиграфы предлагают употреблять слово «зона» только в сочетании с эпитетами, указывающими, какая разновидность зон имеется в виду. О. Шиндевольф (1975) приводит 90 названий, которые, по-видимому, не исчерпывают всех вариантов зон, предложенных за 120-летнюю историю этого термина.

К. Динер (Diener, 1919) дал обстоятельный анализ эволюции понятия зона в работах классиков биостратиграфии. Автор термина А. Д. Орбиньи характеризовал зоны перечислением обычных для них видов. А. Оппель называл зоной группы слоев, определяемые палеонтологически (*palaontologischen bestimmbaren Schichtenkomplexen*), по постоянно встречающимся здесь видам. Называя зоны по одному из видов зонального комплекса, он допускал и географические названия (Oppel, 1856–1858). Его зоны (фаунизоны или оппель-зоны) соответствуют горизонтам

{192}

Квенштедта. В 1858 г. Ф., Шмидт выделил силурийские зоны, аналогичные юрским Опделя. Оказалось, что зоны можно проследить в удаленных друг от друга районах как определенные состояния биологических сообществ. Это было важнейшим достижением стратиграфии середины XIX в.

Вааген постулировал соответствие некоторых зон Опделя временным интервалам между двумя последовательными мутациями *Ammonites subradiatus* (Waagen, 1864). М. Неймайр (Neumayr, 1871) видел в таком соответствии общее правило. Хотя на практике не всегда удавалось доказать изохронность мутаций разных видов и их совпадение с оппель-зонами, принцип Неймайра выявлял зависимость между эволюцией видов и сингенезом. Неймайр близко подошел к пониманию природы геологического времени. Длительность момента, по его представлениям, определяется равновесием сообществ и видов. Однако попытки превратить последовательность геологических моментов в меру времени (часы) не имели успеха.

Ог полагал, что зоны различаются главным образом по частоте руководящих видов. С. Бакмэн (Buckman, 1902) выделял гемеры — время расцвета вида. Некоторые его последователи приравнивали гемеры подзонам. Он ввел также термин биозона. Р. Ведекинд (Wedekind, 1916) совмещал границы зон с пределами вертикального распространения индекс-вида, склоняясь к мысли о постоянстве темпов эволюции. Ю. Помпецки (Pompecky, 1914), предвосхищая концепцию хронозоны, относил к зоне все слои, образовавшиеся за время существования зонального вида, в том числе и не содержащие его остатков. По мере изучения многие предельные зоны превращались в гемеры. Был установлен гетерохронизм ряда зональных видов аммонитов и пересечение ими границ зон (*zonenbrechende Spezies*, по Динеру). Динер предпочитал политаксонные зоны Опделя как информационно более содержательные и надежные. Они в ряде случаев совпадают с литологическими подразделениями («формациями»). Вслед за Абелем и Клюпфелем, Динер подчеркивал значение неустойчивости среды как фактора, определяющего объем зон.

Зоны, как и стратотипы, имеют различный смысл в типологической, хроностратиграфической и экостратиграфической классификациях. По Оппелю, принадлежность к зоне определяется соответствием набора биофоссилий типовому зональному комплексу. Стремясь преодолеть ограниченность этой концепции, многие исследователи придают зоне хроностратиграфический смысл

(слои, отложившиеся за время существования зонального вида, комплекса или эволюционного этапа). Таким образом, различают два типа зон: 1) слои, содержащие зональные биофоссилий (в различных стратиграфических кодексах их называют биостратиграфическими зонами, конкретными зонами, субзонами, тейльзонами, полными предельными зонами и др.) и

{193}

2) слои, отвечающие времени существования зональных форм (хронозоны, стандартные зоны, суперзоны, биозоны, местные предельные зоны и др.). В любом случае зональная стратиграфия опирается на смену форм в геологических разрезах, отражающую а) эволюцию популяций: сюда относятся морфотипические зоны, выделяемые по изменению статистических популяционных характеристик (Kauffman, 1970), и акмезоны, отвечающие пику численности; б) филогенез: филозоны — стадии исторического развития филума; акрозоны, или предельные зоны (range-zone) — вертикальные диапазоны сменяющих друг друга видов.

Эти термины применяют к монотаксонным зонам, т. е. имеющим один зональный вид или род. Политаксонные зоны отвечают стратиграфическому интервалу, в котором перекрываются вертикальные диапазоны нескольких таксонов. Их именуют оппель-зонами, совместно-предельными зонами (concurrent-range zone), комплекс-зонами, фаунизолами, ценозонами и экозонами. Известно, что смены форм в разрезе могут быть как «мутационными» (эволюционный переход одной формы или ассоциации в другую), так и «миграционными» (замещение вследствие миграции одновременно существующих форм или ассоциаций: Красилов, 1969). Политаксонные зоны, смена которых носит миграционный характер, называют биомерами (Palmer, 1965; Stitt, 1971). Для того же типа монотаксонных зон специального названия не существует, хотя совершенно ясно, что многие хроноклины, разбитые на морфологические зоны или филозоны, отражают не филогенетическую последовательность форм, а смену одновременно существовавших экотипов, рас или विकарирующих видов (раздел II, глава 2). Мы уже приводили в качестве примера замещение неандертальцев *Homo sapiens* в Европе около 35 тыс. лет назад. На этом уровне можно было бы провести границу между филозонами, но специалисты большей частью склоняются к мысли, что замещение носило миграционный характер.

Принципиальное возражение против отождествления любой разновидности биостратиграфических зон с хроностратиграфическими подразделениями связано с их перекрытием во времени как при миграционном характере палеосукцессии (здесь перекрытие неизбежно), так и при мутационных сменах. Разнообразные модели формообразования (раздел III, глава 3) предполагают более или менее длительное сосуществование предковой и дочерних форм. Требование несовпадения вертикальных диапазонов соблюдается лишь в случае ортогенетического развития, когда один вид целиком превращается в другой. Такие превращения маловероятны. Поэтому нельзя не согласиться с Х. Хедбергом в том, что биостратиграфические зоны не дают непрерывной последовательности неперекрывающихся временных интервалов и, следовательно, не удовлетворяют основному принципу хроностратиграфической классификации. Объем хронозоны однознач-

{194}

но определяется референтными слоями ее стратотипа и не зависит от таксономических ревизий или новых находок. Однако концепция параллельных временных уровней теоретически несостоятельна (раздел I, глава 3) и практически неприемлема.

Можно ли сохранить зону как единицу стандартной шкалы, не связывая ее с сомнительными установками хроностратиграфии? Многие отвечают на этот вопрос отрицательно. Предлагают, например, исключить зону из иерархии стандартных стратотипов, отказаться от ее типификации, узаконить подвижность ее границ, зависящих от случайностей коллектирования и понимания объема зональных видов. Находка зонального вида лишь «сигнализирует» о соответствующем биохрононе, не определяя его границ (Miller, 1965). А. Б. Шоу (Shaw, 1964) иронически предлагает использовать в качестве зональных самые редкие виды: так мы меньше рискуем встретить индекс-виды последовательных зон в одном слое. Его метод, основанный на определении статистически достоверных вертикальных диапазонов вида в конкретных разрезах, не разрешает дилеммы тейльзоны и полной предельной зоны. Несовпадение скорости эволюции различных филумов заставляет принять несколько параллельных зональных классификаций, например б-зоны по бентосу и п-зоны по планктону (Miller, 1965).

По-видимому, попытки положить в основу стандартной зональной шкалы сегменты той или иной хроноклины, не сопоставимые с членением других хроноклин, обречены на неудачу. Выделение стандартной зоны — это стратиграфическая гипотеза, которая затем подвергается испытанию в серии региональных классификаций. Среди классических зон, выделенных в Европе, лишь некоторые оппель-зоны практически оправдали себя как единицы стандартной шкалы. Стандартные зоны имеют смысл лишь в том случае, если они отражают последовательность равновесных состояний — моментов геологического времени — и могут быть практически прослежены как параллельные сегменты синтопных и викарирующих хронофеноклин и хроноценоклин.

ФЕНОЗОНЫ

Зональная стратиграфия основана на том, что смена форм, описанная в одном разрезе, повторяется в другом, третьем и т. д. разрезах, что дает возможность установить стандартную последовательность. В середине XIX в. глобальный параллелизм изменений организмов был уже твердо установленным фактом и Т. Хаксли назвал его гомотаксисом. Противопоставляя гомотаксис синхронности, Хаксли исходил из таких неверных представлений, как происхождение плацентарных от сумчатых. Поэтому фауна Австралии казалась ему осколком мировой фауны мела или палеогена. В действительности темпы таксономической диф-

{195}

ференциации млекопитающих Австралии и других континентов приблизительно совпадают (Lillegraven, 1972), (рис. 35).

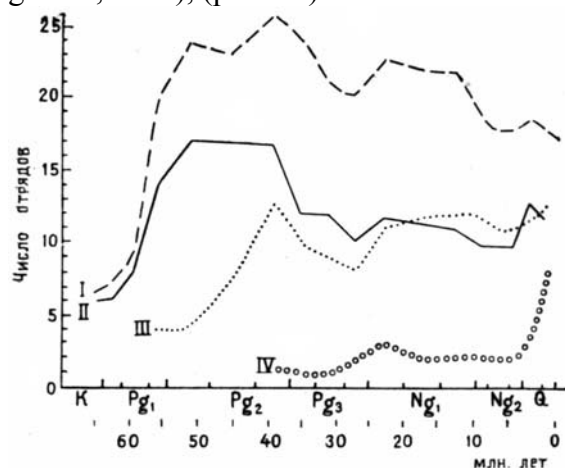


Рис. 35. Изменение разнообразия (числа отрядов) млекопитающих для всех континентов (I), Северной Америки (II), Азии (III), Австралии (IV) (по Lillegraven, 1972)

Проблема гомотаксиса и синхронности тесно связана с теорией центров происхождения и миграций. По Дарвину, гомотаксис объясняется тем, что прогрессивные виды быстро расселялись от центра происхождения и повсеместно вытесняли более примитивные формы. Это объяснение без существенных изменений принимается в наши дни. Конечно, на расселение зонального вида уходило какое-то время и, следовательно, границы зон не синхронны, но многие стратиграфы считают расселение почти мгновенным в масштабах геологического времени, что позволяет считать зоны практически изохронными.

В то же время концепция Дарвина—Хаксли вызывает ряд возражений. Одновременное конкурентное исключение родительских форм дочерними, которое происходит повсеместно, в различных экологических ситуациях противоречит всему, что мы знаем сейчас о конкурентных отношениях (раздел III, глава 5). Еще менее вероятно, что этот процесс многократно повторяется с регулярностью, обеспечивающей дробную зональную классификацию. Примечательно, что замещение происходило практически одновременно в различных бассейнах и на различных континентах. Это заставляет постулировать связи между бассейнами и континентами, которых на самом деле, по-видимому, не существовало. Например, предложена единая зональная шкала для мезозоя и кайнозоя Тетис, хотя «океан Тетис» представлял собой ряд разрозненных бассейнов в течение большей части своей мезозойской истории, не говоря уже о кайнозое. Даже если между этими бассейнами

периодически возникали связи, они едва ли могли обеспечить беспрепятственную миграцию всех зональных видов. Хотя трансатлантические связи между Европой и Север-

{196}

ной Америкой были прерваны в раннем эоцене, стадии эволюции лошадиных в основном совпадают и на обоих континентах можно выделить зоны *Eohippus*—*Hyracotherium* в нижнем эоцене, *Epihippus*—*Lophotherium* в верхнем эоцене, *Anchitherium* в нижнем миоцене, *Neohipparion*—*Hipparion* в плиоцене. Трудно согласиться с тем, что параллелизм — следствие миграций по мосту Беринга, служившему сильным фильтром для крупных млекопитающих.

Альтернативное объяснение гомотаксиса связано с законом гомологических рядов (раздел II, глава 2; раздел III, глава 2). Данные, полученные при исследовании полиморфизма популяций методом электрофореза, свидетельствуют об устойчивости аллельных частот, которые сохраняют близкие значения даже в полностью изолированных популяциях. Далее, установлена клинальная изменчивость частот аллелей и параллелизм клинальной изменчивости у близких видов (Ayala et al., 1974). Хромосомный полиморфизм подчиняется тем же общим закономерностям. Описан параллелизм инверсий у изолированных видов (например, у гавайских дрозофил). К периферии ареала происходит клинальное сокращение хромосомного полиморфизма. Совершенно ясно, что при изменении условий аналогичный сдвиг звеньев параллельных географических клин обеспечит параллелизм соответствующих хроноклин. Экзогенные факторы, влияющие на условия отбора, в частности на устойчивость среды и соотношение К- и р-отбора (раздел IV, глава 5), вызывают синхронные однонаправленные изменения уровня полиморфизма и аллельных частот у различных видов. В этом состоит самая общая причина параллелизма. Немаловажным представляется также открытие «мутационных мод» — резкого увеличения частоты ряда мутаций в определенные годы, происходящего синхронно у изолированных или полуизолированных популяций (Голубовский и др., 1974). Синхронность мутационных мод установлена на обширной территории от Дальнего Востока до Средней Азии, и можно предположить, что она охватила весь ареал космополитных видов.

Однонаправленные изменения аллельных частот ведут к тому, что в разных конспецифичных популяциях, а также у различных родственных видов синхронно возрастают или сокращаются частоты определенных признаков, т. е. появляются в массовом количестве или почти полностью исчезают определенные фены (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Этот процесс, по-видимому, и воспринимается как мгновенное расселение или вымирание широко распространенных зональных палеонтологических видов. Таким образом, в основе зональной классификации лежит параллелизм хроноклин — биостратиграфический эквивалент гомологических рядов.

К. Динер (Diener, 1919) отмечает, что ваагеновские мутации — последовательные стадии эволюции вида — появляются как

{197}

редкие фенотипы на предыдущей стадии. По-видимому, ваагеновская мутация — это резкое увеличение частоты фенотипа. Р. Бринкманн разработал методы статистической биостратиграфии и предложил различать зоны по характерным для них средним значениям признаков или вариационным кривым («durch Vergleich der Mittelwerte oder Variationskurven», Brinkmann, 1929, S. 240). Т. Джордж и П. Сильвестр-Брэдли (George, 1956; Sylvestr-Bradley, 1958) называют статистически дискретные группы фенотипов в палеодемах «морфотипами». Распределение их частот характеризует морфотипическую зону (Kauffman, 1970, рис. 36).

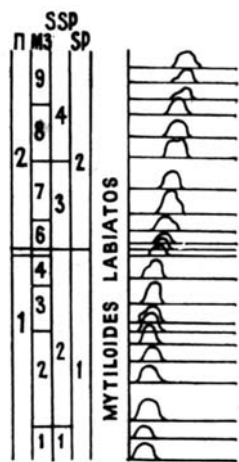


Рис. 36. Изменение вариационных кривых, характеризующих число линий нарастания на 1 см у последовательных палеодемов; в двух пачках (II) установлено 9 морфозон (МЗ), 2 вида и 4 подвида (по Kauffman, 1970)

Синхронное изменение частоты фена в различных палеодемах, принадлежащих одному или разным таксономическим видам, служит основанием для выделения фенозоны. Прообраз зональной стратиграфии, основанной на гомологической изменчивости и частоте фенов, мы находим в работе А. П. Павлова 1907 г. (19666). Изучая ряды форм *Buchia* (*Aucella*), он составил схему, частично воспроизведенную в табл. 2. Формы, сменяющие друг друга в вертикальных рядах, связаны отношениями предок—потомок, т. е. представляют собой, по терминологии Павлова, генетические ветви (филумы). На определенном стратиграфическом уровне, синхронность которого подтверждается независимой зональной шкалой по аммонитам, во всех генетических ветвях появляются сходные формы, образующие горизонтальный ряд (граду). Род *Buchia* (как и *Drosophila*) относится к числу больших родов с высоким уровнем полиморфизма.

Широкое варьирование способствует выявлению общих закономерностей в распределении частот признаков и в то же время затрудняет разграничение видов. Павлов, следуя Неймайру, выделяет в качестве самостоятельного вида каждый достоверно различимый фен, указывая в то же время, что его виды не

{198}

Таблица 2. Распределение форм *Buchia* в вертикальных и горизонтальных рядах (Павлов, 1907)

Зона с <i>Polyptychites polyptychus</i>				<i>ischmae</i>		<i>tchernovi</i>			
Зона с <i>Polyptychites keyserlingi</i>									
Зона с <i>Oxynotyceras gevrili</i> и с <i>Craspedites sfenophalus</i>			<i>okensis</i>			<i>volgensis</i> фаза <i>crassicollis</i> <i>volgensis</i>	<i>surensis</i>		<i>robusta</i>
Зона с <i>Graspedites spasskensis</i>			<i>okensis</i>	<i>sibokensis</i>		<i>volgensis</i>			
АКВИЛОН	Зона с <i>Berriasella riasensis</i> и <i>Craspedites kaschpuricus</i>								
	Зона с <i>Graspedites no-diger</i>								

	Зона с <i>Craspedites subditus</i>			<i>dulatata</i>			<i>surensis</i>		<i>krotovi</i>
Верхний портланд	Зона с <i>Perisphinctes giganteus</i>						<i>sub-oualis</i>		<i>krotovi</i>
Средний портланд	Зона с <i>Virgatites virgatus</i>		<i>sollasi</i>	<i>dilatata</i>	<i>syrtensis</i>	<i>mniovnikensis</i>	<i>subovalis</i>		
	Зона с <i>Perisphinctes quenstedti</i> и с <i>P. boldini</i>	<i>orbicularis</i>	<i>rugosa</i>			<i>mosqueensis</i>	<i>rouillieri</i>	<i>scythica</i>	<i>gracilis</i>
Нижний портланд	Вейсленские слои	<i>orbicularis</i>	<i>striatirugosa</i>	<i>pellati</i>			<i>tenuistriata</i>	<i>scythica</i>	<i>tenuistriata</i> (?) узкая форма
Кимеридж	Секван	<i>aviculoides</i>	<i>sunzovi</i>	<i>solodurensis</i>		<i>kirgisen-sis</i>	<i>lata</i>	<i>mpressae</i>	<i>Ou. (?)</i>
Оксфорд		<i>radiata</i> var. с резкой скульптурой		<i>reliculata radiata</i> var. с тонкой скульптурой		<i>radiata</i> var. узкая форма			

{199}

эквивалентны биологическим. Он приходит к выводу, что политипические виды, установленные в его ранних работах, представляют собой грады. Для построения вертикальных генетических рядов их приходится разбить на множество мутаций, которые классифицируются как отдельные виды. Смысл такого подхода Павлов видит в том, что описанными под особыми названиями формами, отличающимися друг от друга по какому-нибудь, хотя бы и «несущественному» признаку, легче оперировать, включая их в различные ряды изменчивости. «При желании все эти мелкие подразделения могут рассматриваться как разновидности по отношению к соседним современным формам, с которыми они до сих пор объединялись в один вид, или же они могут рассматриваться как мутации по отношению к более древним и более современным формам». На фоне большого разнообразия, сохраняющегося на протяжении всего существования рода, отчетливо вырисовываются резкие увеличения численности отдельных фенов, которые «придают особый отпечаток фауне рассматриваемой зоны; остальные формы редкие и встречаются только в одиночестве, от времени до времени, являясь почти ничтожной величиной в общей совокупности». Параллельно развивающиеся генетические ветви — «это, так сказать, индивидуальные жизненные нити, соединяющиеся в единую ткань, или это разные течения форм, развивающиеся и сливающиеся в единый мощный и непрерывный жизненный поток» (1966б, с. 181).

Почти в тех же выражениях (поток развития — *Entwicklungstrom*) описывает Зоргель эволюцию плио-плейстоценовых слонов, у которых гомологичные фены появлялись одновременно в европейских и азиатских линиях, идущих от политипического *Elephas meridionalis* (раздел II, глава 3). Синхронное появление гомологических фенов в различных линиях эволюции трав отмечает М. К. Элиас (Elias, 1942). У различных видов фораминифер синхронно изменяется соотношение право- и левозавитых, а также нормалиформных и куммериформных раковин (Hecht, 1974), контролируемое температурой. Предпринятое автором изучение изменчивости листьев ископаемых *Ginkgoites* позволило выявить синхронные пики частоты двух фенов — «цельные листья» и «рассеченные листья». В неокоме у видов *Ginkgoites pluripartitus*, *G. dunkeri*, *G. jampolensis*, *G. angusticuneatus*, *G. sphenophyllus* преобладает фен «рассеченные листья». Его частота у отдельных видов близка к 80%. В апте и альбе резко возрастает частота фена «цельные листья». Сеноман-туронские виды обычно имеют рассеченные листья. В датском ярусе снова возрастает частота цельных листьев (виды *G. spitsbergensis*, *G. wyomingensis*, *G. tsagajanicus*). Как и у двустворок *Buchia*, «виды» *Ginkgoites* — это чаще всего наименования, присвоенные более или менее легко распознаваемым феном, образующим грады на определенных стратиграфических уровнях. При построении зональной классификации, по-видимому, полезно отвлечься от таксономии,

{200}

оперируя фенами. Наиболее важны такие показатели, как частота фена в слое, встречаемость (число слоев или местонахождений, в которых он встречен в процентах от общего числа палеодемов) и «показатель значения» (importance value: Bray, Curtis, 1957), комбинирующий частоту и встречаемость. Опираясь на изложенные выше закономерности, можно ожидать, что показатель значения фена окажется наиболее постоянной и универсальной характеристикой фенозон. Их выделение основано на параллелизме хроноклин всех видов, дающих гомологические ряды изменчивости, и, следовательно, они имеют более широкое распространение, чем монотаксонные зоны. Синхронные колебания частоты фена во всех параллельно развивающихся эволюционных линиях—более надежный корреляционный критерий, чем зависящие от случайностей коллектирования вертикальные диапазоны зональных видов.

ЦЕНОЗОНЫ

Комплекс биофоссилий политаксонной зоны включает организмы разных адаптивных зон (например, водные и наземные) или одной адаптивной зоны (например, остатки наземных растений, которые могут принадлежать разным фитоценозонам). В первом случае говорят о совместно-предельных зонах, во втором — о ценозонах. Некоторые исследователи объединяют эти типы зон под названием «комплексная зона» (assemblage-zone), но между ними есть существенная разница: для совместно-предельных зон количественные соотношения не имеют значения (преобладание фитопланктона над пылью, или наоборот, имеет чисто фациальный смысл), тогда как для ценозон они очень важны (указывают на смену доминантов или доминирующих биоценозов).

Первая система ценозон предложена Л. Постом в 1916 г. (Post, 1967) для четвертичных отложений Северной Европы. Разработанная им методика выделения ценозон по данным пыльцевого анализа получила широкое признание, и палинологические ценозоны оправдали себя как основная операционная единица четвертичной стратиграфии. В последние годы палинозоны с успехом использовались в стратиграфии дочетвертичных континентальных и прибрежно-морских отложений начиная с девона. В зоостратиграфии начиная с работ Р. Клейнпела (Kleinpell, 1938) выделение зон по количественному соотношению видов также постепенно приобретает права гражданства.

Ценозону можно определить как стратиграфический интервал, характеризующийся устойчивым сочетанием видов в определенных количественных соотношениях. Повторение одного и того же сочетания видов и отношений доминирования в последовательных слоях свидетельствует о ценоотическом равновесии. Нарушение равновесия ведет к изменению состава и (или) коли-

{201}

чественных соотношений биофоссилий, маркирующему границы ценозон.

Для выявления экологического смысла смены ценозон необходима реконструкция биотических сообществ. В четвертичной палиностратиграфии эта задача в значительной мере облегчена тем, что почти всегда удается найти аналогичную современную ассоциацию. Для более древних сообществ она решается труднее. Сообщества, последовательно занимающие определенную адаптивную зону, образуют ценофилум (Красилов, 1972б). Смены сообществ, как правило, происходят за счет экологического замещения, а не автохтонной эволюции. Тем не менее некоторые таксоны сохраняют верность своей адаптивной зоне сотни миллионов лет. Так, брахиоподы из рода *Lingula* встречаются среди илоедов инфауны мелководных глинистых илов начиная с раннего палеозоя. Они помогли выявить экологическую эквивалентность сменявших друг друга «лингуловых» сообществ ордовика, силура, юры и т. д. В ордовике доминируют илоеды *Nuculaceae*, на втором месте лингула. В эпифауне наиболее многочисленны археогастроподы. В силурийских сообществах на первый план выдвигаются брахиоподы-фильтраторы; илоеды лингула и *Nuculaceae* — на втором и третьем местах по численности. В мезозое нишу фильтраторов занимают двустворки, но инфауна мало отличается от палеозойской. В современных сообществах той же зоны доминируют полихеты в сочетании с *Nucula* и другими двустворками (Ziegler et al., 1968; Duff, 1975).

Такие долгоживущие роды, как *Lingula*, долгое время считались бесполезными для стратиграфии. В экостратиграфии они приобретают большое значение как маркеры адаптивной зоны. Среди растительных сообществ ассоциация *Taxodium*—*Nyssa* существует около 65 млн. лет начиная с

датского века. На этом уровне появляются и некоторые другие ассоциации, сохранившиеся до наших дней (Красилов, 1976в).

В палеоэкологии сообществами называют повторяющиеся сочетания биофоссилий в захоронениях, т. е. рекуррентные тафоценозы (они нередко содержат элементы различных биоценозов) и ассоциации, или палеоценозоны — сочетания биофоссилий ценотически связанных организмов. Для выделения ассоциаций повторяющиеся сочетания исследуют методом рекуррентных групп (Pager, 1957, и др.) и кластерного анализа (Kaesler, 1966; Oltz, 1969; Macdonald, 1975). Первый метод предполагает оценку ассоциирования каждой пары видов с помощью индекса

$$S_F = \frac{C}{\sqrt{Na + Nb}} - \frac{1}{2} \sqrt{Nb},$$

где C —число совместных находок; Na —число находок вида A ; Nb —число находок вида B ; $Na \leq Nb$. Ассоциированными считаются виды, для которых S_F выше определенного значения (0,50,

{202}

по Fager, 1957). Для кластерного анализа рассчитывают коэффициент сходства каждой пары тафоценозов по видовому составу или каждой пары видов по встречаемости в разных тафоценозах. Пары с наиболее высокими коэффициентами сходства объединяют во все более широкие кластеры. Результаты анализа обычно представляют в форме дендрограммы. При большом числе видов и тафоценозов эти методы требуют применения вычислительной техники.

