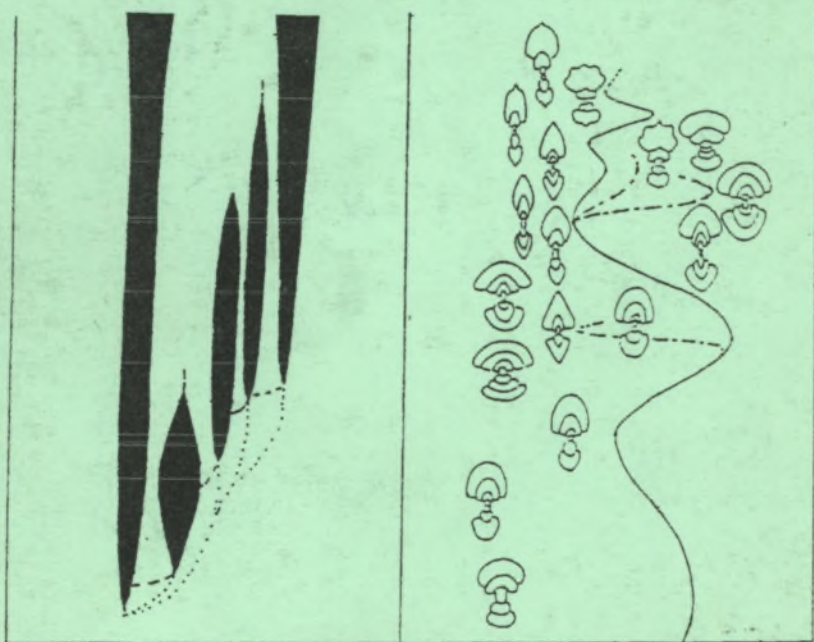


А.В.Иванов

**ПЕРИОДИЧЕСКОЕ
ИЗМЕНЕНИЕ
ПРИЗНАКОВ
В ЭВОЛЮЦИИ
НЕКОТОРЫХ ГРУПП
ОРГАНИЗМОВ**



А.В. Иванов

ПЕРИОДИЧЕСКОЕ ИЗМЕНЕНИЕ
ПРИЗНАКОВ В ЭВОЛЮЦИИ
НЕКОТОРЫХ ГРУПП ОРГАНИЗМОВ

Под редакцией доктора геолого-минералогических наук,
профессора *В.Г. Очева*

Иванов А.В.

И20 Периодическое изменение признаков в эволюции некоторых групп организмов / Под ред. проф. В.Г.Очева. - Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1998. 76 с.: ил.
ISBN 5-292-01622-5

Монография посвящена результатам изучения колеблющихся тенденций - предложенной ранее автором для обсуждения закономерности в эволюции некоторых групп организмов, представляющей собой периодическое повторение значений параметров признаков во времени. Рассмотрены наиболее "наглядные" из изученных автором и другими исследователями случаи проявления колеблющихся тенденций в эволюции представителей отдельных групп двустворчатых моллюсков и некоторых других организмов. Описаны также аналогичные случаи по литературным данным. Предпринята попытка сформулировать основные характеристики рассматриваемой закономерности, а также выдвинуты для