Однако сравнение современных сообществ и их субфоссильных эквивалентов показывает, что видовой состав и количественное участие видов при захоронении подвергаются значительным искажениям. В сущности, количественные соотношения биофоссилий передают лишь наиболее общие отношения доминирования. Поэтому можно ограничиться анализом сочетаний доминирующих таксонов, что значительно облегчает задачу. При этом в каждой выборке подсчитывается процентное содержание видов различных жизненных форм (растений различных ярусов, морских беспозвоночных различных трофических групп, каждая из которых имеет своих доминантов) (Турпаева, 1948; Walker, 1972) и определяются доминанты сообщества. Для них затем можно рассчитать встречаемость (процент тафоценозов, в которых данный вид доминирует, от общего числа тафоценозов) и показатель значения (importance value, см. выше). Доминанты с низкой встречаемостью принадлежат редким локальным ассоциациям, тогда как высокая встречаемость при низком показателе значения (встречен во многих тафоценозах, но доминирует в немногих) может указывать на сообщества, удаленные от района захоронения. Эти предварительные соображения корректируются в процессе изучения стратиграфической последовательности сообществ — палеосукцессии.

Такой подход позволил выделить в мезозойской флоре Буреинского бассейна восемь ассоциаций древесной растительности (Красилов, 1973в): Czekanowskio—Pseudotorellietum, Stephenophyllo—Czekanowskietum, Elatidetum, Pityophylletum, Baiero—Pityophylletum, Pseudotorellietum (Pityo-Pseudotorellietum), Stephenophylletum и Ginkgoitetum в нескольких вариантах (с Eretmophyllum, с Hartzia и т. д.).

Описания ассоциаций выглядят так:

Асс. Stephenophylletum

Типовое захоронение — верхние слои Умальтинского разреза, захоронение № 517, крупно- и среднезернистые песчаники.

Описание. Типовое захоронение одновидовое, аллохтонное, листья и брахибласты смяты, расположены под углом к плоскости напластования, встречаются репродуктивные органы (*Leptostrobus mollis*). В других захоронениях *Stephenophyllum*

{203}

составляет более 60% всех подсчитанных экземпляров, ассоциирует с *Nilssonia*, *Sphenobaiera* (в двух захоронениях), *Podozamites*, из папоротников обычны *Raphaelia* и *Dicksonia nympharum*.

Современные аналоги. Не известны.

Распространение. Кроме типового захоронения слои 6 и 9 Солонийского разреза дубликанской свиты, слой 9 солонийской свиты и т. д. Изучение распространения ассоциаций в ряде разрезов показало, что между ними существуют возрастные соотношения, показанные на рис. 37.

Gin		
St	Ba - Pit	
El	Pit	St-Cz
	Cz - Ps	

Рис. 37. Соотношение позднеюрских—раннемеловых ценозон Буреинского бассейна. Пояснения в тексте

Некоторые ценозоны прослеживаются севернее р. Бурей, в Ленском бассейне, и южнее, в Приморье (Красилов, 1971). Те же приемы были использованы при разработке детальной флоростратиграфии других угленосных толщ Дальнего Востока (Шорохова, 1975).

В четвертичной стратиграфии накоплено много радиометрических данных, подтверждающих синхронность границ ценозон. Такие изменения растительности, как замещение бореальных лесов смешанными хвойно-широколиственными, определяющие важный ценостратиграфический рубеж, были практически одновременными на обширной территории Северной Америки (Ogden, 1967; Watts, 1967). Вместе с тем в ряде случаев обнаружена диахронность границ, которую, как правило, объясняют различной реакцией биоценозов на внешнее воздействие, разными темпами миграции (например, последовательность появления *Betula*, *Corylus* и *Pinus* в пыльцевых спектрах совпадает с относительной скоростью их миграции) (Smith A., 1965; Craig, 1972, и др.), а также временем, затраченным на прохождение сукцессионных стадий и достижение равновесного состояния. Впрочем, диахронность палинозон не превышает разрешающей способности радиуглеродного метода.

Примеры ценозон с синхронными границами показывают, что различия в темпах расселения сами по себе не играли существенной роли. Диахронные границы обычно удается связать с действием факторов, тормозивших расселение. Например, разновременное повышение содержания пыльцы ольхи и лещины на западе и востоке Европы объясняется прогрессирующей океанизацией климата (Hibbert et al., 1971). Если такая связь установлена, то диахронность приобретает определенное значение для эко-

{204}

стратиграфических построений. Известны ценозоны очень широкого распространения, однако они неизбежно ограничены биогеографическими рубежами. Поэтому многие считают, что ценозоны непригодны для международной корреляции. В действительности возможности стратиграфической корреляции на основе ценозон не ограничиваются их распространением. Л. Кранвелл и Л. Пост, сопоставляя последовательность палинозон Европы и стран южного полушария, сформулировали принцип регионального параллелизма, который заключается в том, что общие изменения климатических условий вызывают синхронные и параллельные изменения в различных биоценозах. Этот принцип открывает большие возможности для межрегиональной корреляции на основе викарирующих ценозон, занимающих аналогичное положение в климатогенных палеосукцессиях, или клисериях.

Таким образом, основные операционные единицы экостратиграфической классификации — это фенозоны и ценозоны. Их выделение основано на взаимосвязанных принципах параллелизма хроноклин и параллелизма клисерий.

Глава 4. КАТЕНЫ И КЛИСЕРИИ

Выделение ценозон осложняет 1) сочетание элементов различных сообществ в одном захоронении и 2) повторение (рекурренция) ассоциаций в разрезе. Однако именно эти осложнения позволяют выяснить пространственные взаимоотношения между сообществами и построить региональную систему ценозон. При захоронении *in situ* рекурренция ассоциаций непосредственно связана с рекурренцией фаций и подчиняется правилу Головкинского — Вальтера (т. е. соседние ассоциации при миграции фациальных поясов оказываются друг над другом в разрезе). При аллохтонном захоронении пространственные соотношения устанавливаются по косвенным признакам. Если

описаны три ассоциации А, Б и В, причем в захоронениях А постоянно присутствуют элементы Б и редко элементы В, в захоронениях Б нет элементов А, но постоянно присутствуют элементы В и, наконец, захоронения В, как правило, не содержат элементов других ассоциаций, то можно предположить, что транспортировка материала шла от В к А, т. е. ассоциация В располагалась ближе к области сноса, ассоциация А — возле места захоронения и ассоциация Б занимала промежуточное положение. Например, в юрских дельтовых отложениях Донецкого бассейна захоронения прибрежной ассоциации *Podozamito—Czekanowskietum* постоянно содержат аллохронную примесь фитофоссилий, принадлежащих широко распространенной ассоциации *Elatidetum*, и очень редко — аллохтонные остатки склоновых растений (*Phoe-*

{205}

nicopsis). В автохтонных захоронениях ассоциации *Elatidetum* нет элементов ассоциации *Podozamito—Czekanowskietum*, аллохтонную примесь составляют остатки склоновых растений (Красилов, 19726).

Гипотетические пространственные соотношения, реконструированные по сочетанию элементов различных ассоциаций, можно проверить, проследив связь рекурренции ассоциаций с рекурренцией фаций в седиментационных циклах. Периодические изменения энергии седиментационного процесса выразятся не только в изменении мощности, гранулометрического и минерального состава, но и в содержании аллохтонных биофоссилий, принадлежащих удаленным от места захоронения ассоциациям. Можно выделить сообщества, повторяющиеся только в фациях наиболее высокой энергии седиментационного процесса (наибольшей скорости транспортировки кластического и органического материала ветром, водными потоками и суспензионными течениями) или также в фациях промежуточного и минимального энергетических уровней. Эти соотношения содержат информацию об удаленности соответствующих биотопов от места захоронения.

Рекурренция ассоциаций в трангрессивных и регрессивных частях циклов может быть связана с периодическим сокращением и расширением прибрежных биотопов, редукцией и экспансией сообществ. Например, трангрессия редуцирует прибрежные ассоциации, способствуя захоронению растительности склонов.

По совокупности такого рода данных реконструируется поясное расположение сообществ на склонах седиментационного бассейна. Последовательность поясов, обусловленная топографическими, температурными или химическими градиентами среды, составляет катену (Красилов, 19726).

Одно из первых детальных описаний рекурренции ассоциаций выполнено М. Дэвисом (Davies, 1921), который за 25 лет работы собрал около 45 000 фитофоссилий из местонахождений, приуроченных к десяти угольным пластам. Он установил два варианта ассоциаций — с птеридоспермами и с лепидофитами, которые, по-видимому, соответствуют многократно повторяющимся палинологическим ассоциациям с *Densispores* и *Lycospora*, доминирующим в мангровом поясе и следующим за ним поясе пресных болот. Ряд примеров наземных катен различного геологического возраста приведен в нашей сводке (Красилов, 19726). А. Циглер (Ziegler, 1965) положил начало интенсивному изучению биоценотической структуры палеозойского бентоса. В лландоверском ярусе он выделил пять типов поясных сообществ (*depth communities*), в которых доминируют брахиоподы *Lingula*, *Eocoelia*, *Pentamerus*, *Stricklandia* и *Clorinda* (Ziegler et al., 1968). В дальнейшем аналогичные сообщества были описаны в венлокском и лудловском ярусах силура, а также в девоне (Calef, Hancock, 1974, др.). Они приурочены в основном к кластическим породам, но

{206}

Дж. Херст (Hurst, 1975) исследовал также тафоценозы карбонатных фаций. Он показал, что не каждое сообщество соответствует отдельному поясу. Они распределены в трех поясах: 1) мелководный пояс, включает сообщества *Lingula*, *Eocoelia* и *Pentamerus* в лландовери, *Salopina* и *Sphaerirhynchia* в лудлоу, *Sphaerirhynchia* в венлоке; 2) более глубоководный пояс с сообществами *Stricklandia* и *Clorinda* в лландовери, *Isorthis* и *Dicoelosia* в венлоке и лудлоу, *Isorthis clivosa* и *Eoplectodonta* в венлокских карбонатных фациях.

Сохранение приуроченности звеньев катены к определенным фациям свидетельствует о том, что пространственные отношения между звеньями не изменились. В целом стратиграфический интервал, в котором сохраняется определенная связь между рекурренцией ассоциаций и рекурренцией

фаций (экозона в понимании Красилова, 1970, 1971), соответствует периоду устойчивого равновесия катены.

Г. Вальтер (1968) выдвинул правило смены биотопов, согласно которому биогеоценотическая система реагирует на изменение условий смещением звеньев. Изменение связи между рекурренцией ассоциаций и фаций, появление захоронений тех или иных ассоциаций в прежде несвойственных им фациях свидетельствуют о смещении поясов катены. Приближение или удаление поясов от места захоронения отражается на количественном участии остатков принадлежащих им видов. Смещение катены сопровождается 1) выпадением поясов; 2) совмещением (телескопированием) поясов; 3) внедрением сообщества, занимающего

Таблица 3

Поясное распределение сообществ сулурийских брахиопод по (Boucot, 1970)

Ранний — средний лландовери	Поздний лландовери	Венлок	Лудлоу и придоли
Acc. <i>Lingula</i>			
Acc. <i>Cryptothyrella</i>	Acc. <i>Eocoelia</i>	Acc. <i>Salopina</i>	
Acc. <i>Virgiana</i>	Acc. <i>Pentamerus</i>		Acc. <i>Eccentricosa</i>
Acc <i>Siricklandia</i>			
Acc. <i>Clorinda</i>			
Пелагическая асс.			

{207}

аналогичное положение в викарирующей катене; 4) автохтонной сменой доминирующих видов. Некоторые из этих перестроек можно выявить, сопоставляя сообщества, приуроченные к аналогичным фациям последовательных седиментационных циклов. В табл. 3 показано поясное распределение сообществ брахиопод из последовательных ярусов силурийской системы (Boucot, 1970; см. позднейшие модификации в работах Calef, Hancock, 1974; Hurst, 1975). Верхний пояс относительно устойчив, прибрежная ассоциация с *Lingula* сохраняет свое положение в катене в течение всего силура. Двустворки эволюционировали главным образом в пределах этого пояса вплоть до раннего карбона, когда началось их проникновение в более глубоководные пояса. Нижняя граница лингулового пояса довольно резкая, лишь изредка встречаются сообщества с *Eocoelia*, содержащие много двустворок. Наиболее частые замещения в течение силура происходили в следующем поясе, включающем фации лагуны и песчаного бара, к которому приурочено сообщество *Pentamerus*. Эти замещения носили различный характер: ассоциация *Cryptothyrella* в позднем лландовери, по-видимому, мигрировала в более глубоководный пояс. Ее место заняла ассоциация *Eocoelia*. Здесь обычен род *Salopina*, доминирующий в пост-, ранневенлокском сообществе того же пояса. Таким образом, смена ассоциаций *Eocoelia*—*Salopina* произошла за счет смены доминантов с сохранением прежнего положения в катене.

Более полную картину дает система катен, охватывающая различные биогеографические провинции. Пространственные соотношения между поясами устойчивы и выдерживаются на больших расстояниях. Каждая региональная катена обладает своими особенностями, отражающими местные условия дифференциации поясов. Вместе с тем разнотермальные и разновозрастные катены нередко имеют общие элементы, позволяющие выявить аналогичные звенья и построить систему викарирующих катен. Пожалуй, наиболее полную систему, охватывающую все географические провинции, построил А. Буко для сообществ палеозойских брахиопод. Устойчивое положение лингулового пояса и смешение элементов разных сообществ в переходных зонах позволило распознать аналогов ассоциации *Eocoelia* в силурийских и раннедевонских разрезах всех континентов (табл. 4). Латеральное замещение в одних случаях связано с изменением биотопов, в других — с дивергенцией изолированных сообществ, занимающих аналогичные биотопы.

В табл. 5 показана система, объединяющая три региональные юрские катены: раннелайасовую Приморья, среднеюрскую Донецкого бассейна (Каменка) и позднеюрскую Буреинского бассейна. Позднебатская дельтовая катена Каменки включает наиболее разнообразные сообщества. Здесь описаны папоротниковые марши с *Coniopteris hymenophylloides* (Con₁), предположительно галофильные группировки с *Ptilophyllum pecten* (Pt),

Таблица 4
Эндемичные эквиваленты ассоциации *Eocoelia* (по Boucot, 1970)

Нижний— средний лландо- вери	Верхний лландо- вери	Венлок	Лудлоу и придоли	
Асс. <i>Cryptothyrella</i>	Асс. <i>Eocoelia</i>		Асс. <i>Salopina</i>	Европа, Сибирь, С. Америка, север Ю. Америки
	Асс. <i>Nalivkinia</i>			Центр. Азия
	Асс. <i>Tuvaella</i>			Центр, и Вост. Азия
	Асс. <i>Clarkeia</i>			Юг Ю. Америки, Ю. Африка
	Асс. <i>Hyattidina</i>			Восток С. Америки
		Асс. <i>Atrypella</i>		С. Европа С. Азия С. Америка

Таблица 5

Система викарирующих катен юрской растительности (Грузия и Йоркшир составлены условно по данным Harris, 1961; Делле, 1967, и др.)

Каменка	Бат—	Con ₁	Eq ₁ Pt	Cz ₁	Pit ₁	El ₁ +Cyc ₁	Ph ₁ +Gk ₁
Грузия	келловей		Pt	Cz ₁	Pit ₁	El ₁	
Йоркшир	Бат ?		Pt	Cz ₁		Cyc ₂	Gk ₁
Буря	Байос ?	Con ₂	Eq ₂	Cz ₂	Pit ₁ +	El ₂	Ph ₂ +Cyc ₃
Приморье	Келловей—		Nc	Cz ₁	Pit ₂ +	Pz+El ₃ +Cyc ₄	Ph ₃ +Gk ₂
	оксфорд						
	Лейас						

прибрежные сообщества с гигантскими хвощами *Equisetum columnare* (Eq₁), приморские лесные группировки с *Czekanowskia rigida* (Cz₁), болотный лес с *Pityophyllum longifolium* (Pt₁), мезофильный долинный лес с *Elatides setosa* (El₁), цикадофитовый «чапарраль» с *Ptilophyllum* spp. и *Otozamites iziumensis* (Cyc₁) и склоновый лес с *Phoenicopsis* и *Ginkgoites* (Ph₁+Gk₁).

Катена в дельтовых келловей-оксфордских отложениях р. Бурей состоит из папоротниковых маршей с *Coniopteris burejensis* (Con₂), хвощовых зарослей с *Equisetites sibiricus* (Eq₂),

берегового леса с *Czekanowskia aciculata* (Cz₂), болотного леса с *Pityophyllum longifolium* (Pt₁), мезофильного долинного леса с *Elatides ovalis* (El₂), цикадофитового «чапарраля» с *Pterophyllum sensinavianum* и *Nilssoniaschmidtii* (Cyc₂) и склонового леса со *Stephenophyllum* (*Phoenicopsis*) *burejense* (Ph₂). Раннелейасовая катена Приморья включает хвощовые заросли с *Neocalamites hoerrensis* (Nc), береговой лес с *Czekanowskia rigida* (Cr₁), мезофильный лес и цикадофитовый «чапарраль» с *Pityophyllum* sp., *Podozamites schenkii*, *Elatides* sp., *Ctenis sulcicaulis* (Pit₂+Pz+El₃+Cyc₃) и склоновый лес с *Phoenicopsis angustifolia* и *Ginkgoites muensterianus* (Ph₃+Gk₂). Катены Каменки и Буреи разделяет возрастная (в один век) и провинциальная дистанции (первая находится в субтропической, вторая — в умеренной климатической зоне). Буреинская и Приморская катены находятся в одной климатической зоне, возрастная дистанция между ними — приблизительно 1,5 эпохи. Мы видим, что ассоциации *Czekanowskietum* и *Elatidem* наиболее устойчивы и сохраняют аналогичное положение во всех трех катенах. Смена доминирующих видов, по-видимому, отражает автохтонную эволюцию популяций. С другой стороны, некоторые ассоциации ограничены в своем распространении только одной провинцией (Pt), или узким стратиграфическим интервалом (Nc), или же изменяют свое положение в катене (Cyc). Провинциальные различия сводятся главным образом к выпадению *Ptilophyllum* в Приморской и Буреинской катенах. Возрастная дистанция между Буреинской и Каменской катенами выразилась в смене домини-

рующих видов, между Приморской и Буреинской — в смене доминирующих родов (Nc—Eq) и выпадении одного сообщества (Con).

Таким образом, система викарирующих катен отражает как биогеографические (число звеньев и их положение в катене), так и возрастные (смена сообществ в вертикальных колонках) отношения. Только с помощью такой системы можно отличить миграционную смену видов в хроноклинах от автохтонной эволюции. Конечно, три катены — это лишь небольшой фрагмент глобальной системы. В других юрских тафофлорах описаны те же ассоциации. Так, в классической Йоркширской тафофлоре (Harris, 1961) отмечены «*Solenites bed*» (Cz₃), «*Ptilophyllum bed*» (Pt), «*Equisetum bed*» (Eq₁), «*Otozamites bed*» (Cyc₄) и «*drifted beds*» с *Ginkgoites* (Gk₁). Батские тафоценозы Ткварчели (Делле, 1967) содержат элементы ассоциаций *Podozamites*—*Czekanowskietum* (Cz₁) *Nilssoniopteridi*—*Pityophylletum* (Pt₁), *Pachypteridi*—*Ptilophylletum* (Pt₁), *Elatidetum* (El₁). Эти сообщества условно включены в систему викарирующих катен.

Система катен позволяет предвидеть перестройки, которые произойдут при изменении условий. Например, при похолодании пояс *Phoenicopsis* — *Ginkgoites* сместится на более низкий гипсометрический уровень, замещая *Elatidetum*. Сопоставление ожидаемых событий с наблюдаемой сменой сообществ (рис. 38)

{210}

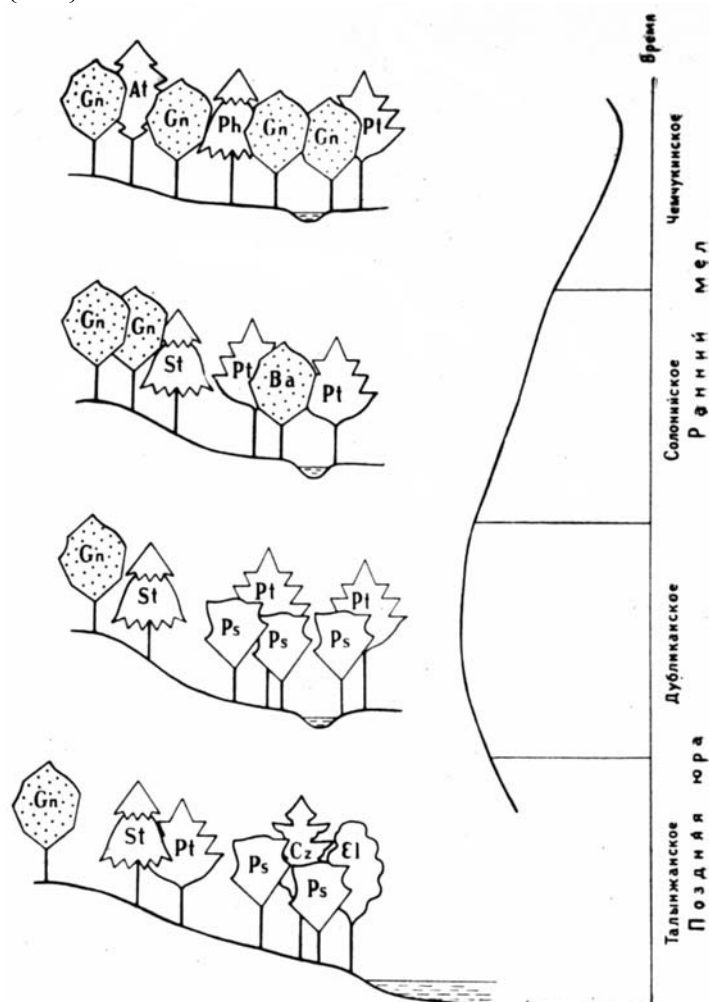


Рис. 38. Миграции с возвышенностей в низины в связи с похолоданием в начале мелового периода, справа — обобщенная климатическая кривая по ряду палеоэкологических индикаторов

помогает распознать действие тех или иных факторов среды. Закономерности эволюции катены позволяют также установить хронологическую последовательность в тех случаях, когда смена сообществ не прослежена в непрерывных разрезах. Так, в миоцене Приморья известны сообщества, в которых доминируют в одних случаях *Castanea*, в других *Fagus*. Их современные аналоги на Японских островах занимают соответственно нижний горный пояс с отметками 600—1300 м и средний пояс до 2200 м.

Если климат во второй половине миоцена изменился в сторону похолодания, то логично предположить, что появление ископаемой ассоциации *Fagetum* связано с нисходящей миграцией буковых лесов и она, следовательно, моложе сообществ с *Castanea*. В нижнемеловых песчаниках Шпицбергена, заключенных между ауцелловыми и денталиевыми слоями, А. Натгорст (Nathorst, 1897) описал две флороносные пачки — «Ginkgoschichten» и «Elatidesschichten». Взаимное положение этих пачек в разрезе ему установить не удалось, но он предположил, что последняя находится выше, поскольку содержит *E. curvifolia* — характерный вельдский вид, тогда как *Ginkgo digitata* чаще встречается в юре. Примененный Натгорстом традиционный способ определения возраста в данном случае не может дать достоверных результатов ввиду широкого вертикального распространения обоих видов. В то же время в системе викарирующих катен сообщества с *Ginkgoites* постоянно располагались на более высоких отметках, чем леса с *Elatides*. Учитывая ход событий в начале мелового периода: прогрессирующее похолодание и миграции с возвышенностей в низины, можно предположить, что «Ginkgoschichten» — более позднее образование, чем «Elatidesschichten».

Перестройка катены — один из признаков нарушения ценотического равновесия, определяющего экостратиграфический рубеж. Изменение рельефа склона может вызвать выпадение некоторых биотопов (например, за счет изменения циркуляции воды, растворения карбонатов, осушения береговых болот, эрозии скальных выступов и т. д.) или телескопирование поясов. В геосинклинальных бассейнах поясная структура выражена более отчетливо, чем в платформенных (Boucot, 1970). Но основной фактор, контролирующей поясное расположение как шельфовых, так и наземных сообществ — это температура. Поэтому изменение климата синхронизирует перестройку различных катен. Катену можно рассматривать как устойчивый поликлимакс, ее перестройку — как смену климаксов, т. е. клизерию. Первые клисерии в голоцене Северной Европы были реконструированы в середине XIX в. Немногом позднее Г. Гёпперт (Goppert, 1855) предложил схему климатогенных смен растительности в эоцене—плиоцене. Практическое использование неогеновых клисерии для целей стратиграфии мы находим в работах Д. Аксельрода. Этот автор писал о среднеплиоценовых флорах запада Северной Америки: «Сомнения относительно их одновозрастности вполне естественны для традиционно мыслящего стратиграфа, так как установлен лишь один общий для них всех вид» (*Populus pliotremuloides*). Однако и в современных флорах Великих долин, Большого бассейна и Калифорнии почти нет общих видов деревьев. Одновозрастность вытекает из «понимания клисерии — временной сукцессии растительности в данном регионе, вызванной изменением климата» (Axelrod, 1948, p. 1311). Локальные флоры различного состава, характеризующие наиболее

теплый и сухой эпизод в пределах плиоценовой клисерии, относятся к среднему плиоцену. Конечно, идеальным способом реконструкции клисерии было бы сопоставление смены сообществ с изменением температуры по данным физических и химических методов палеотермометрии. Однако эти методы (определение изотопного состава кислорода или углерода, соотношение кальция и магния, стронция и магния и др.) имеют ряд существенных ограничений. Данные палеотермометрии лучше использовать не как абсолютные оценки, противостоящие относительным палеоэкологическим оценкам, а в комплексе с ними как один из показателей направленности эволюции климата.

Палеоэкологические методы чаще всего основаны на экстраполяции климатической толерантности современных видов на таксономически близкие виды ископаемых фаун и флор. Например, об изменении климата может свидетельствовать смещение границ распространения ископаемых видов относительно ареала их современных аналогов (Iversen, 1944).

Другой широко распространенный прием — оценка климатических условий по относительному содержанию термофильных организмов или соотношению групп с различной климатической толерантностью. В ходе такого анализа каждый вид метится как «теплолюбивый» или «холодолобивый», их соотношение дает суммарную климатологическую характеристику последовательных тафоценозов (Ruddiman, 1971). Можно использовать также изменение индекса стенотермной группы (например, цикадофитового индекса мезозойских флор), который рассчитывается как отношение содержания группы в данном тафоценозе к среднему содержанию во всех выборках. При

этом индуктивные оценки толерантности, основанные на распространении видов в данную эпоху, важнее, чем экстраполяции.

Другая группа методов основана на изменении признаков, связанных с климатическими адаптациями (например, размеров особей, соотношения право- и левозавитых раковин или листьев с цельным и недельным краем). Учитываются также такие сингенетические критерии, как общее таксономическое разнообразие, разнообразие сообществ и характер доминирования. Данные о смещении границ палеобиогеографических подразделений и поясов катены также содержат ценную палеоклиматологическую информацию (Красилов, 19726). Возрастание эндемизма аммонитовых фаун в позднем байосе (Imlay, 1971) и келловее (Gordon, 1955) — более надежный показатель климатических колебаний, чем данные палеотермометрии.

При комплексном применении различных методов в конкретных ситуациях какие-то из них оказываются наиболее эффективными. Реконструкцию можно считать достоверной, если различные критерии однозначно характеризуют направленность климатогенной сукцессии. На рис. 27 клисерию в одном случае символизирует изменение цикадофитового индекса, в другом — измене-

{213}

ние содержания листьев с цельным краем. Эти графики одновременно характеризуют направленность эволюции климата.

Метод клисерий в стратиграфии основан на параллелизме климатогенных смен в различных биоценозах. Он, таким образом, открывает возможность корреляции разнофациальных и разнопровинциальных отложений, не содержащих общих биофоссилий (единственный альтернативный метод — это корреляция по редким находкам видов, эпизодически пересекающих границы своей фациальной зоны или провинции) (Young, 1959). Например, сопоставлением клисерий удалось уточнить корреляцию разрезов угленосных отложений Приморья и Буреинского бассейна, тафофлоры которых принадлежат различным климатическим зонам и почти не содержат общих видов (Красилов, 1973а, б). Уотерхауз (Waterhouse, 1970) провел сопоставление пермских разрезов Урала и Новой Зеландии по изменению содержания теплолюбивых моллюсков и брахиопод.

В четвертичной стратиграфии метод клисерий имеет наибольшую разрешающую способность, открывая возможность прямого сопоставления и объединения в общую корреляционную систему последовательности палинозон, фораминиферовых хроноклин, гляциальных циклов, эвстатических колебаний уровня моря, изотопных термометрических кривых, ритмов карбонатного осадконакопления и т. д. Вместе с тем ряд исследователей не столь оптимистически оценивает его возможности, указывая на такие ограничения, как временной разрыв в реакции экосистем на изменение климата, связанный с их различной устойчивостью, противоположную направленность синхронных климатических изменений в различных широтах (например, оледенению соответствуют аридные эпохи в тропиках и плювиальные в умеренных широтах), диахронность оледенения и несоответствие климатических рубежей границам биостратиграфических зон. Все эти ограничения имеют определенное значение, хотя, как мы уже отмечали в разделе III, главе 1, синхронность климатических ритмов в глобальных масштабах сейчас как будто не вызывает сомнений (что, конечно, не означает точной синхронизации материковых оледенений, на развитие которых влияет климатическая асимметрия полушарий и местные условия). Несовпадение климатогенных перестроек в различных экосистемах не превышает нескольких тысячелетий (раздел V, глава 2). Конечно, метод клисерий — это не механическое сопоставление кривых. Он предполагает широкий каузальный анализ, в ходе которого и диахронные события, и противоположная направленность одновременно развивающихся процессов осмысливаются и приобретают значение стратиграфических критериев. Он предполагает также периодическую переоценку корреляционных критериев в поисках оптимального варианта.

{214}

Глава 5. ПАЛЕОБИОСФЕРЫ

Когда Э. Геккель и другие исследователи называли палеозой эрой рыб, мезозой — эрой рептилий и кайнозой — эрой млекопитающих, они имели в виду высший уровень развития доминирующих организмов, характерный для каждой эры. Современные стратиграфы большей частью не

придают значения такого рода соображениям и ориентируются на первое появление таксона, его вымирание или «превращение» в другой таксон. Последнее считают наиболее объективным биостратиграфическим критерием. При этом изменение частоты фенотипов в последовательных палеодемах нередко расценивается как переход одного вида в другой и служит основанием для проведения границ «филозон» (их правильнее считать фенозонами). Если мы действительно имеем дело с филогенетическим ветвлением, то появление дочерних видов, как правило, не совпадает с вымиранием предковых. Стратиграфу приходится выбирать между вымиранием старых и появлением новых форм. Некоторые исследователи полагают, что появление важнее вымирания (новое важнее старого) и даже предлагают узаконить проведение границ по первому появлению таксона (правило Фреха). Однако неполнота палеонтологической летописи ранних стадий эволюции таксона, случайности коллектирования, таксономические разночтения и невозможность практически отделить миграционное появление от «мутационного» (раздел IV, глава 3) заставляют усомниться в целесообразности этого правила. С. В. Мейен (1974а) справедливо указывает, что с введением правила Фреха «стабильность границ аннулируется, о естественности границ вопрос даже не может ставиться». На практике стратиграфы скорее ориентируются на вымирание, чем на появление нового. Действительно, эпизоды вымирания в разных эволюционных линиях нередко совпадают, связаны с резким изменением условий отбора и определяют реперный уровень высокой степени надежности. Однако вымирание может быть сильно растянуто во времени и датировка окончательного исчезновения таксона также зависит от случайностей коллективирования.

Более объективным критерием стратиграфического рубежа может служить смена экологических доминантов. Имея дело с массовыми сборами, стратиграф меньше зависит от случайностей коллективирования.

Учет колебаний численности позволяет преодолеть предел дробности стратиграфического членения, определяемый темпами морфологических преобразований. Кроме того, связь смены доминантов с действием тех. или иных факторов среды устанавливается более определенно, чем для других стратиграфически значимых событий. Именно это обстоятельство

{215}

нередко служит аргументом против критерия доминирования: ведь он отражает изменение среды, а не «эволюцию» видов. Однако действие основных эволюционных механизмов — естественного отбора и дрейфа генов — зависит от размеров популяций и, следовательно, резкие изменения численности можно считать пусковым механизмом последующих эволюционных событий.

Репродуктивная стратегия многих доминирующих видов предполагает большие размеры популяций. Снижение численности ведет к быстрому упадку таких видов. Для новых доминирующих групп увеличение численности стимулирует экологическую экспансию и повышение уровня организации.

Смена доминантов имеет важные последствия для всех членов биоценоза. Например, доминирование теплокровных животных вызвало эволюционные всплески в ряде групп паразитических беспозвоночных, способствовало развитию зоохории у растений и т. д. Тем не менее многие ученые настаивают на несовпадении эволюционных рубежей в разных группах. Это — основной довод против теории эволюции экологической системы как целого.

СОВПАДЕНИЕ РУБЕЖЕЙ

Представление о средних темпах эволюции связано с градуалистской концепцией филогенеза, тогда как данные палеонтологии и генетики (Eldridge, Gould, 1972; Carson, 1975, и др.) недвусмысленно свидетельствуют о прерывистом характере этого процесса. Дж. Симпсон писал о тахителической (ускоренной) эволюции при переходе от одного адаптивного равновесия к другому, полагая, что в этот краткий период темпы филогенеза выше средних (горотелических). В действительности «средние темпы» — это частное от деления суммы эволюционных сдвигов на весь промежуток времени, включающий как периоды равновесия, так и квантовые эпизоды. Таким образом, несовпадение средних темпов эволюции означает, в сущности, неадекватность таксономического эффекта эволюционных эпизодов (в одних группах возник новый род, в других — новое семейство). Однако совпадение эволюционных событий не предполагает их таксономической адекватности.

Природу стратиграфических рубежей помогает понять аналогия с географическими рубежами. У. Мэттью (Matthew, 1915) писал, что несовпадение эволюционных событий трудно согласовать с географической дифференциацией всей биоты. Дж. Валентайн (Valentine, 1963) также подчеркивал единство факторов, контролирующих географическое и стратиграфическое распространение видов. Несовпадение температурных адаптации у членов одного биоценоза привело бы, по словам С. С. Шварца (1971), к биоценоотическому хаосу. Если климатические барьеры ограничивают распространение не отдельных видов, а целых

{216}

сообществ, то изменения температурных условий во времени должны иметь аналогичный эффект.

Разумеется, ценотические связи не так жестки, как связи между частями организма. Отдельные виды пересекают как географические, так и хронологические границы сообществ. Это не означает, однако, что нельзя говорить об эволюции сообщества как целого. В конце концов, даже высокая интеграция организма не исключает различий в темпах эволюции отдельных органов. Рубежи эволюции разрозненных органов ископаемых растений — листьев, плодов и пыльцевых зерен — не вполне совпадают, и между фитостратиграфами, изучающими различные органы одних и тех же растений, нередко возникают разногласия.

В. В. Меннер (1962) проанализировал множество случаев совпадения и несовпадения эволюционных эпизодов и пришел к выводу, что совпадение наблюдается чаще. Несовпадение частично объясняется наложением тафономических факторов, субъективных оценок, а также сопоставлением разнотипных событий, например появления видов в одной группе со сменой доминантов в другой. С такого рода ошибками, вероятно, связано и ставшее уже хрестоматийным несовпадение эволюционных рубежей у растений и животных. В любом учебнике исторической геологии можно прочесть, что кайнофит — эра господства цветковых — ведет начало с середины мелового периода, а кайнозой — эра млекопитающих — с границы мела и палеогена. Мезофит начался в середине пермского периода, а не на рубеже перми и триаса. Исходя из этого, В. Готен, К. Динер и другие авторитетные палеонтологи утверждали, что растения «опережают» животных на целую геологическую эпоху, а Р. Потонье (Potonie, 1952) даже сформулировал соответствующий закон.

Если бы «закон» Потонье действовал, то нам пришлось бы отказаться от теории эволюции экосистем и экостратиграфической классификации. К счастью, нет серьезных доказательств его действия. Млекопитающие появились во второй половине триасового периода, одновременно с проангиоспермами — кейтониевыми и чекановскиевыми, у которых семезачатки находятся в сомкнутых капсулах (формально их можно было бы считать покрытосеменными; с другой стороны, триасовые тетраподы с млекопитающими признаками были скорее промлекопитающими, чем настоящими млекопитающими).

В начале мелового периода впервые появляются формы, которые можно считать предками современных териов — сумчатых и плацентарных (*Aegialodon* из вельда Англии). Из отложений того же возраста известны и первые настоящие покрытосеменные. Разнообразные млекопитающие, среди которых уже можно распознать сумчатых и плацентарных, найдены в альбских отложениях. В позднемеловую эпоху они выдвигаются на роль доминантов среди мелкой фауны позвоночных (Clemens, 1968; Lilliegraven, 1974; и др.). После вымирания динозавров в конце ма-

{217}

астрихта млекопитающие становятся основными доминантами наземных фаун. Находки цветковых вплоть до альба чрезвычайно редки. Начиная с позднего альба они играли заметную роль в растительных сообществах. Однако широко распространенное мнение о господстве цветковых в позднемеловую эпоху, по-видимому, ошибочно. Реконструкции растительности, основанные на подсчете процентного содержания видов в крупных выборках, показывают, что доминантами позднемеловых растительных формаций были хвойные (Красилов, 1972г). К сожалению, выборочное коллективирование «целых листьев» нередко искажает количественные соотношения. В пыльцевых спектрах цветковые также еще уступали хвойным. Большинство ботаников согласно с тем, что первичные цветковые не были высокоствольными деревьями. Они, вероятно, преобладали в подлеске хвойных лесов. Эти вечнозеленые и летнезеленые леса с *Sequoia*, *Parataxodium*, платанолистными и лавролистными цветковыми не имеют аналогов среди современных лесных формаций. Темнохвойные леса, занимающие сейчас обширную территорию, возникли в палеогене и

приобрели облик, близкий к современному, лишь в плейстоцене. Цветковые сейчас преобладают в подавляющем большинстве биомов (тропический дождевой лес, степь, саванна, широколиственный лес), что и дает основание говорить об их господстве.

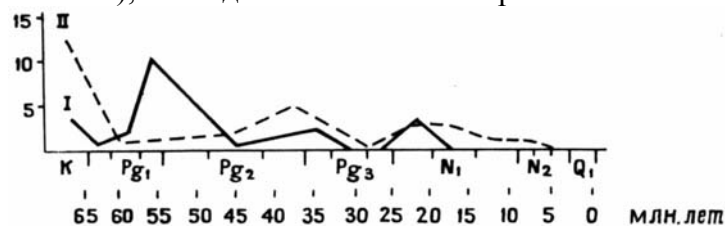


Рис. 39. Скорость таксономической диверсификации (число впервые появившихся отрядов или порядков) млекопитающих (I) и покрытосеменных (II) (по Lillegraven, 1972)

Началом эры цветковых следует считать распространение листопадных широколиственных лесов с *Trochodendroides* на рубеже мела и палеогена. В это время окончательно вымирают кейтониевые, беннеттиты, нилссонии и чекановские. Таким образом, как альбский, так и датский рубежи имели одинаковое значение для наземных животных и растений (см. также рис. 39).

Вымирание многих групп морских беспозвоночных и рыб на рубеже перми и триаса совпадает со сменой доминирующих семейств рептилий (в джувльфинском ярусе вымирает 22 семейства — 78% общего их числа — и появляется 24 новых: Pitrat, 1973). Среди растений глоссоптериды — доминирующая палео-

{218}



Рис. 40. «Мезозойский зигзаг» в развитии доминирующих групп животных (А) и растений (Б)

зойская группа — еще удерживают свои позиции в начале триаса. В северном полушарии в это время широко распространены сообщества с *Pleuromeia* — триасовым родом, сохранившим характерные черты палеозойских древовидных ликопсид. Мезозойские доминанты — *Lepidopteris*, беннеттитовые и чекановские в северном и користоспермовые в южном полушарии — достигают доминирующего положения во второй половине триаса, одновременно с динозаврами.

Таким образом, едва ли можно утверждать, что основные фаунистические и флористические рубежи не совпадали или что смена доминантов в одних провинциях происходила раньше, чем в других. Нет оснований для отделения «палеофита» от палеозоя, «мезофита» от мезозоя и «кайнофита» от кайнозоя. Геологические эры были выделены не как «эры животных», а как «эры жизни» и с полным правом могут сохранить такое значение. От двусмысленных терминов типа «мезофит» лучше вообще отказаться.

Рассмотренная выше последовательность событий снимает и другой довод против экостратиграфической классификации, ко-

{219}

торый заключается в том, что плиты литосферы разделялись и соединялись, материковые льды наступали и отступали, а эволюционный прогресс необратим и, таким образом, не зависит от всех этих событий. Мы уже отмечали в разделе III, главе 5, что палеозойские птеридоспермы ближе к цветковым, чем сменившие их мезозойские группы голосеменных — хвойные, гинкговые и беннеттитовые. Точно так же пермские — раннетриасовые терапсиды ближе к млекопитающим, чем сменившие их динозавры. Тектоническая и климатическая ситуация в конце палеозоя (соединение южных и северных континентов, оледенение) ближе к современной, чем мезозойская (расширение Тетис, ослабленная климатическая зональность). Разумеется, не может быть и речи о точном воспроизведении физико-географических условий позднего палеозоя в позднем кайнозое, но некоторые существенные черты повторяются. Ту же меру обратимости мы находим и в смене основных доминантов, копирующей наиболее общие изменения среды (рис. 40). Эти соображения подтверждают мысль П. П. Сушкина (1922), что в главенствующих биологических типах каждой геологической эпохи отражен характерный для нее комплекс условий, который в другие эпохи не встречается или редок. К аналогичному выводу пришел Нейрн (Nairn, 1965), сформулировавший принцип неидентичности, или уникальности, условий последовательных геологических эпох. Этот принцип объясняет внутреннее единство стратонов общей шкалы и оправдывает представление о глобальных стратиграфических рубежах как границах, палеобиосфер — последовательных этапов эволюции биосферы.

Терапсиды господствовали во время соединения континентов в Пангею. С началом распада Пангеи их сменили динозавры. Начало мелового периода ознаменовалось ускорением дрифта и появлением примитивных териев и покрытосеменных. Они заняли доминирующее положение в начале кайнозоя, когда современная система литосферных плит уже в основном сформировалась.

Обратная полярность геомагнитного поля преобладает с середины девона по конец перми, нормальная — в мезозое. Соотношение интервалов разной полярности специфично. Также для периодов и эпох (McElhinny, 1973; Irving, Pullaiah, 1976).

Геофизики утверждают, что «три главных события в истории расширения Северной Атлантики произошли вблизи границ геологических периодов, которые, следовательно, нельзя считать просто стратиграфическими рубежами, не имеющими значения за пределами Европы» (Vogt et al., 1971).

Рубежи геологических эр и многих периодов отмечены оледенениями или экспансией климата краснокветов. На рис. 28 показана определенная закономерность в расположении границ геологических систем и отделов относительно климатических циклов: оптимум, как правило, приходится на вторую половину отдела (тоар, титон, апт, кампан и др.), пессимум — на переход-

{220}

ные слои или начало следующего отдела (аален, келловей, даний); граница юры и мела кажется аномальной, но ряд исследователей предлагает проводить ее выше берриаса (Wiedmann, 1971, и др.). Ярусы также, по-видимому, соответствуют климатическим циклам низшего порядка (около 6 млн. лет: Hammen van der, 1961).

Таким образом, не только подразделения четвертичного периода, но и вся международная шкала в значительной мере имеет климато-стратиграфический характер. Связь литологических и биоценологических ритмов с колебаниями климата порядка 40 тыс. лет, особенно отчетливая в плейстоцене, прослеживается и в более древних толщах (раздел III, глава 1). Специфичны для последовательных палеобиосфер соотношение угленосных и соленосных фаций (Мейегоффы, 1974), соотношение азота и углерода в каустобилитах (Jackson, 1975), компенсационная глубина карбонатной седиментации (сейчас карбонаты отлагаются на большей глубине, чем кластические осадки, в прошлом нередко возникали обратные соотношения), развитие сероводородного заражения донных вод (докембрий — время H_2S , кембрий и ордовик — время O_2 , силур — время H_2S и т. д.). (Degeus, Stoffers, 1976). По В. М. Цейслеру (1972), каждая эпоха имеет свои «фоновые» формации.

Таким образом, целостность палгобиосфер как эволюционирующих систем проявляется не только в организации биоценозов, но и в геофизических, геомагнитных, палеоклиматических и геохимических признаках.

СТРАТОЭКТОНЫ

Дискретность единиц общей шкалы обусловлена прерывистостью эволюции биосферы как целого. Однако границы палеобиосфер — не четкие демаркационные линии, а переходные зоны, которые я по аналогии с биогеографическими переходными зонами (экотонами) назвал стратозекотонами (Красилов, 1970).

Идея объемных стратиграфических рубежей принадлежит А. П. Карпинскому. Л. Л. Халфин (1971) предлагает выделить переходные слои в самостоятельное подразделение или (как предварительное решение) включить их в верхнее из двух подразделений, между которыми они расположены. С. В. Мейен (1974а), комментируя эти предложения, отмечает, что выделение переходных стратонов не решит проблему, так как они, в свою очередь, будут иметь переходные слои на границах. Автоматическое включение их в верхний стратон приведет к «погружению» его нижней границы. Чтобы зафиксировать ее, понадобятся новые «правила» и «законы». Конечно, стратозекотоны создают определенные затруднения при разработке стратиграфической классификации, которая, впрочем, находится в том же положении, что и биогеографическая, биологическая и другие: про-

{221}

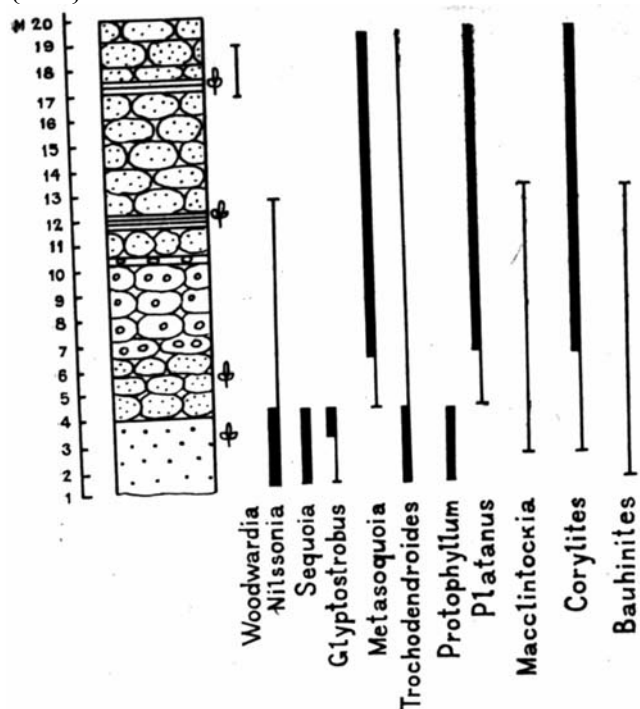


Рис. 41. Вертикальные диапазоны родов и смена доминантов (толстые линии) на рубеже маастрихта и датского яруса (граница пачек песчаников и туфов) в разрезе по р. Августовке, Южный Сахалин

тиворечие между однозначностью границ классов и градационными природными рубежами — универсальная проблема. Она не исключает естественной классификации, а лишь вносит в нее некоторый элемент искусственности. Его можно свести к минимуму путем последовательного совершенствования системы.

В пределах стратозекотонов наблюдается реальное, а не мнимое несовпадение эволюционных рубежей. И все же естественную принадлежность таких стратозекотонных ярусов, как рэт, берриас, даний, можно установить без специального законодательства, закрепляющего искусственность. Так, в нижней части датского яруса еще сохраняются формы, характерные для маастрихта (Меннер, 1962). Находки аммонитов и динозавров в датских слоях большей частью недостоверны, но все же не исключено, что некоторые представители этих групп пересекли маастрихт-датский ру-

беж. Например, верхние слои с динозаврами в свите эдмонтон Канады, залегающие в пределах палинозоны *Wodehouseia fimbriata* (Srivastava, 1970, и др.), возможно, принадлежат датскому ярусу (Красилов, 1974б). Среди растений такие типичные представители мезозойской биоты, как нилс-сонии, в

{222}

нижней части датского яруса еще довольно обычны. Внутри датского яруса проходит важный раздел (в стратотипе — между известняками Факсе и песчанистыми известняками), нередко подчеркнутый несогласием. Здесь исчезают маастрихтские формы и фауна приобретает вполне палеогеновый облик. Классические «эоценовые» флоры Гренландии и Шпицбергена, описанные О. Геером, относятся к верхней части датского яруса. Таким образом, стратозкотом меловой и палеогеновой систем следует считать лишь нижнюю часть датского яруса, его верхняя часть целиком принадлежит палеогеновой палеобиосфере. Сопоставление двух рубежей — маастрихт-датского и внутридатского — не оставляет сомнений в том, что первый более важен, так как к нему приурочена смена основных доминантов морских и наземных биомов.

Попытку автора определить границы датского яруса по остаткам растений в континентальных толщах многие считали безнадёжной, так как в стратотипе и других разрезах с руководящими формами морских беспозвоночных не было известно растительных мегафоссилий. Палинологи вообще не выделяли датский ярус как самостоятельное подразделение, объединяя его с палеоценом или (реже) с маастрихтом. Действительно, традиционная корреляция здесь крайне затруднена. Однако экостратиграфические критерии — аналогичное положение морских и наземных сообществ в клиссиях, смена доминантов и собственно стратозкотонные признаки, т. е. смешение характерных элементов двух последовательных биот — оказались более эффективными. Достоверно установлено, что 1) в датском веке кульминирует начавшееся в позднем маастрихте похолодание, 2) к границе маастрихта и дания приурочена смена основных доминантов и 3) в раннедатских сообществах сохранились типичные представители биоты маастрихта, исчезающие во второй половине датского века. Соответственно сокращение таксономического разнообразия и смена основных доминантов меловой растительности *Sequoia*, *Parataxodium* и *Protophyllum* палеогеновыми доминантами *Metasequoia*, *Taxodium*, *Betulaceae* определяют положение маастрихт-датской границы (рис. 41), а сочетание новых доминантов с последними *Nilssonia* или *Cladophlebis frigida* — положение раннедатского стратозкотона (Красилов, 1974а). Конечно, такое определение границы — всего лишь стратиграфическая гипотеза, но и корреляция по находкам *Nautilus danicus* не менее гипотетична. По-видимому, самое большее, чего можно требовать от стратиграфической корреляции, — это согласования гипотез, основанных на различных критериях.

{223}

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Стратиграфическая корреляция требует больших усилий и материальных затрат. Хотелось бы сделать ее по возможности простой и дешевой. Проще всего, конечно, поместить на один уровень слои с одинаковыми наборами биофоссилий или других руководящих признаков. Нужна ли для этого теория стратиграфии? Вероятно, нет. Однако над эмпирически найденными руководящими признаками постоянно висит дамоклов меч более детальных исследований, которые покажут, что этими признаками руководствоваться нельзя. Метод проб и ошибок эффективен лишь в том случае, если ошибок меньше, чем проб. Теория как раз и призвана обеспечить такое соотношение.

Успех стратиграфической теории во многом зависит от понимания системных свойств анализируемых объектов, помогающего избежать как чрезмерной типизации ранних теорий, так и последующего редукционизма хроностратиграфической школы. Иначе говоря, хорошо, когда деревья не заслоняют леса и не теряются в нем. То же можно сказать и о теории эволюции. Дарвину удалось преодолеть как витализм, так и крайности картезианства. И все же, игнорируя геологические факторы, он не избежал некоторого редукционизма. Естественный отбор — не биоценотический, а биогеоценотический механизм, дающий совершенно различные результаты в устойчивой и неустойчивой среде. Представление о постепенной и непрерывной эволюции несовместимо с таким свойством биологических систем, как гомеостаз.

Возможность построения общей стратиграфической теории вытекает из целостности литосферы, биосферы и других глобальных эволюционирующих систем и их гомеостатических свойств, способности амортизировать внешние воздействия. Благодаря этим свойствам сеть глобальных разломов, атмосфера, биогеоценоз, популяция, геном изменяются не линейно, а скачкообразно, переходя из одного квазистатического состояния в другое. Слоистость осадочной толщи сама по себе — лучшее свидетельство прерывистости геологического движения.

Последовательные квазистатические состояния земных оболочек, запечатленные геологической летописью, — это моменты геологического времени. Стратиграф различает их как классы сосуществующих событий. Именно поэтому стратиграфическая классификация более информативна, чем другие типы классификаций в геологии.

{224}

ЛИТЕРАТУРА

- Аверьянова Т. М. К вопросу об арогенной популяции. — В кн. «Закономерности прогрессивной эволюции». Л., «Наука», 1972, с. 28–38.
- Агаев М. Г. О многообразии видообразовательных процессов. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 1, с. 23–33.
- Александров А. А., Богданов Н. А., Бялобжеский С. Г. и др. Новые данные по тектонике Корякского нагорья. — Геотектоника, 1975, № 5, с. 60–72.
- Алтухов Ю. П., Рынков Ю. Г. Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение. — Журн. общ. биол., 1972, т. 33, № 3, с. 281–300.
- Амалицкий В. П. О геологическом развитии организмов и земного рельефа. Варшава, 1896.
- Антонов А. С. Геносистематика: достижения, проблемы и перспективы. — Усп. совр. биол., 1974, т. 77, № 2, с. 31–47.
- Аппель П. Формы равновесия вращающейся жидкости. М. — Л., ОНТИ, 1934.
- Баранов О. К., Воронцов Н. Н. Серологическая дифференциация пяти палеоарктических видов *Marmota* (Rodentia, Sciuridae). — Зоол. журн., 1973, т. 52, вып. 3, с. 577–582.
- Баринов Г. В. Биосферные ритмы и проблема сохранения кислородного равновесия. — Журн. общ. биол., 1972, т. 33, № 6, с. 771–778.
- Беляева Е. И., Трофимов Б. А., Решетов В. Ю. Основные этапы эволюции млекопитающих в позднем мезозое — палеогене Центральной Азии. — В кн. «Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии». М., «Наука», 1974, с. 19–45.
- Берг Л. С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. — Труды Геогр. ин-та, 1922, т. I, с. 1–102.
- Берг Л. С. Закономерности в образовании органических форм. — Труды прикл. бот. и селекц., 1925, т. 14, вып. 5.
- Берг Р. Л., Калинина О. М., Колосова Л. Д. Сопоставление внутривидовой и межвидовой изменчивости у вероник (род *Veronica*) — Журн. общ. биол., 1973, т. 34, № 2, с. 216–226.
- Бернар Э. А. Законы физической палеоклиматологии и логическое значение палеоклиматических данных. — В кн. «Проблемы палеоклиматологии». М., «Мир», 1968, с. 189–199.
- Благовещенский А. В. Биохимическая эволюция цветковых растений. — Журн. общ. биол., 1966, т. 27, № 1, с. 22–31.
- Благовещенский А. В. Белки семян и филогения Angiospermae. — Бюл. Моск. о-ва, испыт. природы, отд. биол., 1975, т. 86, № 4, с. 87–92.
- Бобров Е. Г. История и систематика лиственниц. — Комаровские чтения, 25. Л., «Наука», 1972.
- Борисяк А. А. Основные проблемы эволюционной палеонтологии. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1947.
- Борисяк А. А. Проблема филогенеза в палеонтологии. — Изв. АН СССР, серия биол., 1946, № 6; Избр. труды, М., «Наука», 1973, с. 100–118.
- Бородаевская М. Б., Кривцов А. И. О структурной и возрастной симметрии Урала на ранних стадиях герцинского развития. — Докл. АН СССР, 1974, т. 217, № 1, с. 161–164.
- Будыко М. И. Экологические факторы эволюции. — Журн. общ. биол., 1975, № 1, с. 36–47.
- Бэр К. М. История развития животных. Наблюдения и размышления. Т. I, М., Изд-во АН СССР, 1950.

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Пер. с англ., 1922. Л., «Наука», 1967а.

{225}

Вавилов Н. И. Линеевский вид как система.— Докл. 5 Междунар. бот. конгр., Кембридж, 1930. Л., «Наука», 1967б.

Вальтер Г. Растительность земного шара. М., «Прогресс», 1968.

Вассоевич Н. Б. Условия образования флиша. М.— Л., Гостоптехиздат, 1951.

Вистелиус А. Б. Материалы к литостратиграфии продуктивной толщи Азербайджана. М., Изд-во АН СССР, 1961.

Воронов П. С. Проблемы планетарной трещиноватости и мобилизма материков.— Труды Ленингр. о-ва есте-ствоисп., 1971, т. 77–80, вып. 1, с. 20.

Воронцов Н. Н. Темпы эволюции хомяков (Cricetinae) и некоторые факторы, определявшие ее скорость.— Докл. АН СССР, 1960, т. 133, № 4, с. 980–983.

Воронцов Н. Н. Неравномерность темпов преобразования органов и принцип компенсации функций.— Зоол. журн., 1963, т. 52, вып. 9, с. 1289–1305.

Воронцов Н. Н., Коробицына К. В., Надлер Ч. Ф. и др. Цитогенетическая дифференциация и граница видов у настоящих баранов (*Ovis s. str.*). Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 8, с. 1109–1122.

Воронцов Н. Н., Фомичева И. И., Баранов О. К. Перспективы и границы применения электрофоретических и иммунологических методов в таксономии млекопитающих.— Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 12, с. 1864–1869.

Габуния Л. К. Луи Долло. М., «Наука», 1974.

Гиляров М. С. Экологические и этологические признаки в систематике и филогенетике насекомых.— Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 1, с. 13–33.

Гиляров М. С. Общие направления эволюции насекомых и высших позвоночных.— Зоол. журн., 1975, т. 54, № 6, с. 822–831.

Гинзбург А. И., Иносова К. И., Лантева А. М. и др. Углететрографический метод.— В кн. «Корреляция угленосных отложений и угольных пластов в Донецком бассейне». Л., «Наука», 1972, с. 24–95.

Головкинский Н. А. О пермской формации в центральной части Камско-Волжского бассейна.— Материалы для геологии России, 1969, т. I.

Голубовский В. А. Вулканический пояс девона центрального Казахстана: структурная и историческая позиция.— Изв. АН СССР, серия геол., 1975, № 7, с. 94–99.

Голубовский М. Д., Иванов Ю. Н., Захаров И. К., Берг Р. Л. Исследование синхронных и параллельных изменений генофондов в природных популяциях плодовых мух *Drosophila melanogaster*.— Генетика, 1974, т. 10, № 4, с. 73–81.

Грамм М. Н. Неотения и направленность эволюции отпечатка аддуктора остракод.— Материалы эволюционного семинара. Владивосток, 1973, с. 27–30.

Григорьев Н. И. Стойкие цитологические и гистологические признаки и их значение при анализе вопросов филогенеза и систематики позвоночных.— Усп. совр. биол., 1975, т. 79, № 2, с. 302–310.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора.— Сочинения, т. 3. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1939, с. 253–670.

Дафф П., Халлам А., Уолтон Э. Цикличность осадконакопления. М., «Мир», 1971.

Делле Г. В. Среднеюрская флора Ткварчельского угленосного бассейна.— Труды Бот. ин-та АН СССР, серия, 8, 1967, вып. 6.

Долицкая И. В. О зависимости видового разнообразия фораминифер от условий среды обитания.— Палеон-тол. журн., 1972, № 2, с. 3–9.

Егоян С. Л. О некоторых основных положениях общей стратиграфии.— Изв. АН СССР, серия геол., 1969, № 12.

Ефремов И. А. Тафономия и геологическая летопись.— Труды Палеон-тол. ин-та, 1950, т. 34, вып. 1.

Жамойда А. И. Состояние и основные задачи стратиграфических исследований в СССР.— В кн. «Геологическое строение СССР», т. I. «Стратиграфия». М., «Недра», 1968, с. 650–663.

Жемчужников Ю. А., Яблоков В. С., Боголюбова Л. И. и др. Строение и условия накопления основных угленосных свит и угольных пластов среднего карбона Донецкого бассейна ч. 1–2 — Труды Геол. ин-та АН СССР, 1959–1960, вып. 15.

{226}

Жижченко Б. П. Палеогеографические методы стратиграфии.— Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., 1973, т. 48, вып. 5, с. 45–54.

Зарицкий П. В. Межугольные каолиновые прослои (тонштейны).— В кн. «Корреляция угленосных отложений и угольных пластов в Донецком бассейне». Л., «Наука», 1972, с. 66–71.

Захаров В. А., Санин В. Я., Спиро Н. С. и др. Зональное расчленение, литолого-геохимическая и палеоэкологическая характеристика нижнемеловых отложений северной части п-ова Пакса, Анабарский залив.— В кн. «Биостратиграфия бореального мезозоя». Новосибирск, «Наука», 1974, с. 121–133.

Зоз Н. Н., Хакимова А. Г., Щербаков В. К. Мутанты мягкой пшеницы морфотипа *compactum* в связи с проблемами параллельной изменчивости и эволюции.— Цитология и генетика, 1975, т. 9, № 4, с. 347–352.

Иванов С. Я., Кориневский В. Г., Белянина Г. П. Реликты рифтовой океанической долины на Урале.— Докл. АН СССР, 1973, т. 211, № 4.

Казахашвили М. Р. Влияние обучения на содержание РНК в нейронах и нейроглии гиппокампа крыс.— Цитология, 1974, т. 17, № 8, с. 988–992.

Кузьмин В. Г. О некоторых особенностях рифтогенеза (на примере развития Красноморского, Аденского и Эфиопского рифтов).— Геотектоника, 1974, № 6, с. 3–14.

Когтерфельд Г. Н., Чарушин Г. В. Глобальная трещиноватость Земли и других планет.— Геотектоника, 1970, № 6, с. 3–12.

Келлер Б. М. Великие оледенения в истории Земли.— Сов. геол., 1972, № 9, с. 26–35.

Келлер Б. М. Бесскелетные животные докембрия и их стратиграфическое значение.— Изв. АН СССР, серия геол., 1976, № 8, с. 68–77.

Коновалов С. М. Субизолят как относительно жесткая система. Структура субизолята.— Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 6, с. 819–839.

Кордюм В. А. Перенос информации в биосфере и возможное эволюционное значение этого процесса.— Усп. совр. биол., 1976, т. 81, № 4, с. 51–67.

Красилов В. А. Филогения и систематика.— В кн. «Проблемы филогении и систематики». Владивосток, 1969а, с. 12–30.

Красилов В. А. Типы палеофлористических сукцессий и их причины.— Палеонтол. журн., 1969б, № 3, с. 7–23.

Красилов В. А. Палеоэкосистемы.— Изв. АН СССР, серия геол., 1970, № 4, с. 114–150.

Красилов В. А. Палеоклиматы и корреляция нижнемеловых отложений Дальнего Востока и Арктики.— Геол. и геофиз., 1971, № 8, с. 11–18.

Красилов В. А. Палеоэкология наземных растений и палеоэкологический метод в стратиграфии континентальных толщ. Автореф. докт. дис. Новосибирск, 1972а.

Красилов В. А. Палеоэкология наземных растений. Владивосток, 1972б.

Красилов В. А. Миграция структурных зон Тихоокеанского пояса в меловое время.— Докл. АН СССР, 1972в, т. 207, № 2, с. 415–417.

Красилов В. А. О совпадении нижних границ кайнозоя и кайнофита.— Изв. АН СССР, серия геол., 1972г, № 3, с. 9–15.

Красилов В. А. К вопросу об общем законе эволюции живых систем.— Материалы эволюционного семинара. Владивосток, 1973а, с. 42–49.

Красилов В. А. Адаптивные типы как единицы естественной классификации.— Материалы эволюционного семинара. Владивосток, 1973б, с. 50–60.

Красилов В. А. Материалы по стратиграфии и палеофлористике угленосной толщи Буреинского бассейна.— В кн. «Ископаемые флоры и флоростратиграфия Дальнего Востока». Владивосток, 1973в, с. 28–51.

Красилов В. А. Зональная стратиграфия и принцип регионального параллелизма.— Геол. и геофиз., 1974а, № 8, с. 11–18.

Красилов В. А. Датский ярус в континентальных толщах.— Геол. и геофиз., 1974б, № 11, с. 22–30.

- Красилов В. А.* Палеонтология и мобилизм.— Геотектоника, 1974в, № 1, с. 18—8.
- Красилов В. А.* Предки покрытосеменных.— В кн. «Проблемы эволюции», т. 4, Новосибирск, «Наука», 1975а, с. 76—106.
- Красилов В. А.* Современные пробле-
- {227}
- мы соотношения филогении и систематики.— В кн. «Зоология позвоночных. Итоги науки и техники», т. 7. М., ВИНТИ, 1975б, с. 118—147.
- Красилов В. А.* Тектоника плит и ротационный режим планеты.— Изв. АН СССР, серия геол., 1976а, № 1, с. 74—82.
- Красилов В. А.* Популяция, вид, дем и демогенез.— Журн. общ. биол., 1976б, № 4.
- Красилов В. А.* Цагайская флора Амурской области. М., «Наука», 1976в.
- Красилов В. А.* Молекулярная генетика и палеоэкология.— Палеонтол. журн., 1976в, № 3, с. 3—13.
- Красилов В. А., Шорохова С. А.* Триасовые геофлоры и некоторые общие принципы палеофитогеографии.— В кн. «Ископаемые флоры Дальнего Востока». Владивосток, 1975, с. 7—16.
- Крашенинников В. А.* Стратиграфия миоценовых отложений Средиземноморья по фораминиферам.— Труды Геол. ин-та АН СССР, 1971, вып. 220, с. 1—238.
- Крепе Е. М.* Физиологически активные молекулы и их эволюция.— Журн. эвол. биохим. и физиол., 1973, т. 9, № 4, с. 327—334.
- Крепе Е. М.* Липиды мозга и филогения на примере разных групп морских рыб.— Вестн. АН СССР, 1975, № 6, с. 53—65.
- Криштофович А. Н.* Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы.— Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1946, вып. 2. Л., Изд-во АН СССР, с. 21—86.
- Кузьмичева Е. И., Соколов С. Д.* Возраст офиолитового вулканизма Севано-Акеринской зоны Малого Кавказа.— Докл. АН СССР, 1975, т. 221, № 2, с. 417—419.
- Левей Э. Я.* Ярусная шкала пермских отложений Тетиса.— Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., 1975, т. 56, вып. 1, с. 5—21.
- Леонов Г. П.* Основы стратиграфии. Т. 1—2. М., Изд-во МГУ, 1973, 1974.
- Леонов М. Г.* Дикий флиш Альпийской области. М., «Наука», 1975.
- Леонов Ю. Г.* О некоторых методических предпосылках корреляции тектонических движений.— Геотектоника; 1976, № 6, с. 3—14.
- Леонтьев Г. И., Гире В. М.* Новые данные о седиментационной полиритмичности глубоко метаморфизованных отложений Мамской толщи докембрия.— Докл. АН СССР, 1975, т. 223, № 5, с. 1198—1201.
- Либрович Л. С., Овечкин Н. К.* Задачи и правила изучения и описания стратотипов и опорных стратиграфических разрезов. М., Гостоптехиздат, 1963.
- Линдберг Г. У.* Островная фауна и колебания уровня Мирового океана.— Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 1973, т. 78, № 4 с. 33—41.
- Линькова Т. И., Мухина В. В.* К вопросу о связи инверсий магнитного поля и микрофлористических изменений в глубоководных донных осадках.— Геол. и геофиз., 1975 № 1, с. 76—82.
- Лачков Б. Л.* О связи между изменением структуры Земли и изменением климата.— Чтения памяти Л. С. Берга. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956, с. 192—211.
- Лунгерсгаузен Г. Ф.* О периодичности геологических явлений и изменении климатов прошлых эпох.— В кн. «Проблемы планетарной геологии». М., 1963.
- Лутугин Л. И.* Материалы к детальной геологической карте Донецкого каменноугольного бассейна. М., Изд-во Геолкома, 1926.
- Лэмб Г. Г.* Влияние атмосферы и океанов на изменения климата и развитие материкового оледенения.— В кн. «Проблемы палеоклиматологии», М., «Мир», 1968, с. 200—215.
- Любичев А. А.* К логике систематики.— В кн. «Проблемы эволюции», т. 2. Новосибирск, «Наука», 1972, с. 45—68.
- Ляпунов А. А.* О рассмотрении биологии с позиции изучения живой природы как большой системы.— В кн. «Проблемы методологии системных исследований». М., «Мысль», 1970, с. 184—226.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. «Мир», 1968.
- Майр Э.* Принципы зоологической систематики. М., «Мир», 1971.

Макарычев Г. И. Два типа разрезов офиолитовой ассоциации в западном Тянь-Шане.— Докл. АН СССР, 1975, т. 220, № 3, с. 676–679.

Макрчдин В. П. Брахиоподы юрских

{228}

отложений Русской платформы и некоторых прилежащих к ней областей. М., «Недра», 1964.

Мамаев Ю. Л. Некоторые особенности морфологической эволюции «многоклапанных» моногиней отряда *Mazosraeidea*.— Журн. общ. биол., 1975, т. 36, № 4, с. 592–600.

Манжес Ж. Ф. Замечания о границе меловых и третичных отложений в Перинеех.— Труды 21-й сессии Междунар. геол. конгр. М., ИЛ, 1963, с. 113–120.

Маршак М. И., Варшавер Н. Б., Шапиро Н. И. Мутагенез под воздействием обезьяньего вируса 40 (SV40).— Генетика, 1975, т. 11, № 2, с. 92–104.

Медников Б. М. О реальности высших систематических категорий позвоночных животных.— Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 5, с. 659–665.

Мейен С. В. О возрасте острогской свиты Кузбасса и об аналогах намюра в континентальных отложениях Северной Азии.— Докл. АН СССР, 1968, т. 10, № 4, с. 944–947.

Мейен С. В. О гипотезе перемещения континентов с точки зрения палеофлористики карбона и перми.— Геотектоника, 1969, № 5, с. 3–16.

Мейен С. В. Пермские флоры.— Труды Геол. ин-та АН СССР, 1970, вып. 208. «Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени», с. 111–157.

Мейен С. В. Введение в теорию стратиграфии. М., ВИНТИ, 1974а.

Мейен С. В. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции.— Журн. общ. биол., 1974б, т. 35, № 3, с. 353–364.

Мейергофф А., Мейергофф Г. Новая глобальная тектоника — основные противоречия.— В кн. «Новая глобальная тектоника», М., «Мир», 1974, с. 377–445.

Меннер В. В. Биостратиграфические основы сопоставления морских, лагунных и континентальных свит. М., Изд-во АН СССР, 1962.

Месежников М. С. Зоны региональных стратиграфических шкал.— Сов. геол., 1966, № 7, с. 3–16.

Милановский Е. Е. Рифтовые зоны геологического прошлого и связанные с ними образования. I.— Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., 1974, т. 49, № 5, с. 51–71.

Мирзоян Э. Н. Развитие учения о рекапитуляции. М., «Наука», 1974.

Молоденский М. С., Молоденский С. М., Патрийский Н. Н. О возможной связи изменений силы тяжести и скорости вращения Земли.— Физика Земли, 1975, № 6, с. 3–12.

Нагибина М. С. Тектоника и магматизм Монголо-Охотского пояса. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Наливкин Д. В. Учение о фациях, т. 1–2. М., Изд-во АН СССР, 1966.

Неймайр М. История Земли, т. 2. СПб., «Просвещение», 1900.

Николаев В. В., Солоненко В. П., Хилько С. Д. Эволюция рифтового процесса на северо-востоке Байкальской зоны.— В кн. «Байкальский рифт». Новосибирск, «Наука», 1975, с. 120–130.

Орлов О. Ю. Об эволюции цветного зрения у позвоночных.— В кн. «Проблемы эволюции», т. 2, Новосибирск, «Наука», 1972, с. 69–94.

Основы палеонтологии. Справочник для геологов и палеонтологов СССР в 15 томах. М., Изд-во АН СССР, «Недра», 1958–1964.

Павлов А. П. О некоторых моментах, которые могли бы способствовать выработке генетической классификации ископаемых. Пер. с франц., 1901.—В кн. «Стратиграфия оксфорд-кимериджа, аммониты и ауцеллы юры и нижн. мела России». М., «Наука», 1966а, с. 261–263.

Павлов А. П. Группировки ауцелл и ауцеллин русского мела. Пер. с франц., 1907.—В кн. «Стратиграфия оксфорд-кимериджа, аммониты и ауцеллы юры и нижнего мела России». М., «Наука», 1966б, с. 162–260.

Пахомов А. Н., Кайданов А. З., Аро-штам А. А. Исследование полиморфизма эстераз в линиях и ящичных популяциях *Drosophila melanogaster*.— В кн. «Исследования по генетике». Л., Изд-во ЛГУ, 1974, вып. 5, с. 119–125.

Пейве А. В. Тектоника и развитие Урала и Аппалач — сравнение.— Геотектоника, 1973, № 3.

Пронин А. А. Альпийский цикл тектонической истории Земли (мезозой). Л., «Наука», 1973.

Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-биологическое исследование земель. М., 1938.

- Ратнер В. А.* О некоторых молекулярных критериях дивергенции, конвергенции и систематики.— В кн. «Проблемы эволюции», т. 2, Новосибирск, «Наука», 1972, с. 5–27.
- Рихтер-Бернбург Г.* Влияние циклов солнечной активности и других климатических циклов на образование ленточных эвапоритов.— В кн. «Проблемы палеоклиматологии». М., «Мир», 1968, с. 336–344.
- Робинз Ж.-Б.* О природе. М., Огиз, 1935.
- Розанов А. Ю.* Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. Автореф. докт. дис., М., 1971.
- Руженцев В. Е.* Опыт естественной систематики некоторых верхнепалеозойских аммонитов.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. 1940, т. 11, вып.3.
- Руменцев С. В.* Краевые офиолитовые аллохтоны. М., «Наука», 1976.
- Сакс В. Н.* Некоторые общие выводы палеогеографии и палеобиогеографии мезозойской эры. — Труды Ин-та геол. и геофиз., 1972, вып. 3. «Проблемы палеозоогеографии мезозоя Сибири».
- Сакс В. Н., Аникина Г.А., Киприкова Е. Л., Полякова И. Д.* Магний и стронций в рострах белемнитов— индикаторы температур воды древних морских бассейнов.— Геол. и геофиз., 1972, № 12, с. 103–110.
- Салоп Л. И.* Геологическая интерпретация данных аргонового определения абсолютного возраста горных пород.— Геол. и геофиз., 1963, № 1, с. 3–21.
- Сатиан М. А.* Строение Ереванско-Ордубадской офиолитовой зоны Малого Кавказа.— Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., 1975, т. 50, №2.
- Северцов А. Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.–Л., Изд-во АН СССР, 1939.
- Сеславинский К. Б.* О климате ордовика.— Докл. АН СССР, 1975, т. 224, № 3, с. 669–670.
- Сетров М. И.* Информационные процессы в биологических системах. Л., «Наука», 1975.
- Сидоренко А. В., Розен О. М., Теняков В. А., Гиммельфарб Г. Б.* Метаморфизм осадочных толщ и «углекислое дыхание» земной коры.— Сов. геол., 1973, № 5, с. 3–11.
- Симпсон Дж.* Темпы и формы эволюции. Л., ИЛ, 1948.
- Синская Е. Н.* Динамика вида. М.–Л., Изд-во АН СССР, 1948.
- Смирнов Б. А., Смирнова Т. А., Ключина М. Л., Анфимов Л. В.* Материалы к палеогеографии Урала М «Наука», 1974.
- Соколов Б. С.* О возрасте древнейшего осадочного покрова Русской платформы— Изв. АН СССР серия геол., 1952, № 5.
- Соколов Б. С.* Биогеохронология и стратиграфические границы.— В кн. «Проблемы общей и региональной геологии». Новосибирск, «Наука» 1971, с. 155–178.
- Соколов Б. С.* Докембрийская биосфера в свете палеонтологических данных.— Вестн. АН СССР, 1972 № 8, с. 48–54.
- Соколов Б. С.* Периодичность (этапность) развития органического мира и биостратиграфические границы.— Геол. и геофиз., 1974, № 1, с. 3–10.
- Соннеборн Т. М.* Морфогенез у ресничных инфузорий и его отношение к клеточному морфогенезу в целом.— Цитология, 1974, т. 16, № 9, с. 1063–1088.
- Сочава А. В., Гликман Л. С.* Циклические изменения содержания свободного кислорода в атмосфере и эволюция.— В кн. «Материалы эволюционного семинара», Владивосток, 1973, с. 68–87.
- Степанов Л. Д.* Принципы и методы биостратиграфических исследований.— Труды ВНИИГНИ, 1958,-вып. 113, с. 1–180.
- Стрельников И. Д.* Анатомио-физиологические основы видообразования позвоночных. Л., «Наука», 1970.
- Сукачев В. Н.* Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии.— Вопр. бот., 1954, вып. 1. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Сушкин П. П.* Эволюция наземных позвоночных и роль геологических изменений климата.— Природа, 1922, № 3–5, с. 3–31.
- Татаринов Л. П.* Происхождение млекопитающих— Природа, 1975, № 8, с. 25–31.
- Таусик Н. Е., Таусик Т. Н., Гиндлис В. М., Рычков Ю. Г.* Цитогенетическая характеристика изолированной популяции эвенков Средней Сибири.— Генетика, 1974, т. 10, № 2. с. 151–161.

- Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., «Наука», 1970.
- Тейс Р. В., Найдин Д. П., Сакс В. Н. Определения позднеюрских и раннемеловых палеотемператур по изотопному составу кислорода в рострах белемнитов.— Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1968, вып. 48.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука», 1969.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М., «Наука», 1973.
- Тумаджанов И. И., Беридзе Р. К., Погосян А. И. Дифференциация популяций и эволюция полиплоидного комплекса *Veronica gentianoides* Vahl. Agg. на Большом Кавказе.— Бот. журн., 1975, т. 60, № 8, с. 1073–1091.
- Турпаева Е. П. Питание некоторых донных беспозвоночных Баренцева моря. — Зоол. журн., 1948, т. 27, вып. 6, с. 503–512.
- Уоддингтон К. Морфогенез и генетика. М., «Мир», 1964.
- Уоллес А. Р. Естественный отбор. СПб., 1878.
- Урманцев Ю. А. Поли- и изоморфизм в живой и неживой природе.— Вопр. философии, 1968, № 12, с. 77–88.
- Федоров А. А. Закон гомологических рядов Н. И. Вавилова и видообразование во влажных тропиках.— Изв. АН СССР, серия биол. 1976, № 5, с. 705–715.
- Феофилова А. П. Ископаемые почвы карбона и перми Донбасса.— Труды Геол. ин-та АН СССР, 1975, вып. 270.
- Фойгт Э. К вопросу о стратиграфической самостоятельности датского яруса.— Труды 21-й сессии Междунар. геол. конгр. М., ИЛ, 1963, с. 146–162.
- Хаин В. Е. Направленность, цикличность и неравномерность развития земной коры.— В кн. «Строение и развитие земной коры». М., «Недра», 1964, с. 13–28.
- Хаин В. Е. Основные этапы тектоно-магматического развития Кавказа: опыт геодинамической интерпретации.— Геотектоника, 1975, № 1, с. 13–27.
- Халфш Л. Л. Принцип А. П. Карпинского и границы подразделений международной стратиграфической шкалы (МСШ).— Труды Сиб. н.-и. ин-та геол. геофиз. и мин. сырья, 1971, вып. 110, с. 4–10.
- Храмов А. Н. Палеомагнетизм и стратиграфическая корреляция. Л., Госгеолтехиздат, 1958.
- Цейслер В. М. Анализ формаций как метод изучения тектонических структур в различных бассейнах осадконакопления.— Бюл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. геол., 1972, т. 47, вып. 5, с. 139–149.
- Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики.— Журн. exper. биол., 1926, серия А, т. 2, вып. 1, с. 3–54.
- Шаблинская Н. В., Смирнов Л. С. Особенности формирования планетарной сетки разломов на платформах.— Докл. АН СССР, 1971, т. 201, № 5, с. 1188–1190.
- Шанцер Е. В. Аллювий равнинных рек умеренного пояса и его значение для познания закономерностей строения и формирования аллювиальных свит. М., Изд-во АН СССР, 1951.
- Шварц С. С. Популяционная структура биогеоценоза.— Изв. АН СССР, серия биол., 1971, № 4, с. 485–494.
- Шиленко Б. В. Механизмы стабилизации аллельного состава эстеразного локуса *Drosophila melanogaster* 2.— Генетика, 1974, т. Ю, № 4, с. 84–94.
- Шиндевольф О. Стратиграфия и стратотип. М., «Мир», 1975.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М., «Наука», 1968.
- Шорохова С. А. Палеоэкологический анализ норийской флоры р. Амбы (Южное Приморье).— В кн. «Ископаемые флоры Дальнего Востока», Владивосток, 1975, с. 17–29.
- Шульц С. С. Планетарные трещины и тектонические дислокации.— Геотектоника, 1971, № 4, с. 6–14.
- Яблоков-Хнзорян С. М. Экосистема и эволюция.— Журн. общ. биол., 1972, т. 33, № 6, с. 725–732.
- Янишин А. Л. О так называемых мировых трансгрессиях и регрессиях.— Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., 1973, т. 48, вып. 2, с. 9–44.

- Яковлев Н. Н. Вымирание и его причины как основной вопрос биологии. М., «Мысль», 1922.
- Ясманов Н. А. Новые данные о температурных условиях раннемелового бассейна западного Закавказья.— Изв. АН СССР, серия геол., 1973, № 7, с. 145.
- Addicott W. O. Tertiary climatic change in the marginal Northeastern Pacific Ocean.— Science, 1969, vol. 165, p. 583—585.
- Addicott W. O. Tertiary paleoclimatic trends in the San Joaquin Basin, California.— U. S. Geol. Survey Prof. Paper, 1970, vol. 644D, p. 1—19.
- Agassiz L. Twelve lectures in comparative embryology. Boston, 1848—1849.
- Alien J. R. L. Studies in fluviatile sedimentation.— J. Sedim. Petrol., 1970, vol. 40, N 1, p. 298—323.
- Ambler R. P. Bacterial cytochromes-c and molecular evolution.— Syst. Zool., 1973 (1974), vol. 22, p. 554—565.
- Anderson D. L. Earthquakes and the rotation of the Earth.— Science, 1974, vol. 186, N 4158, p. 49—50.
- Anderson E. Hybridization of the habitat.— Evolution, 1948, vol. 7, p. 1—9.
- Anderson T. W. The chestnut pollen decline as a time horizon in lake sediments in eastern North America.— Can. J. Earth Sci., 1974, vol. 11, N 5, p. 678—685.
- Arduino G. Osservazione sulla fisica costituzione della Alpi Veneti. Venice, 1759.
- Armstrong R. A., McGhee R. Coexistence of two competitors on one resource.— J. theor. Biol., 1976, vol. 56, p. 499—502.
- Arnold R. The effect of selection by climate on the land-snail *Cepaea nemoralis* (L.)—Evolution, 1969, vol. 23, p. 270—378.
- Ashlock P. D. The uses of cladistics.— Ann. Rev. Ecol. Syst., vol. 5, 1974, p. 81—100.
- Atwater T. Implications of plate tectonic for the Cenozoic tectonic evolution of western North America.— Bull. Geol. Soc. Amer., 1970, vol. 81, p. 3513—3536.
- Avisé J. C. Systematic value of electrophoretic data.— Syst. Zool., 1975, vol. 23, p. 465—481.
- Avisé J. C., Selander R. K. Evolutionary genetics of cave-dwelling fishes of the genus *Astyanax*.— Evolution, 1972, vol. 26, p. 1—19.
- Avisé J. C., Smith M. H. Biochemical genetics of sanfish. 2.— Amer. Natur., 1974, vol. 108, p. 458—472.
- Avisé J. C., Smith M. H., Selander R. K. et al. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. V.— Syst. Zool., 1974, vol. 23, N 2, p. 226—238.
- Axelrod D. I. Climate and evolution in western North America during Middle Pliocene time.— Evolution, 1948, vol. 2, p. 127—144.
- Axelrod D. I. Evolution of Madre-Tertiary geoflora.— Bot. Rev., 1958 vol. 24, N 7, p. 433—503.
- Axelrod D. I., Bailey H. P. Paleotemperature analysis of Tertiary floras.— Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1969, vol. 6, p. 163—195.
- Ayala F. J. Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion.— Nature, 1969, vol. 221, p. 1076—1079.
- Ayala F. J., Campbell C. A. Frequency-dependent selection.— Ann. Rev. Ecol. Syst., 1974, vol. 5, p. 118—188.
- Ayala F. J., Monrao C. A., Perez-Salas S., et al. Enzyme variability in the *Drosophila vulllistoni* group, 1.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1970, vol. 67, p. 225—232.
- Ayala F. J., Tracey M. L. Enzyme variability in the *Drosophila willisfoni* group.— J. Heredity, 1973, vol. 64, N 3, p. 120—124.
- Ayala F. J., Tracey M. J., Barr L. G. et al. Genetic variation in natural populations of five *Drosophila* species and hypothesis of the selective neutrality of protein polymorphisms.— Genetics, 1974, vol. 77, p. 343—384.
- Ayala F. J., Valentine I. W. Genetic variability in the cosmopolitan deep-water ophiuran *Ophiomusium lymani*.— Marine Biol., 1974, vol. 27, p. 51—57.
- Ayala F. J., Valentine I. W., Barr L. G., Zumwalt G. S. Genetic variability in a temperate intertidal phoronid, *Phoronopsis viridis*.— Bioch. Genet., 1974, vol. 11, N 6, p. 413—427.
- Ayala F. J., Valentine I. W., Hedgecock D., Barr L. G. Deep-sea asteroids: high genetic variability in a stable environment.— Evolution, 1975, vol. 29, p. 203—212.

{232}

Bakker R. T. Dinosaur physiology and the origin of mammals.— Evolution, 1971, vol. 25, p. 636—658.

- Baldwin L. M. Development and evolution including psycho-physical evolution by orthoplasia and the theory of genetic modes. N. Y., 1902.
- Bantock C. R., Noble K. Variation with altitude and habitat in *Cepaea hortensis* (Miill.).— Zool. J. Linn. Soc., 1973, vol. 53, p. 237—252.
- Barbat W. F. Megatectonics of the coast ranges, California.— Bull. Geol. Soc. Amer., 1971, vol. 82, p. 1541—1562.
- Barrel J. Rhythms and the measurements of geologic time.— Bull. Geol. Soc. Amer., 1917, vol. 28, p. 745—905.
- Barthel K. W. Zur Jura Kreide Grenze.—Mem. B. R. G. M., Fr., 1971, N 75. «Colloque de Jurassique, Luxembourg, 1967», p. 293—294.
- Bartholomew B., Eaton L. C., Raven P. H. *Clarkia robicunda*: a model of plant evolution in semiarid regions.— Evolution, 1973, vol. 27, p. 505—517.
- Beard J. M., Barnicot N. A., Nevoett-Emmett D. α and β chains of the major haemoglobin and a note on the minor component of Tarsius.— Nature, 1976, vol. 256, N 5541, p. 338—340.
- Beardmore J. A. Ecological factors and the variability of gene-pools in *Drosophila*.— In «Essays in evolution and genetics in honor of Theodosius Dobzhansky». Eds. M. K. Hecht et al. N. Y., 1970, p. 299—314.
- Becker H. F. Paleobotanical record of solar change.— Ann. N. Y. Acad. Sci., 1961, vol. 95, p. 684—687.
- Beer G. R. de. Embryos and Ancestors. Oxford, Clarendon, Press, 1940.
- Beer G. R. de. Preface.— In: Darwin C. The origin of species. London, Oxford Univ. Press, 1966, p. 11—117.
- Beer G. R. de, Swinton W. E. Prophetic fossils.— In «Studies on fossil vertebrates». Ed. T. W. Westoll. London, Athlons, 1958, p. 1—15.
- Beerbower J. R. Interpretation of cyclic permocarboniferous deposition in alluvial plain sediments in West Virginia.— Bull. Geol. Soc. Amer., 1968, vol. 80, p. 1843—1848.
- Berger W. H. Deep-sea carbonates: dissolution facies and age-depth constancy.— Nature, 1972, vol. 236, p. 392—395.
- Berggren M. A. Cenozoic chronostratigraphy, planktonic foraminiferal zonation and radiometric time scale.— Nature, 1969, vol. 224, N 5224, p. 1072—1075.
- Berggren M. A., Van Couvering J. A. The Late Neogene.— Paleogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1974, vol. 16, No 112, p. 1—216.
- Berry W. B. N. Early Ordovician bathyrid province lithofacies, biofacies and correlations — their relationship to a proto-Atlantic Ocean. — Lethaia, 1972, vol. 5, N 1, p. 69—83.
- Berry W. B. N., Boucot A. J. Glacioeustatic control of Late Ordovician — Early Silurian platform sedimentation -and faunal changes.— Bull. Geol. Soc. Amer., 1973, vol. 84, N 1, p. 275—284.
- Bianchi N. O., Becqk W., Bian-chi M. S. A. de et al. Chromosome replication in four species, of snakes.— Chromosoma, 1967, vol. 26, p. 188—200.
- Both L. Das Problem der Menschwerdung. Jena, 1926.
- Bosellini A., Hsui K. J. Mediterranean plate tectonics and Triassic palaeogeography.— Nature, 1973, vol. 244, N 5412, p. 144—146..
- Boucot A. J. Practical taxonomy, zoogeography, paleoecology and stratigraphy for Silurian and Devonian Brachiopods.— Proc. North. Amer. Paleont. Conv. pt. F., 1970, p. 566—611.
- Boucot A. J., Dunkle D. H., Potter A. et al. Middle Devonian orogeny in western North America? A fish and other fossils.— J. Geol., 1974, vol. 82, p. 691.
- Bouma A. H. Sedimentology of some flysh deposits: a graphic approach to facies interpretation. Amsterdam, 1962.
- Bouman A. J., Yokoyama H. *Magnolia* seed carotenoid pigments: typical evolutionary static relicts? — J. Theor. Biol., 1975, vol. 53, p. 277—284.
- Bower F. O. Size and form in plants with special reference to the primary conducting tracts. London, 1930.
- Bradley W. H. The varves and climate of the Green River Epoch.— U. S. Geol. Survey Prof. Paper, 1929, vol. 158E, p. 87—110.
- Bray J. R., Curtis I. T. Ordination of the upland forest communities of

- southern Wisconsin — Ecol. Monogr., 1957, vol. 27, p. 325—349.
- Bretsky P. W. Evolution of Paleozoic benthic marine invertebrate communities.— Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1969, vol. 6, p. 45—59.
- Bretsky P. W. Evolutionary patterns in the Paleozoic Bivalvia: documentation and some theoretical consideration.— Bull. Geol. Soc. Amer., 1973, vol. 84, p. 2079—2089.
- Bretsky P. W., Lorenz D. W. An essay on genetic-adaptive strategies and mass extinctions.— Bull. Geol. Soc. Amer., 1970, vol. 81, p. 2449—2456.
- Brink A. Paramutation.— Ann. Rev. Gen., 1973, vol. 7, p. 129—152.
- Brinkmann R. Statistisch-biostratigraphische Untersuchungen an Mitteljur-rassischen Ammoniten fiber Artbegriff und Stammeseritwicklung.— Abh. d. Ges. Wiss. z. Gottingen, math.-phys. Klasse, 1929, Bd. 13, N 3, S. 1—249.
- Britten R. J., Davidson E. H. Gene regulation for higher cells. A theory.— Science, 1969, vol. 165, p. 349—357.
- Britten R. J., Davidson E. H. Repetative and non-repetative DNA sequences and a speculation on the origin of evolutionary novelty.— Quart. Rev. Biol., 1971, vol. 46, p. 111—130.
- Broecker W. S., Thurber D. L., Goddard J. et al. Milankovitch hypothesis supported by precise dating of coral reef and deep-sea sediments.— Science, 1968, vol. 159, p. 297.
- Brooks C. E. F. Climates through ages. London, 1949.
- Brothers R. N. Kaikoura orogeny in Northland, New Zealand.— N. Z. J. Geol. Geophys., 1974, vol. 17, p. 1—18.
- Brown J. H., Feldmann C. R. Evolution in constant and fluctuating environments: thermal tolerances of desert pupfish (Syprinodon). — Evolution, 1971, vol. 25, p. 390—398.
- Brundin L. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by the chironomid midges.— Kgl. Sv. Vet. HandL, 1966, Bd. 11, S. 1—472.
- Brundin L. Phylogenetics and biogeography.— Syst. Zool., 1972, vol. 21, p. 69—79.
- Bryson R. A., Baerrels D. A., Wendland W. M. The character of late-glacial and post-glacial climatic changes.— Dep. Geol. Univ. Kansas Spec. Publ., 1970, vol. 3. «Pleistocene and present environments of the central Great Plains», p. 53—74.
- Buckman S. S. The term «Hemera».— Geol. Mag. new ser., 1902, vol. 4, p. 554—557.
- Bull I. R. Nature and formulation of biogeographical hypotheses.— Syst. Zool., 1975, vol. 24, p. 407—430.
- Bush G. L. Modes of animal speciation.— Ann. Rev. Ecol. Syst., 1975, vol. 6, p. 339—364.
- Bussard P. F., Vawter A. T. Population structure, gene flow and natural selection in populations of *Euphydryas phaeton*.— Heredity, 1975, vol. 34, N 3, p. 407—415.
- Buzas M. A. Patterns of species diversity and their explanation.— Taxon, 1972, vol. 21, p. 275—286.
- Cain S. A. Foundations of plant geography. N. Y., 1944.
- Calef C. E., Hancock -N. I. Wenlock and Ludlow marine communities in Wales and the Welsh Borderland.— Palaeontology, 1974, vol. 17, p. 779—810.
- Camin J. H., Sokal R. P. A method for deducing branching sequences in phylogeny.— Evolution, 1965, vol. 19, p. 311—326.
- Carroll R. L., Currie Rh. I. Microsaurs as possible apodan ancestors.— Zool. J. Linn. Soc., 1975, vol. 57, p. 229—247.
- Carson H. L. Response of selection under different conditions of recombination in *Drosophila*.— Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1958, vol. 23, p. 291—305.
- Carson H. L. Parallel polymorphisms in different species of Hawaiian *Drosophila*.— Amer. Natur., 1969, vol. 103, p. 323—329.
- Carson H. L. The genetics of speciation at the diploid level.— Amer. Natur., 1975, vol. 109, p. 83—92.
- Chandler M. E. J. The geological history of the genus *Stratiotes*: an account of the evolutionary changes which have occurred within the genus during Tertiary and Quaternary times.— Quart. J. Geol. Soc. London, 1923, vol. 79, p. 117—136.
- Chancy R. W. Quantitative studies of the Bridge Creek flora.— Amer. J. Sci., 1924, vol. 8, p. 127—144.
- Chaney R. W. Miocene floras of Columbia Plateau.— Carneqie Inst. Wash. Publ., 1959, vo.1. 617, p. 1—228.

- Chappel J.* On possible relationships between Upper Quaternary glaciations, geomagnetism and volcanism.— *Earth Planet. Sci. Lett.*, 1975, vol. 26, p. 370—376.
- Christiansen F. B., Frydenberg O.* Geographical patterns of four polymorphisms in *Zoarcas viviparus* as evidence of selection.— *Genetics*, 1974, vol. 77, p. 765—770.
- Churkin M. Jr., McKee E. H.* Thin and layered subcontinental crust of the Great Basin western North America inherited from Paleozoic marginal oceanic basins.— *Tectonophysics*, 1974, vol. 23, p. 1—15.
- Cifeli R.* Radiation of Cenozoic planktonic foraminifera.— *Syst. Zool.*, 1969, vol. 18, p. 154—168.
- Cisne J. L.* Trilobites and the origin of Arthropods.— *Science*, 1974, vol. 186, N 4158, p. 13—18.
- Cita M. B.* Pliocene biostratigraphy and chronostratigraphy.— In: *W. F. B. Ryan et al.* Initial Rept. of the Deep Sea Drilling Project, 13. Washington, 1973, p. 1343—1379.
- Clague D. A., Jarrard R. D.* Tertiary Pacific plate motion deduced from the Hawaiian — Emperor chain.— *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1973, vol. 84, N 4, p. 1135—1154.
- Clark D. L.* Pedomorphosis, acceleration, and coenogenesis in the evolution of Texas Cretaceous ammonoids.— *Evolution*, 1962, vol. 16, p. 300—305.
- Clarke B.* Darwinian evolution of proteins.— *Science*, 1970, vol. 168, p. 1009—1011.
- Clarke B.* Neutralists vs. selectionists.— *Science*, 1975, vol. 180, N 4086, p. 600—601.
- Clarkson E. N. K.* Environmental significance of eye-reduction in trilobites and recent arthropods.— *Spec. Issue*, 1967, vol. 5, N 516. «*Marine Geology*», Ed. Hallan, p. 367—375.
- Clemens W. A.* Origin and early evolution of Marsupials.— *Evolution*, 1968, vol. 22, N 1, p. 1—18.
- Clements F. E.* Plant succession. Carnegie Inst. Wash. Publ., 1916.
- Cloud P. E.* Some problems and patterns of evolution exemplified by fossil invertebrates.— *Evolution*, 1948, vol. 2, N 4, p. 322—350.
- Cody M. L.* Character convergence.— *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1973, vol. 4, p. 53—74.
- Colless D. H.* The phylogenetic fallacy.— *Syst. Zool.*, 1967, vol. 16, p. 289—295.
- Colless D. H.* «Phenetic», «phylogenetic» and «weighting».— *Syst. Zool.*, 1971, vol. 20, p. 73—76.
- Cope E. D.* Origin of the fittest. Essays on evolution. N. Y., 1887.
- Corbin K. M., Uzzel T.* Natural selection and mutation rates in mammals.— *Amer. Natur.*, 1970, vol. 104, p. 37—53.
- Cracraft J.* Continental drift and vertebrate distribution.— *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1974, vol. 5, p. 215—262.
- Craig A. J.* Pollen influx to laminated sediments: a pollen diagram front. northeastern Minnesota.— *Ecology*, 1972, vol. 53, p. 46—57.
- Cranwell L. M., Post L. von.* Post-Pleistocene pollen diagrams from the southern hemisphere. I. New Zealand.— *Geogr. Annaler*, 1936, Arg. 18. Heft. 3—4, p. 308—333.
- Creed E. R.* Melanism in the two spot ladybird: the nature and intensity of selection.— *Proc. Roy. Soc. London*, 1975, vol. 190B, p. 135—148.
- Croizat L., Nelson G., Rosen D. E.* Centers of origin and related concepts.— *Syst. Zool.*, 1974, vol. 23, p. 265—287.
- Crombie A. C.* Interspecific competition. — *J. Anim. Ecol.*, 1947, vol. 44—73.
- Crompton A. W.* The Permian-Triassic vertebrate faunas of South Africa.— *Bull. Can. Petrol. Geol.*, 1971, vol. 19, p. 323—324.
- Camming A. D., Fuller J. G. G. M., Potter J. W.* Separation of strata: Paleozoic limestones of the Williston basin.— *Amer. J. Sci.*, 1959, vol. 257, p. 722—733.
- Curtis J. T., McIntosh R. P.* An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin.— *Ecology*, 1951, vol. 32, N 3, p. 476—496.
- Darwin C. R.* The origin of species by means of natural selection. London, 1859.
- Darwin C. R.* The expression of emotions in man and the animals. London, 1872.
- Davies M. V.* The ecology of Westphalian and lower part of the Stafforidian series of Clydach Vale and Gilfach Goch (East Glamorgan).— *Quart. J. Geol. Soc. London*, 1921, vol. 77, p. 30—74.

{235}

- Degeus E. T., Staffers P.* Stratified water as a key to the past.— *Nature*, 1976, vol. 263, p. 22—26.
- Dewey J. F. et al.* Plate tectonics and the evolution of the Alpine system.— *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1973, vol. 84, p. 3137—3180.

- Diener C. Die Bedeutung der Zonen-gliederung für die Frage der Zeit-messung in der Erdgeschichte.— Neues Jahrb. f. Miner., Geol. u. Paläont., 1919, Bd. 42, S. 65—172.
- Dilke F. W. W., Gouch D. O. The Polar Spoon.— Nature, 1972, vol. 240, p. 262—263.
- Dimroth E., Kimberley At. M. Precambrian atmospheric oxygen: evidence in the sedimentary distribution of carbon, sulfur, uranium and iron.— Can. J. Earth Sci., 1976, vol. 13, p. 1161—1185.
- Dingle R. V., Scruton R. A. Continental sedimentary basins around Southern Africa.— Bull. Geol. Soc. Amer., 1974, vol. 85, p. 1467—1474.
- Dobzhansky Th. Evolution in the tropics.— Amer. Scient., 1950, vol. 38, p. 209—211.
- Dobzhansky Th. Genetics of the Evolutionary Process. New York, London, Columbia Univ. Press, 1970.
- Dobzhansky Th. Species of *Drosophila*. New excitement in an old field.— Science, 1972, vol. 177, p. 664—669.
- Dobzhansky Th. Genetic analysis of hybrid sterility within the species *Drosophila pseudoobscura*.— Hereditas, 1974, vol. 77, p. 81—88.
- Dobzhansky Th., Ayala F. I. Temporal frequency changes of enzyme and chromosomal polymorphisms in natural populations of *Drosophila*.— Proc. Nat. Acad. Sci., 1973, vol. 70, p. 680—683.
- Dollo L. Les lois de l'évolution.— Bull. Soc. beige géol., paléontol. hydrol., 1893, vol. 7, p. 164.
- Dooglas R. G., Moullade M. Age of the basal sediments on the Shatsky Rise, Western North Pacific Ocean.— Bull. Geol. Soc. Amer., 1972, vol. 83, p. 1163—1168.
- D'Orbigny A. Paleontologie Française. Paris, 1842—1849.
- Dorf E. Flora of the Lance Formation in its type locality Niobrara County, Wyoming.— Carnegie. Inst. Wash. Publ., 1942, vol. 580, p. 79—159.
- Dorf E. Paleobotanical evidence of Mesozoic and Cenozoic climatic changes.— Proc. North Amer. Paleont. Conv. pt. D., 1970, p. 323—346.
- Dorman F. A. Some Australian oxygen isotope temperatures and theory for a 30-million — year world-temperature cycle.— J. Geol., 1968, vol. 76, N 3, p. 297—313.
- Dott R. H. Circum-Pacific Cenozoic structure rejuvenation: implication for sea floor spreading.— Science, 1969, vol. 106, N 3907, p. 874—876.
- Dott R. H., Batten R. L. Evolution of the Earth. N. Y., 1971.
- Doyle J. A., Van Campo M., Lugarden B. Observations on exine structure of *Eucommidites* and Lower Cretaceous angiosperm pollen.— Pollen et Spores, 1975, vol. 17, N 3, p. 429—484.
- Drewry D. L. Initiation and growth of the East Antarctic ice sheet. — J. Geol. Soc. London, 1975, vol. 131, p. 255—273.
- Driesch H. Science and philosophy of the organism. London, 1908.
- Duff K. L. Palaeoecology of a bituminous shale — the Lower Oxford Clay of Central England.— Palaeontology, 1975, vol. 18, p. 443—482.
- Duff P. McL. D. Recognition and interpretation of Pennsylvanian cyclothems in Illinois, USA.— Bull. Soc. beige Geol., 1974, vol. 83, vol. 3, p. 183—203.
- Duff P. McL. D., Hallam A., Walton E. K. Cyclic sedimentation Developments in sedimentology, vol. 10. Amsterdam — London — New York, Elsevier, 1967.
- Du Rietz G. E. Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzen-soziologie. Uppsala, Akad. Abh., 1921.
- Elmer Th. On orthogenesis, and the importance of natural selection in species-forming. Chicago, 1898.
- Eldredge N. Stability, diversity, and speciation in Paleozoic epicontinental seas.— J. Paleont., 1974, vol. 48, N 3, p. 540—548.
- Eldredge N., Gould S. J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism.— In «Models in Paleo-biology». Ed. T. M. Schopf. San Francisco, 1972, p. 82—115.
- Ellas M. K. Tertiary prairie grasses and other herbs from the high plains.— Geol. Soc. Amer. Spec. Paper, 1942, N 41, p. 1—176.

{236}

- Emiliani C. Isotopic paleotemperatures.— Science, 1966, vol. 154, N3751, p. 851—857.
- Emiliani C., Shackleton N. J. The Brunhes epoch: isotopic paleotemperatures and geochronology.— Science, 1974, vol. 183, N 4124, p. 511—513.
- Ernst W. G. Tectonic contact between the Franciscan Melange and the Great Valley sequence — crustal expression of a Late Mesozoic Benioff zone.— J. Geophys. Res., 1970, vol. 75, N 5, p. 886—901.

- Ewing M., Donn W. L. A theory of ice ages.— *Science*, 1956, vol. 123, p. 1061—1066; 1958, vol. 127, p. 1159—1162; 1966, vol. 152, p. 751—755.
- Fabricius F., Friedrichsen H., Jacko-shagen V. Palaotemperaturen und Palaoklima in Obertrias und Lias der Alpen.— *Geol. Rundschau*, 1970, Bd. 9, N 2.
- Fager E. W. Determination and analysis of recurrent groups.— *Ecology*, 1957, vol. 38, p. 586—595.
- Farris J. S. Methods, for computing Wagner trees.— *Syst. Zool.*, 1970, vol. 19, p. 83—92.
- Felsenstein J. Maximum likelihood and minimum-steps methods for estimating evolutionary trees from data on discrete characters.— *Syst. Zool.*, 1973, vol. 22, p. 240—249.
- Fincham J. R. S., Sastry G. R. K. Controlling elements in maize.— *Ann. Rev. Gen.*, 1974, vol. 8, p. 15—50.
- Fisher A. G. Latitudinal variations in organic diversity.— *Amer. J. Sci.*, 1961, vol. 49, p. 50—74.
- Fischer A. G. Brackish Oceans as the cause of the Permo-Triassic marine faunal crisis.— In «Problems of palaeoclimatology». London, Interscience, 1965, p. 566—575.
- Fitch W. M. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology.— *Syst. Zool.*, 1971, vol. 20, p. 406—416.
- Fitch W. M. Aspects of molecular evolution.— *Ann. Rev. Gen.*, 1973, vol. 7, p. 343—380.
- Fitch W. M., Margoliash E. Construction of phylogenetic trees.— *Science*, 1967, vol. 155, p. 279—284.
- Flemming N. C., Roberts D. G. Tectono-eustatic changes in sea level and seafloor spreading.— *Nature*, 1973, vol. 243, p. 19—22.
- Florin R. The distribution of conifer and taxad genera in time and space.— *Acta Horti Berg.*, 1962, vol. 20, p. 121—312.
- Flügel H. W. Zur Entwicklung der «Protethys» im Paläozoikum Vorderasiens.— *N. Jb. Geol., Paläontol.*, 1972, Bd. 10, S. 602—610.
- Fooden J. Breakup of Pangea and isolation of relict mammals in Australia, South America and Madagascar.— *Science*, 1972, vol. 175, p. 894—898.
- Frerichs W. E. Evolution of planktonic foraminifera and paleotemperatures.— *J. Paleontol.*, 1971, vol. 45, N 6, p. 963—968.
- Fritz P. Isotopenanalysen mid Paleotemperature Bestimmungen an Belemniten aus dem schwabischen Jura.— *Geol. Rundschau*, 1965, Bd. 64, N 1.
- Fryer G., Iles T. D. Alternative routes to evolutionary success as exhibited by African eichlid fishes of the genus *Tilapia* and the species flocks of the Great Lakes.— *Evolution* 1969, vol. 23, p. 359—368.
- Gadgil M., Bossert W. H. Life historical consequences of natural selection.— *Amer. Natur.*, 1970, vol. 104, N 935, p. 1—24.
- Gadgil M., Solbrig O. T. The concept of r- and K-selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations.— *Amer. Natur.*, 1972, vol. 106, N 947, p. 14—31.
- Gaudry A. *Essai de paléontologie philosophique*. Paris, 1896.
- Cause G. F. *The struggle for existence*. Baltimore, 1934.
- George T. N. Biospecies, chronospecies and morphospecies.— *Syst. Assoc. Publ.*, 1956, vol. 2, p. 123—137.
- Germis G. J. B. The Nama Group in South West Africa and its relationship to the Pan-African geosyncline.— *J. Geol.*, 1974, vol. 82, N 3, p. 301—318.
- Ghiselin M. T., Jaffe L. Phylogenetic classification in Darwin's monograph on the sub-class Cirripedia.— *Syst. Zool.*, 1973, vol. 22, p. 132—140.
- Gilbert G. K. Sedimentary measurement of Cretaceous time.— *J. Geol.*, 1895, vol. 3, p. 121—127.
- Gill J. B., McDougall I. Biostratigraphic and geologic significance of Miocene — Pliocene volcanism in Fiji.— *Nature*, 1973, vol. 241, p. 176—178.

{237}

- Gillispie J. H., Kojima K. The degree of polymorphisms in enzymes involved in energy production compared to that in nonspecific enzymes in two *Drosophila ananassae* populations.— *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1968, vol. 61, p. 582—585.
- Gilluly I. Distribution of mountain building in geological time. — *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1949, vol. 60, N 4, p. 561—590.
- Gilmour J. S. L. Taxonomy and philosophy.— In «The new systematics». Ed. J. Huxley. London, 1940.

Gilmour J. S. L.; Gregor J. W. Demes: a suggested new terminology.— *Nature*, 1939, vol. 144, p. 333—334.

Gilmour J. S. L., Heslop-Harrison J. The deme terminology and the units of microevolutionary changes.— *Genetics*, 1954, vol. 27, p. 147—161.

Gleason H. H. The individualistic concept of the plant association.— *Bull. Torrey Bot. Cl.*, 1926, vol. 53, p. 7—26.

Goldberg R. B. et al. DNA sequence organization in the genomes of five marine invertebrates.— *Chromosoma*, 1975, vol. 51, p. 225—251.

Goldschmidt R. The material basis of evolution. New Haven — London — Oxford, 1940.

Goodman M., Moore G. W. Phylogeny of hemoglobin.— *Syst. Zool.*, 1973 (1974), vol. 22, p. 508—532.

Goppert H. R. Die Tertiäre Flora von Schosnitz in Schlesen. Gorlitz, 1855.

Gordon W. A. Origin of the Mesozoic realm— *Geol. Mag.*, 1955, vol. 112, N 2, p. 199—201.

Gould S. J. Land snail communities and Pleistocene climates in Bermuda: a multivariate analysis of micro-gastropod diversity.— *Proc. North Amer. Paleont. Conv.*, Pt E, 1969, p. 486—521.

Gould S. J. Allometric fallacies and evolution of *Gryphaea*: a new interpretation based on White's criterion of geometric similarity.— In: «Evolutionary biology», vol. 6, Ed. Th. Dobzhansky et al. N. Y., 1972, p. 91—120.

Gould S. J. The origin and function of «bizarre» structures: antler size and skull size in the «Irish Elk», *Megaloceros giganteus*.— *Evolution*, 1974, vol. 28, N 2, p. 191—220.

Grabau A. W. Palaeontology and ontogeny.— *Palaeont. Record*, 1910, p. 54—57.

Grabau A. W. Principles of stratigraphy. N. Y., 1924.

Graham A. Late Cenozoic evolution of tropical lowland vegetation in Veracruz, Mexico.— *Evolution*, 1975, vol. 29, p. 723—735.

Graham S. A., Dickinson W. R., Ingersoll R. V. Himalayan — Bengal Model for flysh dispersal in the Appalachian — Ouachita system.— *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1975, vol. 86, p. 273—286.

Grant V. The origin of adaptations. New York — London, Columbia Univ. Press, 1971.

Grantham R. Amino acid difference formula to help explain protein evolution.— *Science*, 1974, vol. 175, p. 862—864.

Gray S. W. Relative growth in phylogenetic series and in an ontogenetic series of one of its member.— *Amer. J. Sci.*, 1946, vol. 244, p. 792—807.

Graziani F., Boncinelli E., Malva C., Gargano S. Mutial regulation of magnified bobbed loci in *Drosophila melanogaster*.— *Mol. gener. Gen.*, 1973, vol. 134, p. 307—311.

Griffiths G. C. D. On the foundations of biological systematics.— *Acta Biotheor.*, 1974, vol. 23, p. 85—115.

Groves C. P., Mazak V. An approach to the taxonomy of the Hominidae: gracile Villafranchian hominids of Africa— *Casop. Miner. Geol.*, 1975, vol. 20, N 3, p. 225—248.

Gunn P. J. Mesozoic-Cainozoic tectonics and igneous activity: south-eastern Australia.— *J. Geol. Soc. Austr.*, 1975, vol. 22, pt. 2, p. 215—221.

Haeckel E. Generale Morphologic der Organismen., Bd. 2. Berlin, 1866.

Hailwood E. A., Tarling D. H. Palaeomagnetic evidence for a proto-Atlantic Ocean.— In «Implications of continental drift to the earth sciences», vol. 1. Eds. D. H. Tarling, S. K. Run-corn. London, Acad. Press, 1973, p. 37—46.

Halkka O., Halkka L., Raatikainen M. Transfer of individuals as a means of investigating natural selection in operation.— *Hereditas*, 1975, vol. 80, p. 27—34.

Hall J. W., Norton N. J. Palynological evidence of floristic change across

{238}

the Cretaceous—Tertiary boundary in eastern Montana.— *Palaeogeogr. Palaeoclimatol.*, 1967, vol. 3, N 1, p. 121—130.

Hallam A. A sedimentary and faunal study of the Blue Lias of Dorset and Glamorgan.— *Phil. Trans. Roy. Soc.*, 1960, vol. 243B, p. 1—44.

Hallam A. Major epeirogenic and eustatic changes since the Cretaceous, and their possible relationship to crustal structure.— *Amer. J. Sci.*, 1963, vol. 261, N 5, p. 397—423.

- Hallam A.* Environmental causes of stunting in living and fossil marine benthonic invertebrates.— *Palaeontology*, 1965, vol. 8, N 1, p. 132—155.
- Hallam A.* Mesozoic geology and the opening of the North Atlantic.— *J. Geol.*, 1971, vol. 79, p. 129—157.
- Hallam A., Gould S. J.* The evolution of British and American Middle and Upper Jurassic *Gryphaea*; a biometric study.— *Proc. Roy. Soc. London*, 1975, vol. 189B, p. 511—542.
- Hammen Th. van der.* Upper Cretaceous and Tertiary climatic periodicities and their causes.— *Ann. New York Acad. Sci.*, 1961, vol. 95, p. 440—449.
- Hansen H. S.* Danian foraminifera from Nugssuag west Greenland.— *Medd. om Greenland*, 1970, Bd. 193(2), S. 1—132.
- Hanson E. D., Kaneda M.* Evidence for sequential gene action within the cell cycle of *Paramecium*.— *Genetics*, 1968, vol. 60, p. 793—805.
- Hardy A. C.* Escape from specialization.— In «*Evolution as a process*». Ed. J. Huxley et al. London, 1954, p. 122—142. <
- Mariana W. B.* The Ordovician Ice Age essay review.— *Geol. Mag.*, 1972, vol. 109, p. 451—546.
- Harper C. W. Jr.* Standing diversity of fossil groups in successive intervals of geologic time: a new measure.— *J. Paleontol.*, 1975, vol. 49, N 4, p. 752—757.
- Harrington H. Y.* Space, things, time and events — an essay on stratigraphy.— *Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol.*, 1965, vol. 49, N 10, p. 1601—1646.
- Harris T. M.* The Yorkshire Jurassic flora, pts. 1, 2. London, 1961, 1964.
- Hatfield C. B., Camp M. J.* Mass extinctions correlated with periodic galactic events.— *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1970, vol. 81, p. 911—914.
- Haug E.* Les geosynclinaux et les aires continentales, contribution a l'etude des transgressions et regressions.— *Bull. Soc. Geol. Fr.*, 3 ser., 1900, t. 18, p. 617—711.
- Hawkesworth C. J., Waters D. J., Bickle M. J.* Plate tectonics in the eastern Alps.— *Earth Planet. Sci. Lett.*, 1975, vol. 24, p. 405—413.
- Hayes D. E., Ringis f.* Sea floor spreading in a marginal basin: a Tasman Sea.— *Nature*, 1973, vol. 244, p. 454—458.
- Hays J. D.* Faunal extinctions and reversals of the Earth's magnetic field.— *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1971, vol. 82, p. 2433—2447.
- Hays J. D., Saito T., Opdyke N. D., Burckle L. H.* Pliocene — Pleistocene sediments of the equatorial Pacific: their paleomagnetic, biostratigraphic and climatic control.— *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1969, vol. 80, p. 1481—1514.
- Heberer G.* Die Fossilgeschichte der Hominoidea.— In «*Primatologia*», Eds. H. Hofer et al. I, 1956, S. 379—560.
- Hecht A. D.* Intraspecific variation in recent populations of *Globigerinoides rubes* and *Globigerinoides trilobus* and their application to palaeoenvironmental analysis.— *J. Paleontol.*, 1974, vol. 48, N 6, p. 1217—1234.
- Hecht A. D., Agan B.* Diversity and age relationships in recent and miocene bivalves.— *Syst. Zool.*, 1972, vol. 21, N 5, p. 308—312.
- Hecht M. K., Edwards J. L.* The determination of parallel or monophyletic relationships: the proteid salamanders—a test case.— *Amer. Natur.*, 1976, vol. 110, p. 653—677.
- Hedberg H. D.* Time-stratigraphic classification of sedimentary rocks.— *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1948, vol. 59, N 5, p. 447—462.
- Hedberg H. D.* Procedure and terminology in stratigraphic classification.— *Comp. Rend. Congr. Geol. Intern.*, Alger, 1952, sect. 13, Alger, 1954, p. 205—234.
- Hedberg H. D.* Stratigraphic classification and terminology.— *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.*, 1958, vol. 42, N 8, p. 1881—1896.
- Hedberg H. D.* Towards harmony in stratigraphic classification.— *Amer. J. Sci.*, 1959, vol. 257, N 10, p. 674—683.

{239}

- Hedberg H. D.* Stratigraphic classification and terminology.— *Repts. 21 Sess. Intern. Geol. Congr. Norden*, 1960, pt. 25, 1961.

- Hedberg H. D.* Definition of geological systems. Repts. 22 Sess. Intern. Geol. Congr. India, 1964, pt. 18, p. 1—26.
- Hedberg H. D.* Chronostratigraphy and biostratigraphy.— *Geol. Mag.*, 1965, vol. 102, N 5, p. 451—461.
- Heer O.* Die tertiäre Flora der Schweiz, Bd. 3. Winterthur, 1859.
- Hejnowicz Z.* A model for morphogenetic map and clock.— *J. theor. Biol.*, 1975, vol. 54, p. 345—362.
- Henning W.* Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik.. Berlin, Deutsch. Zentralverlag, 1950.
- Hennig W.* Phylogenetic systematics. Urbana, Univ. Illinois Press, 1966.
- Herman Y.* Origin of deep sea cherts in the North Atlantic.— *Nature*, 1972, vol. 238, p. 392—393.
- Heslop-Harrison J.* The unisexual flower — a reply to criticism.— *Phytomorphology*, 1958, vol. 8, p. 177—184.
- Hibbert F. A., Switsur V. R., West R. G.* Radiocarbon dating of Flandrian pollen zones at Red Moss, Lancashire.— *Proc. Roy. Soc. London*, 1971, vol. 1773, p. 161—176.
- Hillhouse I., Cox A.* Brunnes—Matuyama polarity transition.— *Earth. Planet. Sci. Lett.*, 1976, vol. 29, p. 51—64.
- Hoenningsmoen G.* Zigzag evolution.— *Norsk Geol. Tidskr.*, №64, vol. 44, N 3, p. 341—350.
- Holder H., Zeiss A.* Zu der gegenwertigen Diskussion über Prinzipien und Methoden der Stratigraphie.— *Neues Jharb. Geol. Palaont.*, 1972, Bd. 7, S. 385—399.
- Holliday R., Pugh J. E.* DNA modification mechanisms and gene activity during development.— *Science*, 1975, vol. 187, p. 226—232.
- Holling C. S.* Resilience and stability of ecological systems.— *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1973, vol. 4, p. 1—23.
- Hollingworth S. E.* The climatic factor in the geological record.— *Quart. J. Geol. Soc. London*, 1962, vol. 118, p. 1—21.
- Holmes A.* The age of the Earth. London, 1937.
- House M. R.* Bursts in evolution.— *Adv. Sci.*, 1963, vol. 19, p. 499—507.
- House M. R.* Fluctuations in the-evolution of Palaeozoic invertebrates. — In «Fossil Record Symp. Docum.», London, 1967, p. 41—54.
- Hsu T. C.* Longitudinal differentiation of chromosomes.— *Ann. Rev. Gen* 1973, vol. 7, p. 289—324.
- Hudson J. D., Palmer T. J.* A euryhaline oyster from the Middle Jurassic and the origin of the true oysters.— *Palaeontology*, 1976, vol. 19, N 1, p. 79—93.
- Hurst J. M.* Wenlock carbonate, level bottom, brachiopod-dominated communities from Wales and the Welsh borderland.— *Paleogeogr., Paleocol., Palaeoclimatol.*, 1975, vol. 17, p. 217—225.
- Hutchinson G. E.* Concluding remarks.— *Cold spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 1957, vol. 22, p. 415—427.
- Huxley J.* Evolution. The modern synthesis. London, 1942.
- Huzioka K., Tanai T.* Climatic implication of Tertiary floras in Japan.— 11 *Pacif. Sci. Congr.*, 1967, vol. 4, p. 15.
- Hyatt A.* On parallelism between stages in the individual and those in the group of the Tetrabranchiata.— *Boston Soc. Nat. Hist.*, 1866, vol. 4, p. 203.
- Imai H. T.* Further evidence and biological significance for non-random localization of the centromere on mammalian chromosomes.— *J. Theor. Biol.*, 1976, vol. 61, p. 195—203.
- Imlay R. W.* Jurassic ammonite succession in the United States— *Colloq. Jurassique, Luxembourg*, 1967; *Mem. R. R. G. M., Fr.*, 1971, N 75, p. 709—726.
- Irving E., Pullaiah G.* Reversals of the geomagnetic field, magnetostratigraphy, and relative magnitude of paleosecular variation in the Phanerozoic,—*Earth, Sci. Rev.*, 1976, vol-12, p. 35—64.
- Iversen J.* *Viscum*, *Hederd* and *Ilex* as climate indicators— *Geol. Foren Forh.*, 1944, Bd. 66, N 3, S. 463—483.
- Jackson J. B. C.* Biogeographic consequences of eurytopy and stenotopy among marine bivalves and their evolutionary significance— *Amer. Natur.*, 1974, vol. 108, p. 541—560.
- Jackson T. A.* «Humic» matter in the bitumen of pre-Phanerozoic and Pha-nerozoic sediments and its paleobio-

- Johnson C. R. Defensive display behaviour in some Australian and Papuan — New Guinean pygopodid lizards, boid, colubrid and elapid snakes.—Zool. J. Linn. Soc., 1975, vol. 56, p. 265—282.
- Johnson G. B. Evidence that enzyme polymorphism are not selectively neutral.— Nature, 1972, .vol. 237, p. 170—171.
- Johnson G. B. Enzyme polymorphism and biostematics: the hypotheis of selective neutrality.— Ann. Rev. Ecol. Syst, 1973, vol. 4; p. 93—116.
- Johnson G. L., Gampsie J., Rasmussen M., Dufmar F. Mesozoic rocks from the Labrador Sea.— Nature, 1972, vol. 236, p. 85—87.
- Johnson J. G. Timing and coordination of orogenic, epeirogenic and eustatic events.— Bull. Geol. Soc. Amer., 1971, vol. 82, p. 3269—3298.
- Johnson M. S. Allozymes and area effects in *Cepaea nemoralis* in the western Berkshire, Downs.— Heredity, 1976, vol. 36, N1, p .105—121.
- Jonckers L. H. M. The concept of population in biology.— Acta biotheor., 1973, vol. 22, N 2, p. 78—108.
- Jones J. M. Effects of thirty years hybridization on the toads *Bufo americanus* and *Bufo woodhousii fowleri* at Bloomigton, Indiana.— Evolution, 1973, vol. 27, p. 435—448.
- Jones J. S. Ecological genetics and natural selection in molluscs.— Science, 1973, vol. 182, p. 546—552.
- Kaesler R. L. Quantitative re-evaluation of ecology and distribution of recent Foraminifera find Ostracods of Todos Santos Bay, Baja, California, Mexico.— Kansas Univ. Paleont. Contr., 1966, vol. 10, p. 1—50.
- Katili J. A. Geochronology of West Indonesia and its implication on plate tectonics.— Tectonophysics, 1973, vol. 19, p. 195—212.
- Kauffman E. G. Population systematics, radiometrics and zonation — a new biostratigraphy.— Proc. North Amer. Paleont. Conv., pt. F, 1970, p. 612—665.
- Kaufmann R. Exact. nachgewiesene Stammesgeschichten.— Die Naturwissenschaften, 1934, Ht 48 S. 803— 807.
- Kean B. F., Strong D. F. Geochemical evolution of an Ordovician island arc of the central Newfoundland Applachians.—Amer. J. Sci., 1975, vol. 275, p. 97—118.
- Keary R., Keegan B. F. Stratification by infauna debris: a structure, a mechanism, and a comment.— J. Sediment. Petrol., 1975, vol. 45, N -1, p. 128—131.
- Kegel W. Uber Richtproiile.— Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges., 1938, Bd. 90, S. 224—226.
- Kennett J. P., Thanell R. C. Global increase in Quaternary explosive volcanism.— Science, 1975, vol. 187, N 4176, p. 497—503.
- Kennett !. P., Watkins N. D. Geomagnetic polarity change, volcanic maxima, and faunal extinction in the South Pacific.—Nature, 1970, vol. 227, p. 930—931.
- Kennett J. P., Watkins N. D., Vella P. Paleomagnetic chronology of Pliocene — Early Pleistocene climates and the Plio-Pleistocene boundary in New Zealand.— Science, 1971, vol. 171, p. 276—279.
- Kent P. E. Mesozoic history of the east coast of Africa.— Nature, 1972, vol. 238, p. 147—148.
- Kimura M. Genetic variability maintained in a finite population due to mutational production of neutral and nearly neutral isoalleles.— Genet. Res., 1968, vol. 11, p. 246—269.
- Kimura M., Ohta T. Theoretical aspects of population genetics, Prineeton, Princeton Univ. Press, 1971.
- King J. L., Jukes Th. H. Non-Darwinian evolution.— Science, 1969, vol. 169, p. 788—798.
- King J. L., Ohta T. Polyallelic mutational equilibria.— Genetics, 1975, vol. 79, p. 681—691.
- Kitts D. B. Geologic time.— J. Geol., 1966, vol. 74, N 2, p. 127—146.
- Kleinpell R. M. Miocene stratigraphy of California.— Tulsa, Amer. Assoc. Petrol. Geol., 1938.
- Kojima K. Is there a constant fitness value for a given phenotype? No!— Evolution, 1971, vol. 25, p. 281—285.
- Krassilov V. A. [Красилов В. А.]. Mesozoic bryophytes from the Bureja basin, Far East of the USSR.— Palaeontographica, Abt. B., 1973a, Bd. 143, Lfg. 5—6, p. 95—105.
- Krassilov V. A. [Красилов В. А.]. Climatic changes in eastern Asia as indicated by fossil floras. I, — Palaeo

{241}

geogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1973b, vol.113, p. 261—273.

Krassilov V. A [Красилов В. А.]. Causal biostratrgraphy.— Lethaia, 1974, vol. 7, p. 173-179.

- Krassilov V. A. [Красилов В. А.]. Climatic changes in eastern Asia as indicated by fossil floras. II. Late Cretaceous and Danian.— *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1975a, vol. 17, p. 157—172.
- Krassilov V. A. [Красилов В. А.]. Palaeobotanical evidence on the origin of Japan Sea.— *Pacif. Geol.*, 1975b, vol. 10, p. 43—46.
- Krassilov V. A., Zakharov Yu. D. [Красилов В. А., Захаров Ю. Д.]. *Pleuromeia* from the Triassic of the Far East of the USSR.— *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 1975, vol. 19, p. 221—232.
- Ksiazkiewicz M. Bathymetry of the Carpathian flysh basin.— *Acta geol. polon.*, 1975, vol. 25, N 3, p. 310—367.
- Kurten B. Life and death of the Pleistocene bear, a study in paleoecology.— *Acta Zool. Fenn.*, 1958, N 95, p. 1—59.
- Kurten B. On the longevity of mammalian species in the Tertiary.— *Soc. Sci. Fenn. Comment. Biol.*, 1959, vol. 21, N 4, p. 1—14.
- Kurten B. Return of a lost structure in the evolution of the felid dentition.— *Soc. Sci. Fenn. Comment. Biol.*, 1964, t. 26, N 4, p. 1—12.
- Laffitte R., Harland W. B., Erién H. K. et al. Some international agreement on essentials of stratigraphy.— *Geol. Mag.*, 1972, vol. 109, N 1, p. 1—15.
- Lanphere M. A. Age of the Mesozoic oceanic crust in the California Coast Range.— *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1971, vol. 82, p. 3209—3212.
- Larson R. L., Ladd J. W. Evidence for the opening of the South Atlantic in the Early Cretaceous.— *Nature*, 1973, vol. 246, p. 209—213.
- Lawrence D. R. Taphonomy and information losses in fossil communities.— *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1968, vol. 79, p. 1315—1330.
- Lawson J. D. Ludlow benthonic assemblages.— *Palaeontology*, 1975, vol. 18, p. 505—525.
- Leeder M. R. Pedogenic carbonates and flood sediment accretion rates: a quantitative model for alluvial arid-zone lithofacies.— *Geol. Mag.*, 1975, vol. 112, N 3, p. 257—270.
- Lehmann J. G. Versuch einer Geschichte von Flotz-Gebirgen. Berlin, 1756.
- Le Pichon X., Francheteau J., Bonnin J. Plate tectonics. Development in geo-tectonics, vol. 6. Amsterdam, 1973.
- Le Quesne W. The uniquely evolved character concept and its cladistic application.— *Syst. Zool.*, 1975, vol. 23, p. 513—517.
- Levin D. A., Crepet W. L. Genetic variation in *Lycopodium lucidulum*: a phylogenetic relic.— *Evolution*, 1973, vol. 27, p. 622—652.
- Levins R. Evolution in changing environments. Princeton, Princeton Univ. Press, 1968.
- Levinton J. S. Trophic group and evolution in bivalve molluscs.— *Palaeontology*, 1974, vol. 17, N 3, p. 579—585.
- Levy M., Levin D. A. Genetic heterozygosity and variation in permanent translocation heterozygotes of the *Oenothera biennis* complex.— *Genetics*, 1975, vol. 79, p. 493—512.
- Lewis H. Catastrophic selection as a factor in speciation.— *Evolution*, 1958, vol. 16, N 3, p. 257—271.
- Lewontin R. C. The meaning of stability.— In «Diversity and stability in ecological system». Brookhaven Symposia in Biology, 1969, vol. 22, p. 13—24.
- Lewontin R. C. The apportionment of human diversity.— In «Evolutionary biology», vol. 6. Eds. Th. Dobzhansky et al., N. Y., 1972, p. 381—398.
- Lewontin R. C. Population genetics.— *Ann. Rev. Genet.*, 1973, vol. 7, p. 1—18.
- Lewontin R. C., Krakauer J. Distribution of gene frequency as a test of the theory of the selective neutrality of polymorphisms.— *Genetics*, 1973, vol. 74, p. 175—195.
- Lietz J., Schmincke H. U. Miocene — Pliocene sea-level changes and volcanic phases on Gran Canaria (Canary Islands) in the light of new K-Ar ages.— *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1975, vol. 18, p. 213—239.
- Lillegraven J. A. Latest Cretaceous mammals of upper part of Edmonton Formation of Alberta, Canada, and review of marsupial-placental dichotomy in mammalian evolution.— *Paleont. Contr. Univ. Kansas*, 1969, Art. 50, p. 1—122.

{242}

- Lillegraven J. A. Ordinal and familial diversity of Cenozoic mammals.— *Taxon*, 1972, vol. 21, N 2—3, p. 261—274.

- Lillegraven J. A.* Biogeographical considerations of the Marsupial-Placental dichotomy.—Ann. Rev. Ecol. Syst., 1974, vol. 5, p. 263—284.
- Lima-de-Faria A.* The chromosome field 1. Prediction of the location of ribosomal cistrons.— Hereditas, 1976, vol. 83, p. 1—22.
- Lipps J. H.* Biogeography and evolution of siliceous microplankton.— J. Paleontol., 1969, vol. 43, p. 892.
- Livingstone D. A.* Late Quaternary climatic changes in Africa.—Ann. Rev. Ecol. Syst., 1975, vol. 6, p. 249—280.
- Loevtrup S.* Epigenetics. A treatise on theoretical biology. London, 1974.
- Lokki J., Suomalainen E., Saura A., Lankinen I.* Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. 2. Diploid and polyploid *Solenobia triquetrella* (Lepidoptera: Psychidae) — Genetics, 1975, vol. 79, p. 513-525.
- Lotka A. I.* The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply.— J. Wash. Acad. Sci., 1932, vol. 22, p. 461—469.
- Ludwig W.* Zur Theorie der Konkurrenz. Die Annidation (Einnischung) als funfter evolutions Factor. — Neue Ergeb. Probl. Zool. Klatt-Festschrift, 1950, S. 516—537.
- Lull R. S.* Organic evolution. 2nd ed N. Y., 1947.
- Lull R. S., Gray S. W.* Growth patterns in the Ceratopsida.— Amer. J. Sci., 1949, vol. 247, p. 492—503.
- Lyell C.* Principles of geology, vol. 1—3. London, 1830—1833.
- MacArthur R. H.* Species packing and competitive equilibrium for many species.— Theor. Pop. Biol., 1970, vol. 1, p. 1—11.
- MacArthur R. H.* Geographical ecology: patterns in the distribution of species. N. Y., 1972.
- MacArthur R. H., Wilson E. O.* The theory of island biogeography. Princeton, New Jersey, Princeton Univ. Press, 1967.
- Macdonald K. B.* Quantitative community analysis: recurrent group and cluster techniques applied to the fauna of the Upper Devonian Sonyea Group, N. Y.—J. Geol., 1975, vol. 83, N 4, p. 473—500.
- Macior L. W.* The pollination ecology of *Pedicularis* on Mount Rainier.— Amer. J. Bot., 1973, vol. 60, N 9, p. 863—871.
- Mallory S.* Biostratigraphy — a major basis for paleontologic correlation.— Proc. North Amer. Paleont. Conv., pt. F., 1970, p. 553—566.
- Manton S. M.* Arthropod phylogeny— a modern synthesis.— J. Zool., 1973, vol. 171, p. 111—130.
- Margolis S. V., Kennett J. P.* Antarctic glaciation during the Tertiary recorded in sub-Antarctic deep-sea cores.—Science, 1970, vol. 170, N 3962, p. 1085—1087.
- Markert C. L.* Mechanisms of cellular differentiation.— Proc. 16 Int. Congr. Zool., vol. 6, «Ideas of modern biology», Ed J. A. Moore, N. Y., 1965, p. 229—258.
- Mason H. L.* Evolution of certain floristic associations in western North America.— Ecol. Monogr., 1947, vol. 17, N 2, p. 201—210.
- Masters C. J., Holmes R. S.* Haemoglobin, isoenzymes and tissue differentiation.— North Holland Res. Monogr., 1975, vol. 42, p. 1-308.
- Mother K.* Phylogenetic inheritance and natural selection.— Biol. Rev., 1942, vol. 18, p. 32—64.
- Matthew W. D.* Climate and evolution. N. Y., 1915.
- Maxon L. R., Wilson A. C.* Albumin evolution and organismal evolution in tree frogs (Hylidae).— Syst. Zool., 1975, vol. 24, p. 1—15.
- Maxwell J. C.* Anatomy of an orogen.— Bull. Geol. Soc. Amer., 1974, vol. 85, p. 1195—1204.
- May R.* Stability and complexity in model ecosystems. Princeton, Princeton Univ. Press, 1973.
- Mayr E.* Change of genetic environment and evolution.— In «Evolution as a process». Eds. J. Huxley et al., London, 1954, p. 157—180.
- McAlester A. L.* Animal extinctions, oxygen consumption, and atmospheric history.— J. Paleontol., 1970, vol. 44, N 3, p. 405—409.
- McBride E. F., Shepherd R. G., Crawley R. A.* Origin of parallel near-horizontal laminae by migration of bed forms in a small flume.— J. Sediment. Petrol., 1975, vol. 45, N 1, p. 132—139.

{243}

- McDougal J., Van der Lingen G. J.* Age of the rhyolites of the Lord Howe Rise and the evolution of the southwest Pacific Ocean.— Earth Planet. Sci. Lett., 1974, vol. 21, p. 117—126.
- McElhinny M. W.* Palaeomagnetism and plate tectonics. Cambridge, Cambridge Univ. Press., 1973.

- McIntosh R. P. The continuum concept of vegetation.— Bot. Rev., 1967, vol. 33, N. 2.
- McKenna M. C. Was Europe connected directly to North America prior to the Middle Eocene? — In «Evolutionary Biology», vol. 6. Eds. Th. Dobzhansky et al. N. Y., 1972, p. 179—190.
- McKenzie J. A. Gene flow and selection in a natural population of *Drosophila melanogaster*.— Genetics, 1975, vol. 80, p. 349—361.
- McKerrow W. C., Cocks L. R. M. Progressive faunal migration across the Japetus Ocean.— Nature, 1976, vol. 263, p. 304—305.
- McLaren D. I. The role of fossils in defining rock units with example from the Devonian of Western and Arctic Canada.— Amer. J. Sci., 1959, vol. 257, p. 734—751.
- McNab B. K. On the ecological significance of Bergmann's rule.— Ecology, 1971, vol. 52, p. 845—854.
- McNoughton S. I. r- and K-selection in Typha.— Amer. Natur., 1975, vol. 109, N 967.
- Mehnert E. Biomechanik, erschlossen aus den Prinzipien der Organogenese. Jena, 1898.
- Merker H. Entwurf zur Lebenskreis — Rekonstruktion der Psilophytales nebst phylogenetischem Ausblick.— Bot. Notiser, 1961, v. 114, p. 88—102.
- Mesolella K. I.; Matthews R. K., Broecker W. C., Thurber D. L. The astronomic theory of climatic change: Barbados data.— J. Geol., 1969, vol. 77, N 3, p. 275—288.
- Mickey G. Electromagnetism and its effect on organism.— New York State J. Med., 1963, vol. 63, p. 1935.
- Milankovitch M. Mathematische Klimalehre und astronomische Theorie der Klimaschwankungen. Berlin, 1930.
- Mildenhall D. C. Palynology of the acacia-bearing beds in the Kamako district, Pohangina valley, North Island, New Zealand.— N. Z. J. Geol. Geoph., 1975, vol. 18, N 2, p. 209-228.
- Miller T. G. Time in stratigraphy.— Palaeontology, 1965, vol. 8, N 1, p. 113—131.
- Minkoff E. C. The direction of lower primate evolution: an old hypothesis revived.— Amer. Natur., 1974, vol. 108, p. 519—532.
- Mitchell A. H. C., McKerrow W. S. Analogous evolution of the Burma Orogen and the Scottish Caledonides.— Geol. Soc. Amer. Bull., 1975, vol. 86, p. 305—315.
- Miyashiro A. Classification, characteristics, and origin of ophiolites.— J. Geol., 1975, vol. 83, N 2, p. 249—282.
- Moore P. D. Studies in the vegetational history of mid-Wales, 3.— New Phytol., 1972, vol. 71, p. 947—959.
- Morgan T. H. Heredity of embryonic characters.— Sci. Month., 1924, vol. 18, N 15.
- Morley S. S. The polynostratigraphy of the Rhaetian Stage, Upper Triassic in the Kendelbachgraben, Austria.— Palaeontographica, 1975, Bd. 152B, N 1—3, S. 1—75.
- Morner N. A. Eustasy and geoid changes.— J. Geol., 1976, vol. 84, p. 123—151.
- Morowitz H. J., Higinbotham W. A., Matthyse S. W., Quastler H. Passive stability in metabolic networks.— J. theor. Biol., 1964, vol. 7, p. 98—111.
- Morris G., Piper M., Cole R. Do increases in enzyme activities during muscle -differentiation reflect expression of new genes? — Nature, 1976, vol. 263, p. 76—77.
- Muller H. J. Reversibility of evolution considered from the standpoint of genetics.— Biol. Rev., 1939, vol. 14, p. 261—280.
- Myers H. H. Genetic and social structure of feral house mouse populations on Grisly Island, California.— Ecology, 1974, vol. 55, p. 747—759.
- Nagylaki T. Polymorphisms in cyclically-varying environments.— Heredity, 1975, vol. 35, p. 67—74.
- Nairn A. E. M. Uniformitarianism and environment.— Palaeogeogr. Palaeoclimatol., Palaeoecol., 1965, vol. 1, p. 5—11.
- Narayan R. K. I.; Rees H. Nuclear DNA variation in *Lathyrus*.— Chromosoma, 1976, vol. 54, p. 141—154.

{244}

- Narise T. The effect of relative frequency of species in competition.— Evolution, 1965, vol. 19, p. 350—354.
- Nathorst A. G. Zur mesozoic Flora Spitzbergens.— K. Sv. vet. Akad. Handl., 1897, Bd. 30.
- Neagu N., Lazar M. Influentia cimpuli magnetic asupra ovaruini puicutelor de gaina.— An. Stiint. Univ., 1972, t. 18, sect. 2a, p. 239—244.

- Nei M.* Genetic distance between populations.— *Amer. Natur.*, 1972, vol. 106, p. 283—292.
- Neumayr M.* Jurastudien, III. Die Phylloceren des Dogger und Malm.— *Jahrb. Geol. Reichsanst.*, 1871, Bd. 21, S. 1—349.
- Neumayr M.* Zur Kenntniss der Fauna der untersten Lias in den Nordalpen. *Abh. geol. Reichsanst.*, 1879, Bd. 7, N 5.
- Nevo E.* Adaptive color polymorphism in cricket frogs.— *Evolution*, 1973, vol. 27, p. 353—367.
- Newell N. D.* Crisis in the history of life.— *Scient. Amer.*, 1963, vol. 208, N 2, p. 76—92.
- Newell N. D.* Revolutions in the history of life. — *Geol. Soc. Amer. Spec. Paper*, 1967, vol. 89. «Uniformity and simplicity» Ed. Cl. C. Albritton, p. 63—89.
- Newell N. D., Boyd D. W.* Parallel evolution in early Trigonicean bivalves.— *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1975, vol. 154, p. 53—162.
- Niklas K. J., Phillips T. L., Carozzi A. V.* Morphology and paleoecology of *Protosaluinia* from the Upper Devonian (Famenian) of Middle Amazon basin of Brazil.— *Palaeontographica*, 1976, Abt. B., Bd. 155, p. 1—30.
- Odum E. P.* Fundamentals of ecology. Philadelphia, 1959.
- Ogden J. Y.* Radiocarbon and pollen evidence for a sudden change in climate in the Great Lake region approximately 10000 years ago.— *Proc. 7 Congr. Intern. Ass. Quart. Res.*, 1967, vol. 7. «Quart. Paleocoll.». Eds. E. L. Cushing, H. E. Wright; p. 117—127.
- Ohno S.* Evolution by gene duplication. N. Y., 1970.
- Ohta T., Kimura M.* Theoretical analysis of electrophoretically detectable polymorphisms: models of very slightly deleterious mutations.— *Amer. Natur.*, 1975, vol. 109, N 966, p. 137—145.
- Olmo E.* Quantitative variations in the nuclear DNA and phylogenesis of the Amphibia.— *Caryologia*, 1973, vol. 26, p. 43—68.
- Olson E. C.* The evolution of a Permian vertebrate chronofauna.— *Evolution*, 1952, vol. 6, p. 181—196.
- Oltz D. F.* Numerical analyses of palynological data from Cretaceous and Early Tertiary sediments in east central Montana.— *Palaeontographica*, Abt. B., 1969, Bd. 128, p. 90—166.
- Oppel A.* Die Juraformation Englands, Frankreichs und des sudwestlichen Deutschlands. Stuttgart, 1856—1858.
- Ortlam D.* Inhalt und Bedeutung fossiler Bodenkomplexe in Perm und Trias Mitteleuropa.— *Geol. Rundsch.*, 1974, Bd. 63, S. 850—884.
- Osborn H. F.* Evolution as it appears to the paleontologist.— *Science*, 1907, vol. 26, p. 744—749.
- Osborn H. F.* Aristogenesis, the creative principle in the origin of species.— *Amer. Natur.*, 1934, vol. 68, N 716, p. 193—235.
- Osborn H. F.* Proboscidea, vol. I. N. Y., Amer. Mus. Nat. Hist., 1936.
- Osborn J. M.* On the control of tooth replacement in reptiles and its relationships to growth.— *J. theor. Biol.*, 1974, vol. 46, p. 509—527.
- Owen R.* On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton. London, 1948.
- Oxnard Ch. E.* Functional inferences from morphometrics: problems posed by uniqueness and diversity among the primates.— *Syst. Zool.*, 1973 (1974), vol. 22, p. 409—429.
- Pallas P. S. [Паллас П. С.]* Elenchus zoophytorum sistens generum adumbrationes generaliores et specierum cognitarum succinctas descriptiones. Hagae-Comitum, 1766.
- Palmer A. R.* Biomere — a new kind of biostratigraphic unit.— *J. Paleontol.*, 1965, vol. 431, N 3
- Patterson B.* Rates of evolution in Taeniodonts.— In «Genetics, Paleontology, and evolutions.. Eds. Jepsen G. L. et al. Princeton, Princeton Univ. Press, 1949, p. 243—278.
- Pianka E. R.* The structure of lizard communities.— *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1973, vol. 4, p. 53—74.
- Pianka E. R.* Evolutionary ecology. N. Y., 1974.
- Pisias N. G., Heath G. R., Moore T. C. Sr.* Lag time for oceanic respon-

{245}

- ses to climatic change.— *Nature*, 1975, vol. 256, p. 716—717.
- Pitrat C. W.* Vertebrates and the Permo-Triassic extinction.— *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1973, vol. 14, p. 246—259.
- Pompeckj J. F.* Die Bedeutung des schwabischen Jura für die Erdgeschichte. Stuttgart, 1914.
- Popper K.* Objective knowledge: an evolutionary approach. Oxford, Oxford Univ. Press, 1972.

- Post L. von.* Forest tree pollen in South Swedish peat bog deposits.— Pollen et spores, 1967 (repr. from 1916), vol. 9, N 3, p. 335—401.
- Potonie R.* Moorpflanzengesellschaft des Karbons und der Rhythmus ihrer Wandlungen.— Palaont. Zeitschr., 1951, Bd. 24, N 3—4, S. 166—183.
- Potonie R.* Die Bedeutung der Sporo-morphen für die Gesellschaftsgeschichte.— C. r. 3 Carbon Congr., Heerlen, 1952, t. 2.
- Powell J. R.* Genetic polymorphisms in varied environments. — Science, 1971, vol. 174, p. 1035—1036.
- Press F., Briggs P.* Chandler Wobble, earthquakes, rotation, and geomagnetic changes.— Nature, 1975, vol. 256, p. 270—273.
- Prevosti A., Ocana J., Alonso G.* Distances between populations of *Drosophila subobscura* based on chromosome arrangement frequencies.— Theor. Appl. Genet., 1975, vol. 45, p. 231—241.
- Price H. J.* Evolution of DNA content in higher plants.— Bot. Rev., 1976, vol. 42, N 1, p. 27—52.
- Price H. J., Bachmann K.* DNA content and evolution in the Microseridinae.— Amer. J. Bot., 1975, vol. 62, N 3, p. 262—267.
- Pursett L.* Magnetic reversals and biological extinctions.— Sci. News, 1971, vol. 100, N 8, p. 300—301.
- Quenstedt F. A.* Der Jura. Tiibingen, 1858.
- Rastall R. H.* Paleozoic, Mesozoic, and Kainozoic: a geological disaster.— Geol. Mag., 1944, vol. 81, p. 159—165.
- Raunkiaer C.* The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934.
- Ravin A. W.* Infection by viruses and genes.— Amer. Sci., 1955, 43, p. 468—478.
- Reichenbach H.* The philosophy of space and time. N. Y., 1957.
- Reid R. E. H.* Origin of the Mesozoic «Boreal» realm.— Geol. Mag., 1973, vol. 110, N 1, p. 67—70.
- Rensch B.* Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart, 1954.
- Reyment R. A.* Ammonite biostratigraphy, continental drift and oscillatory transgressions.— Nature, vol. 224, p. 137—140.
- Reyment R. A., Tait E. A.* Biostratigraphical dating of the early history of the South Atlantic Ocean.— Phil. Trans. Roy. Soc. London Ser. B., 1972, vol. 264, p. 55—95.
- Rhoads D. C., Morze J. W.* Evolutionary and ecologic significance of oxygen-deficient marine basins.— Lethaia, 1971, vol. 4, p. 413—428.
- Rhoden F. H. T.* Permo-Triassic extinction.— Fossil Rec. Symp. Docum., London, 1967, p. 57—75.
- Ricci-Lucchi F.* Depositional cycles in two turbidite formations of Northern Apennines (Italy).—J. Sedim. Petrol., 1975, vol. 45, N 1, p. 3—43.
- Roberts J. D.* Late Precambrian dolomites, Vendian glaciation, and synchroneity of Vendian glaciations.— J. Geol., 1976, vol. 84, N 1, p. 47—63.
- Rodgers J.* The meaning of correlation.— Amer. J. Sci., 1959, vol. 257, p. 684—691.
- Rohr D. M., Boucot A.* Evolutionary patterns in the Paleozoic Bivalvia: documentation and some theoretical considerations.— Bull. Geol. Soc. Amer., 1974, vol. 85, p. 665—666.
- Romer A. S.* Time series and trends in animal evolution.— In «Genetics, paleontology, and evolution». Eds. G. L. Jensen et al., Princeton Univ. Press, 1949, pp. 103—120.
- Romer A. S.* Vertebrate story. Chicago, Chicago Univ. Press, 1959.
- Rona P. A.* Relation between rates of sediment accumulation on the continental shelves, sea-floor spreading, and eustasy inferred from the central North Atlantic.— Bull. Geol. Soc. Amer., 1973, vol. 82, p. 2851—2872.
- Ross C. A.* Pennsylvanian and Lower Permian episodes of epicontinental marine inundation, southeast Arizona.— 24th Int. Geol. Congr. Montreal., sect. 6, 1972, p. 343—348.
- Ruddiman W. F.* Pleistocene sedimentation in the equatorial Atlantic. Stra-

{246}

- tigraphy and paleoclimatology.— Bull. Geol. Soc. Amer., 1971, vol. 81, p. 283—302.
- Rudwick M. I. S.* Adaptive homeomorphy in the brachiopods *Tertactinella* Bittner and *Cheirothyris* Rollier.— Palaontol. Zeit., 1965, Bd. 39, N 3—4, S. 134—146.
- Russel E. S.* The diversity of animals. An evolutionary study.—Acta Biotheor., 1962, vol. 13, Suppl., p. 1—181.
- Ruttenbury J. A.* Cyclic hybridization as a survival mechanism in the New Zealand forest flora.— Evolution, 1962, vol. 16, p. 348—363.

- Sabath M. D.* Niche breadth and genetic variability in sympatric natural populations of *Drosophila* flies.— *Amer. Natur.*, 1974, vol. 108, p. 533—540.
- Sanders H. L.* Marine benthic diversity: a comparative study.— *Amer. Natur.*, 1968, vol. 102, p. 243—282.
- Sarich V. M.* The giant Panda is a bear.— *Nature*, 1972, vol. 245, p. 218—220.
- Sarkar S. S.* An analysis of the foraminiferal gap in the Trichinopoly stage of the South Indian Cretaceous.— *Pacif. Geol.*, 1974, vol. 7, p. 33—44.
- Saura A., Lakovaara S., Lokki I., Lan-kinen P.* Genie variation in central and marginal populations of *Drosophila subobscura*.— *Hereditas*, 1973, vol. 75, p. 33—46.
- Schaeffer B., Hecht M. K., Eldrige N.* Phylogeny and paleontology.— In «*Evolutionary Biology*», vol. 6. Eds. Th. Dobzhansky et al. N. Y., 1972, p. 31—46.
- Schaffer H. E., Johnsort F. M.* Isozyme allelic frequencies related to selection and gene-flow hypothesis.— *Genetics*, 1974, vol. 77, N.1, p. 163—168.
- Schenk H. G., Muller S. W.* Stratigraphic terminology.— *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1941, vol. 52, N ^9, p. 1419—1429. .
- Schindewolf O. H.* Das Problem der Menschwendung, ein palaontologi-scher Lösungsversuch.— *Jahrb. preuss. Landesants*, 1928, Bd. 49.
- Schindewolf O. H.* Grundlagen und Methoden der palaontologischen Chronologic. Berlin, 1950.
- Schopf T. J. M.* Permo-Triassic extinctions: relation to sea-floor spreading.— *J. Geol.*, 1974, vol. 82, N 2, p. 129—143.
- Schopf T. J. M.* Environmental versus genetic causes of morphologic variability in bryozoan colonies from the deep-sea.— *Paleobiology*, 1976, vol. 2, p. 156—166.
- Schopf T. I. M., Farmanfarmaian A., Cooch J. L.* Oxygen consumption raes and their paleontological significance.— *J. Paleontol.*, 1971, vol. 45, N 2, p 247—252.
- Schopf T. I. M., Gooch J. L.* A natural experiment to test the hypothesis that loss of genetic variability was responsible for mass extinctions of the fossil record.— *J. Geol.*, 1972,-vol. 80, p. 481—483.
- Schopf T. J. M., Raup D. M., Gould S. J, Simberloff D. S.* Genomic versus morphologic rates of evolution: influence of morphologic complexity.— *Paleobiology*, 1976, vol. 1, p. 63—70.
- Schotwell J. A.* Community succession in mammals of the Late Tertiary.— In «*Approaches to Paleoecology*». Eds. J. Imbrie, N. Newell. New York — London — Sydney, 1954, p. 135—150.
- Schuchert C., Dunbar C. O.* A textbook of geology, pt. 2, 3 ed. N. Y., 1933.
- Schuchert C., Levene C. M.* The Earth and its rhythmus. N. Y., 1927.
- Schuster R. M.* Continental movements, «Wallace's line» and Indomalayan — Australasian dispersal of land plants: some eclectic concepts.— *Bot. Rev.*, 1972, vol. 38, p. 3—86.
- Schwarzacher W.* An application of statistical time-series analysis of a limestone-shale sequence.— *J. Geol.*, 1964, vol. 72, p. 195—213.
- Sclater I. G., Anderson R. N., Bell M. L.* Elevation of ridges and evolution of the central eastern Pacific.— *J. Geophys. Res.*, 1971, vol. 76, p. 7888—7915.
- Scott G. H.* Variation in *Globorofallia miozea* (Foraminiferida) from the New Zealand Neogene.— *N. Z. J. Geol. Geoph.*, 1075, vol. 16, N 6, p. 865—880.
- Scott J. A., McClelland G. A. H.* Electrophoretic differences between sympatric ecotypes.— *Nature*, 1975, vol. 256, p. 405—406.
- Scudder G. G. E.* Species concepts and speciation.— *Can. J. Zool.*, 1974, vol. 52, p. 1121—1134.
- Searcy D., MacInnis A.* Measurements by DNA renaturation of the genetic

{247}

- basis of parasitic reduction.— *Evolution*, 1970, vol. 24, p. 796—806.
- Selander R. K.*, Behaviour and genetic variation in natural populations.— *Amer. Zool.*, 1970, vol. 10, p. 53—66.
- Selander R. K., Johnson W. E.* Genetic variation among vertebrate species.— *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1973, vol. 4, p. 75—91.
- Selander R. K., Kaufman D. W.* Genie variability and strategies of adaptation in animals.— *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1973, vol. 70, p. 1875—1877.
- Sellwood B. W., Jenkyns H. C.* Basins and swells and the evolution of apepeiric sea (Pliensbachian—Bajocian of Great Britain).— *J. Geol. Soc. London*, 1975, vol. 131, N 4, p. 373—388.

- Shaw A. B. Time in stratigraphy. N. Y., 1964.
- Sheenah P. M. The relation of Late Ordovician glaciation to the Ordovician — Silurian changeover in North American brachiopod faunas.— *Lethaia*, 1973, vol. 6, p. 147—154.
- Shugart H. H. Jr., Blaylock B. G. The niche-variation hypothesis: an experimental study with *Drosophila* populations.— *Amer. Naturalist*, 1973, vol. 107, N 956, p. 575—579.
- Sigat J. Une therapeutique-homeopathique en chronostratigraphie: les para-stratotypes (ou pretendus tels).— *Bull. Tr. Dep. Inform. Geol.*, 1964, N 64, p. 1—8.
- Simpson B. B. Contrasting modes of evolution in two groups of *Perezia* (Compositae) of southern South America.— *Taxon*, 1973, vol. 22, p. 625—636.
- Simpson G. G. Criteria for genera, species and subspecies in zoology, and paleozoology.— *Ann. New York Acad. Sci.* 1943, vol. 44, p. 145—178.
- Simpson G. G. Tempo and Mode in Evolution. N. Y., Columbia University Press, 1944.
- Simpson G. G. Rates of evolution in animals.— In «Genetics, paleontology, and evolutions. Eds. Q. L. Jepsen et al. Princeton, Princeton Univ. Press., 1949, p. 205—228.
- Simpson G. G. The major feature of evolution. N. Y., Columbia University Press, 1953.
- Simpson G. G. The meaning of evolution. N. Y., Mentor Books, 1956.
- Simpson G. G. The history of life.— In: «Evolution after Darwin», vol. 1. Ed. S. Tax. Chicago, Chicago, Univ. Press, 1960, p. 117—180.
- Small E. Tempo of adaptive change during the rapid evolution of chromosomal isolates.— *Taxon*, 1972, vol. 21, N 5—6, p. 559—565.
- Smiley Ch. J. Plant megafossil sequence, cvorth Slope Cretaceous. — *Geoscience a. Man*, 1972, vol. 4, p. 91—99.
- Smith A. G. Problems of inertia and threshold related to post-glacial habitat changes.— *Proc. Roy. Soc. London*, 1965, vol. 161B, p. 321—342.
- Smith A. G. Alpine deformation and the oceanic area of the Tethys, Mediterranean and Atlantic.— *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1971, vol. 82, p. 2039—2070.
- Smith B. N., Turner B. L. Distribution of Kranz syndrome among Asteraceae.— *Amer. J. Bot.*, 1975, vol. 62, N 5, p. 541—545.
- Smith D. B. Sedimentation of Upper Artesian (Guadalupean) cyclic shelf deposits of Northern Guadalupe Mountains, New Mexico. — *Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol.*, 1974, vol. 58, p. 1699—1730.
- Soergel W. *Elephas trogonterii* Pohl und *Elephas antiquus* Falc.— *Paleon-tographica*, 1912, Bd. 70, S. 1—114.
- Sokal R. R. The species problem reconsidered.— *Syst. Zool.*, 1973 (1974), vol. 22, p. 360—374.
- Sokal R. R., Sneath P. H. A. Principles of numerical taxonomy. San Francisco, 1963, 339 p.
- Sonnenfeld P. The significance of Upper Miocene (Messin-ian) evaporites in the Mediterranean Sea.— *J. Geol.*, 1975, vol. 83, N 3, p. 287—313.
- Soule M. The epistasis cycle: a theory of marginal populations.— *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1973, vol. 4, p. 165—187.
- Soule M., Stewart B. R. The niche-variation hypothesis: a test and alternatives.— *Amer. Natur.*, 1970, vol. 104, N 935, p. 85—98.
- Soule M., Yang C. Y. Genetic variation in side-bloched lizards on islands in the Gulf of California — *Evolution*, 1973, vol. 77, p. 593—600.
- Spath L. F. The Ammonites of the Blue Lias.— *Proc. Geol. Ass.*, L924,-vol. 35, p. 186.

{248}

- Sperllch D., Feuerbach H. 1st der chromosmale strukturpolymorphismus von *Drosophila subobscura* stabil oder flexibel? — *Zeitschr. Vererbungsl.*, 1966, Bd. 95, S. 73—81.
- Spieth P. T. Population genetics of allozyme variation in *Neurospora intermedia*.— *Genetics*, 1975, vol. 80, p. 785—805.
- Srivastava S. K. Pollen biostratigraphy and paleoecology of Edmonton (Maestrichtian), Alberta, Canada.— *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1970, vol. 7, N 3, p. 221—224.
- Stebbins G. L. Evidence on rates of evolution from the distribution of existing and fossil species.— *Ecol. Monogr.*, 1947, vol. 17, p. 149—158.
- Stebbins G. L. Rates in evolution in plants.— In «Genetic, paleontology and evolution», Eds. G. L. Jepsen et al., Princeton, Princeton Univ. Press, 1949, p. 229—242.

- Stebbins G. L.* Variation and evolution in plants. New York—London, 1950.
- Stebbins G. L.* The role of polyploid complexes in (the evolution of North American grasslands.— *Taxon*, 1975, vol. 24, N. 1, p. 91—106.
- Stebbins G. L., Major J.* Endemism and speciation in the California flora.— *Ecol. Monogr.*, 1965, vol. 35, N 1, p. 1—35.
- Stehli F. G.* A test of the Earth's magnetic field during Permian time.— *J. Geophys. Res.*, 1970, vol. 75, N 17, p. 3325—3342.
- Steiner J., Grillmair E.* Possible galactic causes for periodic and episodic glaciations.— *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1973, vol. 84, p. 1003—1018.
- Stern C.* Variation and hereditary transmission.—*Proc. Amer. Phil. Soc.*, 1959, vol. 103, p. 183—189.
- Stille H.* Grundfragen der vergleichenden Tektonik. 1924.
- Stille H.* The present tectonic state of the Earth.— *Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol.*, 1936, vol. 20, p. 849—880.
- Stirton R. A.* Phylogeny of North American Equidae.— *Bull. Dep. Geol. Sci., Univ. Calif*, press, 1940, vol. 25, N 4, p. 165—196.
- Stiff J. H.* Repeating evolutionary pattern in Late Cambrian trilobite biomerer.—*J. Paleontol.*, 1971, vol. 45, p. 178—181.
- Stoneley R.* On the origin of ophiolite complexes in the southern Tethys region.— *Tectonophysics*, 1975, vol. 25, p. 303—322.
- Story T. P., Patterson J. P.* Stratigraphy—traditional and modern concepts.— *Amer. J. Sci.*, 1959, vol. 257, p. 707—721.
- Sylvester-Bradley P. C.* The description of fossil populations.— *J. Paleontol.*, 1958, vol. 32, N 1, 214—235.
- Sylvester-Bradley P. C.* Towards an international code of stratigraphic nomenclature.— In: «Essays in Paleontol. and Stratigr.», Lawrence, 1967, p. 49—56.
- Szafer W.* The significance of isopollen lines for the investigation of the geographical distribution of trees in the postglacial period.— *Bull. Acad. Polon, ser B*, 1953, p. 235—239.
- Tappan H., Loeblich A. R. Jr.* Geobiologic implications of fossil phytoplankton evolution and time-space distribution.—*Geol. Soc. Amer. Spec. Paper*, 1970, N 127, p. 247—340.
- Tartof K. D.* Regulation of ribosomal RNA gene multiplicity in *Drosophila melanogaster*.— *Genetics*, 1973, vol. 73, p. 57—71.
- Taylor C. E.* Genetic variation in heterogeneous environments.— *Genetics*, 1976, vol. 83, p. 887—894.
- Teichert C.* Biostratigraphic concepts.— *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1958, vol. 69, p. 99—119.
- Theyer F., Hammond S. R.* Cenozoic magnetic time scale in deep-sea cores: completion of the Neogene.— *Geology*, 1974, vol. 2, p. 487—492.
- Thoday J. M.* Non-Darwinian «evolution» and biological progress.— *Nature*, 1975, vol. 255, p. 675—677.
- Thulborn R. A.* A new heterodontosaurid dinosaur (Reptilia: Ornithischia) from the Upper Triassic red beds of Lesotho.—*Zool. J. Linn. Soc.*, 1974, vol. 55, p. 151—175.
- Tipton A., Kleinpell R. M., Weaver D. W.* Oligocene biostratigraphy, San Joaquin valley.— *Calif. Univ. Publ., Geol. Sci.*, 1974, vol. 105, p. 1—81.
- Topal M. D., Fresco J. R.* Complementary base pairing and the origin of substitution mutations.— *Nature*, 1976, vol. 263, p. 285—289.

{249}

- Traverse A.* A case of marginal palynology: a study of the Franciscan melanges.— *Geoscience a. Man*, 1972 vol. 4, p. 87—90.
- Trueman A. E.* The use of *Gryphaea* in the correlation of the Lower Lias.— *Geol. Mag.*, 1922, vol. 59, p. 256—268.
- Turesson G.* The genotypical response of the plant species to the habitat.— *Hereditas*, 1922, vol. 3, p. 147—350.
- Turner B. R.* Statistical appraisal of Molteno (Triassic) sedimentary cycles from the Karroo (Gondwana) system in South Africa.— *J. Sediment Petrol.*, 1975, vol. 45, N 1, p. 95—104.
- Uffen R. J.* Influence of the earth's core on the origin and evolution of life.— *Nature*, 1963, vol. 198, N 4876, p. 143—144.

- Umbgrove J. H. F.* On rhythms in the history of the Earth.— *Geol. Mag.*, 1939, vol. 76, p. 116—129.
- Umbgrove J. H. F.* Evolution of reef corals in East Indies since Miocene time.— *Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol.*, 1946, vol. 30, p. 23—31.
- Umbgrove J. H. F.* The pulse of the Earth. The Hague, 1947.
- Uyeda S., Miyashiro A.* Plate tectonics and the Japanese Islands: a synthesis.— *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1974, vol. 85, p. 1159—1170.
- Valentine J. M.* Biogeographic units as biostratigraphic units.— *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.*, 1963, vol. 47, N 4, pt. 1, p. 457—466.
- Valentine J. W.* Niche diversity and niche size patterns in marine fossils. — *J. Paleontol.*, 1969, vol. 43, N 4.
- Valentine J. W.* Resource supply and species diversity patterns.— *Lethaia*, 1971a, vol. 4, p. 51—62.
- Valentine J. W.* Plate tectonics and shallow marine diversity and endemism, an actualistic model.— *Syst. Zool.*, 1971b, vol. 20, N 3, p. 252—264.
- Valentine J. W.* Temporal bias in extinctions among taxonomic categories.— *J. Paleontol.*, 1973, vol. 48, N 3, p. 949—562.
- Valentine J. W., Hedgecock D., Zumwalt G. S., Ayala F. J.* Mass extinctions and genetic polymorphism in the «Killer Calm» *Tridacna*— *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1973, vol. 84, p. 3411—3414.
- Valentine J. W., Moores E. M.* Global tectonics and the fossil record.— *J. Geol.*, 1970, vol. 80, p. 167—184.
- Van Houten F. B.* Iron and clay in tropical savanna alluvium, northern Colombia: a contribution to the origin of red beds.— *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1972, vol. 83, N 9, p. 2761—2772.
- Van Valen L.* Morphological variation and width of ecological niche.— *Amer. Natur.*, 1965, vol. 99, p. 377—390.
- Van Valen L.* The multiple origins of placental carnivores.— *Evolution*, 1969a, vol. 23, p. 118—130.
- Van Valen L.* Late Pleistocene extinctions.— *Proc. North Amer. Paleont. Conv.*, 1969b, p. 469—485.
- Van Valen L.* The history and stability of atmosphere oxygen.— *Science*, 1971, vol. 171, p. 439—443.
- Veevers J. I., Jones J. G., Talent J. A.* Indo-Australian stratigraphy and the configuration and dispersal of Gondwanaland.— *Nature*, 1971, vol. 229, N 5284, p. 383.
- Vermeij G. J.* Adaptation, versatility, and evolution.— *Syst. Zool.*, (1973) 1974, vol. 22, p. 466—477.
- Veronnet A.* Rotation de l'ellipsoïde hétérogène et figure exacte de la Terre.— *J. math. pur. appliq.*, 1912, ser. 6, t. 8.
- Veronnet A.* Constitution et évolution de l'univers. Paris, 1927.
- Vogt P. R., Johnson G. L., Holcombe T. L. et al.* Episodes of sea-floor spreading recorded by the North-Atlantic basement.— *Tectonophysics*, 1971, vol. 12, N 3, p. 211—234.
- Volterra V.* Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together.— In: *Chapman R. N.* Animal ecology with special reference to insects. N. Y., 1931, p. 409—448. .
- Vuilleumier B. S.* Pleistocene changes in the fauna and flora of South America.— *Science*, 1971, vol. 173, p. 771—779.
- Waagen W.* Der Jura in Franken, Schwaben und der Schweiz, verglichen nach seinen paläontologischen Horizonten. München, 1864.
- Waddington C. H.* Genetic assimilation of an acquired character.— *Evolution*, 1953, vol. 7, p. 118—126.
- Waddington C. H.* Genetic assimilation of the bithorax phenotype.— *Evolution*, 1956, vol. 10, p. 1—13.

{250}

- Waddington C. H.* New patterns in genetics and development.— N. Y. Columbia Univ. Press, 1962.
- Walker T. R.* Color of recent sediments in tropical Mexico. A contribution to the origin of red beds.— *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1967, vol. 78, p. 917—920.
- Walker K. R.* Community ecology of the Middle Ordovician Black River Group of New York State. — *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1972, vol. 83, p. 2499—2524.
- Wallace A. R.* Tropical nature and other essays. N. Y., 1878.
- Wallace P.* Complex environments: effect on brain developments.— *Science*, 1974, vol. 185, p. 1035—1037.
- Walther J.* 1894. Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. Jena, 1894.
- Washburn S. L.* Human evolution.— in «*Evolutionary biology*», vol. 6. Eds. Th.. Dobzhansky et al. N. Y., Apple-ton-Century-Crofts, 1972, p. 346—362.

- Washburn S. L., Howell F. C.* Human evolution and culture.— In «Evolution after Darwin», vol. 2. Ed. S. Tax. Chicago, Chicago Univ. Press, 1960, p. 33—56.
- Wasserman M., Koepfer H. R.* Fitness of karyotypes in *Drosophila pseudoobscura*.— Genetics, 1975, vol. 79, p. 113—126.
- Waterhouse I. B.* The world significance of New Zealand Permian stages.—Trans. Roy. Soc. New Zealand, Earth Sci., 1970, vol. 7, N 7, p. 97—109.
- Waterhouse I. B.* The Ranigata orogeny— Pacific Geol., 1975, vol. 9, p. 35—73.
- Watkins N. D., Kesfer D. R., Kennett J. P.* Paleomagnetism of the type Pliocene—Pleistocene boundary section at Santa Maria de Catanzaro, Italy, and problem of post-depositional percpitation of magnetic minerals.— Earth. Planet. Sci. Lett., 1974, vol. 22, p. 113—119.
- Watts W. A.* Late-glacial plant micro-fossils from Minnesota.— Quart. Paleoecol., Proc. 7 Congr. Intern. Ass. Quart. Res., 1967, vol. 7; p. 89—99.
- Wedekihd R.* Uber die Grundlagen und Methoden der Biostratigrafphie. Berlin, 1916.
- Wegmann E.* Diskontinuitat und Kontinuitat in der Erdgeschichte.— Geol. Rundsch., 1950, Bd. 38, S. 125—132.
- Went E. W.* Parallel evolution.— Taxon, 1971, vol. 20, N 213, p. 197—226.
- Westoll T. S.* The origin of the Tetrapods.— Biol. Rev. Cambr., 1943, vol. 18, p. 78—98.
- Westoll T. S.* Mountain revolutions and organic evolution.— In «Evolution as a process». Eds. J. Huxley et al. London, 1954.
- Wet J. M. I. de.* Reversible tetraploidy as an evolutionary mechanism.— Evolution, 1971, vol. 25, p. 545—548.
- White M. J. D.* Principles of karyotype evolution in animals.— Genetics Today, 1964, p. 391—397.
- White M. J. D.* Models of speciation.— Science, 1968, vol. 159, p. 1065—1070.
- White M. J. D.* Chromosomal repatterning — regularities and restrictions.— Genetics, 1975, vol. 79, p. 63—72.
- Whitrow G. J.* The natural philosophy of time. Edinburgh, 1961.
- Whittaker R. H.* Evolution and measurement of species diversity. — Taxon, 1972, vol. 21, p. 213—251.
- Wiedmann J.* Die Jura — Kreide Grenze. Prioritaten, Diastrophen oder Faunenwende? — Mem. B. R. G. M., Fr., 1971, N 75. «Colloque de Jurassique. Luxembourg, 1967», p. 383—338.
- Wiedmann J.* Evolution or revolution of ammonoids at Mesozoic system boundaries.— Biol. Rev., 1973, vol. 48, p. 159—194.
- Willbur H. M., Collins J. P.* Ecological aspects of amphibian metamorphosis.— Science, 1973, vol. 182, p. 1305—1313.
- Williams G. E.* Possible relation between periodic glaciation and the flexure of the galaxy.— Earth Planet. Sci. Lett., 1975a, vol. 26, p. 361—369.
- Williams G. E.* Late Precambrian glacial climate and the Earth's obliquity.— Geol. Mag., 1975b, vol. 112, N 5, p. 441—544.
- Williams H. S.* Dual nomenclature in geological classification.—J. Geol., 1894, vol. 2, p. 145—160.
- Willis I. C.* The course of evolution by differentiation or divergent mutation rather than by selection. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1940.

{251}

- Wills Ch.* In defence of naive pan-selectionism.— Amer. Natur., 1973, vol. 107, p. 23—34.
- Wilson J. A.* Stratigraphic concepts in vertebrate paleontology.— Amer. J Sci., 1959, vol. 257, p. 770—779.
- Wilson J. T.* A new class of faults and their bearing on continental drift.— Nature, 1965, vol. 207, p. 343—347.
- Wolfe J. A., Barghoorn E. S.* Generic changes in Tertiary floras in relation to age.— Amer. J. Sci., 1960, vol. 258A, p. 388—399.
- Wollin G., Ericson D. B., Ryan W. B. /., Foster J. H.* Magnetism of the earth and climatic changes.— Earth Planet. Sci. Lett., 1971, vol. 12, p. 175.
- Wolpert L.* Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation.— J. theor. Biol., 1969, vol. 25, p. 1—47.
- Wolpert L.* Positional information and pattern information.— Current. topics in developmental biology, vol. 6, 1971, p. 183—224.

- Wolpoff M. H., Brace C. L. Allometry and early hominids.— Science, 1975, vol. 189, N 4196, p. 61—63.
- Wright S. Evolution in Mendelian populations.— Genetics, 1931, vol. 16, p. 97—159.
- Yoon J. S., Resch K.; Wheeler M. R., Richardson R. H. Evolution in Hawaiian *Drosophilidae*: chromosomal phylogeny of the *Drosophila crassi-femur* complex.— Evolution, 1975, vol. 29, p. 249—256.
- Young K. Techniques of Molluscs zonation in Texas Cretaceous.—Amer. J. Sci., 1959, vol. 257, p. 552—603.
- Zangrel R., Richardson E. S. Jr. The paleoecological history of two Pennsylvanian black shales.— Field Geol. Mem., 1963, vol. 4, p. 1—352.
- Zeuner F. E. Dating of the past. An introduction to geochronology. London, 1958.
- Ziegler A. M. Silurian marine communities and their environmental significance. — Nature, 1965, vol. 207; p. 270—272.
- Ziegler A. M., Cocks L. R. M., Bambach R. K. The composition and structure of Lower Silurian marine communities.— Lethaia, 1968, vol. 1, p. 1—27.
- Ziegler B. Grenzen der Biostratigraphie im Jura und Gedanken zur stratigraphischen Methodik.— Mem. B. R. G. M., Fr., 1971, N 75, Collo-que du I Urassique, Luxembourg, 1967, p. 35—67.
- Zouros E. Genic differentiation associated with the early stages of speciation in the *mulleri* subgroup of *Drosophila*.— Evolution, 1973, vol. 27, p. 601—621.
- Zuckerkandl E. The appearance of new structures and functions in proteins during evolution.— J. Mol. Evol., 1975, vol. 7, p. 1—57.
- Zuckerkandl E., Pauling L. Evolutionary divergence and convergence in proteins. — In «Evolving genes and proteins». Eds. V. Bryson, H. J. Vogel, N. Y., New York Acad. Press., 1965, p. 97—116.

{252}

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- | | |
|------------------------------------|---|
| аббревиация 37 | влияние климата 162-1-166, 168, 170, 183, 211, 219, 220 |
| акмезона 193 | вымирание 159, 160, 163—170, 182, 185, 186, 214, 217 |
| акрозона 193 | высвобождение признаков 90, 128 |
| актуализм 17 | |
| акцелерация 9, 39, 57, 61 | гемера 192 |
| аллометрия 61, 62, 95, 96, 99 | геологическое время 26—30, 180, 188, 192 |
| аллопатрические виды 128 | гетеробатмия 42, 43 |
| анаболия 60 | гетерозис 127 |
| анагенез 13 | гетеротопия 39, 61 |
| аналогичные органы 37 | гетерохрония 39 |
| анастрофы 151—153, 156 | гибридизация 91, 142—143 |
| ангиоспермизация 86 | гомогения 37 |
| аристогенез 94 | гомологические ряды 11, 82, 83 |
| арогенные популяции 142 | гомология 6, 37 |
| ароморф 153 | гомопластичные органы 37 |
| ароморфоз 13 | гомоселекция 141, 169 |
| архаллакис 13, 16 | гомотаксис 19, 194—196 |
| архетип 6, 40 | градуализм 6, 8, 133 |
| архэстетизм 9 | грады 86, 88, 197, 199 |
| | |
| батмизм 9, 42 | девиация 38, 60 |
| биогеографические области 68 | демы 135 |
| биозона 192, 193 | дендрограмма 36, 202 |
| биомер 193 | дизруптивный отбор 12, 137, 138 |
| | дрейф генов 12, 137—140, 141, 144 |
| ваагеновские мутации 192, 196, 197 | |
| вид 5, 134 (определение) 135, 136 | естественная классификация 30 |
| виоленты и эксплеренты 71, 168 | |
| витализм 5, 8 | |

закон Бэра 56
закон неспециализированного 8, 33, 80
закон Потонье 216
«зернистость» среды 129—130

идиоадаптация 13
измельчание 72, 98
изменение климата 119—120
иммунологический метод 50
инверсии магнитного поля 124, 165, 219
индекс (показатель) значения 167, 200, 202
индивидуализм видов 157
интрогрессия 91
искусственная классификация 30
итерация 75, 88, 89

{253}

конкурентное исключение 160, 161, 195
континуум 156, 157
корреляция (определение) 34
краевые популяции 140—142

макромутации 13, 133, 141, 146—148, 151, 152
маммализация 86, 146
мегаэволюция 145, 146
мезозойский зигзаг 218, 219
местная и международная шкала 186—188
миграции и синхронность 195, 203, 209
миграция звеньев клины 74—76, 193
модификации 144, 170
молекулярная гибридизация 53
молекулярные часы 131—133
монотетическая классификация 6
монофилия 66, 83, 134
морфотипическая зона 193, 196
мутации регуляторных генов 144, 147, 148
мутационная «мода» 133, 196
мутационные дистанции 51, 131, 135

наследование модификации 5, 11, 56
нейтрализм 12, 125—130
необратимость эволюции 8, 9, 19, 100—105, 144, 145, 219
неогенез 59, 99, 149
неодарвинизм 10
неотения 59, 149
неполнота летописи 25, 76—78
нептунисты 14, 15, 23
ниша 161, 166, 167
ниша и изменчивость 127

олигомеризация 37
оппель-зона 16, 191

канализирующий отбор 12, 94, 130
катастрофизм 16
катастрофический отбор 141, 142
катастрофы 165, 166, 184, 185
катены 204, 205
каузальные связи и синхронность 29, 183, 191, 213
квантовая эволюция 13, 23, 74, 79, 155
кинетогенез 7, 9
кладизм 8, 66
кладогенез 13
кладограмма 36, 52, 66, 104
клины частот аллозидов 126, 138, 139
клизерия 161, 204, 211, 212
компенсация функций 42
конвергенция 89—91

организация ДНК 54
ортогенез 9, 93—99
ортоселекция 48, 94, 103
отбор «К» и «р» 168, 196
офиолиты 63, 110—114

палеогенетика 131
палеодем 22, 193
палеомагнитная шкала 188—191
параллелизм 81—83, 137, 196
параллелизм аллозимных клин 196
параллелизм хроноклин 82, 196
парапатрические виды 137—140
парафилия 66, 83
пахифилия 80, 81
педоморфоз 59, 148, 149
перенос признаков 37
пересечение феноклин 42—44
плутонисты 14
полиморфизм 12, 72, 125—130, 140, 169, 179, 196
полиплоидия 46, 73, 91, 142
политетическая классификация 6
политетический вид 6
политопное видообразование 73
полифилия 66, 83, 91
половой отбор 12
правило Бергмана 72
правило Вальтера 206
правило Головкинского — Вальтера 178, 180, 204
правило Неймайра 192
правило Ога 114, 115
правило ускорения эволюции 19
правило Фреха 214
правило Хаксли 20
правило Харди-Вайнберга 11

преадаптация 39
 предельные зоны 192
 принцип основателя 136, 140—142
 принцип приоритета 173, 174
 принцип регионального параллелизма 204
 принцип Сушкина—Нейрна 219
 принцип экономии 36
 прогресс 7, 20, 25, 105—108
 прогрессионизм 16
 протерогенез 59

 разнообразие 167—170
 реассоциация ДНК 54
 редукионизм 5, 8
 рекапитуляция 55—62
 репродуктивная изоляция 135
 ретардация 9, 39, 57
 референтные (реперные) слои 176—191
 ротационный режим 119, 124

{254}

уникальные признаки 104, 105
 униформизм 16, 17

фаунизоны 191
 фации 178 (определение), 187, 188
 фенетическая классификация 134
 фенограмма 36
 фенозона 194—200
 феноклины 35
 фетализация 59, 99
 физиогенез 7
 филетические корреляции 42
 филогенетическая систематика 36, 134
 филограммы 36
 филозона 193
 филэмбриогенез 13, 59, 60

хромосомное поле 44
 хронозона 157
 хроноклина 22, 35, 74, 76, 97, 98

{255}

симпатрические виды 137
 сингамеон 91
 сингенез 156—165, 201, 216
 скорость эволюции 132, 149—156
 смещение признаков 90, 161
 совпадение рубежей 215—220
 состав атмосферы 165
 стабилизирующий отбор 12, 41, 46
 стратиграфия (определение) 33
 стратотип 172—177
 субституция органов 38
 субституция функций 38

 тейльзона 192
 тектоника плит 63—65, 68, 109, 110—114
 телескопирование 39, 61
 трансгрессии 114—117, 124, 163, 183
 трансдукция 92, 93
 увеличение размеров 95, 98

хроностратиграфическая школа 4, 24, 29
 хронофауна 157

ценогенез 56—62
 ценозона 193, 200—204
 центробежное видообразование 73
 центр происхождения 71—73
 циклотемы 179, 187

эволюционная систематика 36, 134
 эвстатические колебания 114—118
 экозона 193, 206
 экостратиграфия 30—34
 электрофорез 51
 эндемизм 68, 69, 73
 энтропия 107
 эпистаз по Эймеру 58, 94, 145
 эссенциализм 5, 6, 8, 133
 эффект Болдвина 94

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ 3

Раздел первый

ВВЕДЕНИЕ 5

Глава I ОСНОВНЫЕ ВЕХИ ИСТОРИИ ЭВОЛЮЦИОНИЗМА	5
Глава 2 РАЗВИТИЕ ТЕОРИИ БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ	14
Глава 3 ПРИНЦИПЫ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ	25
Теория стратиграфии	25
Геологическое время	26

Хроностратиграфия и экостратиграфия	30	
Раздел второй		
ФИЛОГЕНЕЗ	35	
Глава 1 ФЕНОКЛИНЫ		35
Морфологические признаки	37	
Кариологические признаки	44	
Биохимические и молекулярные признаки	49	
Рекапитуляция	55	
Биогеографический анализ	62	
Глава 2 ХРОНОКЛИНЫ		74
Неполнота летописи	76	
Квантовая эволюция	79	
Закон неспециализированного	80	
Пахифилия	80	
Глава 3 ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ		81
Параллелизм	81	
Конвергенция	89	
Ретикуляция	91	
Глава 4 НАПРАВЛЕННОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ		93
Ортогенез	93	
Закон необратимости	100	
Прогресс	105	
Раздел третий		
ПЕРИОДИЧНОСТЬ ГЕОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ И ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЗМОВ	109	
Глава 1 ТЕКТОГЕНЕЗ, ТРАНСГРЕССИИ, КЛИМАТ		109
Тектогенез	110	
Трансгрессии	114	
Климат	118	
Глава 2 МУТАГЕНЕЗ		125
Природа полиморфизма	125	
Молекулярные часы	131	
{256}		
Глава 3 ВИДООБРАЗОВАНИЕ		133
Вид	133	
Аллопатрическая. модель	136	
Парапатрическая и симпатрическая модели	137	
Краевые популяции и принцип основателя	140	
Гибридизация	142	
Скачки в видообразовании	143	
Глава 4 МЕГАЭВОЛЮЦИЯ		145
Макромутации	146	
Педоморфоз	148	
Темпы эволюции	149	
Факторы, влияющие на темпы эволюции	153	
Глава 5 СИНГЕНЕЗ		156
Гомеостаз биоценозов	157	
Факторы сингенеза	159	
Катастрофы	165	
Изменение условий отбора	166	
Раздел четвертый		
БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ		172

Глава 1 СТРАТОТИП			172
Глава 2 РЕФЕРЕНТНЫЕ СЛОИ			178
Повторяющиеся последовательности	178		
Референтные события	180		
Оценка референтных слоев в общей и местных шкалах		182	
Глава 3 ЗОНЫ			191
Фенозоны	194		
Ценозоны	200		
Глава 4 КАТЕНЫ И КЛИСЕРИИ		204	
Глава 5 ПАЛЕОБИОСФЕРЫ			214
Совпадение рубежей		215	
Стратозкотоны	220		
ЗАКЛЮЧЕНИЕ			223
ЛИТЕРАТУРА			224
ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ			252

Валентин Абрамович Красилов

ЭВОЛЮЦИЯ И БИОСТРАТИГРАФИЯ

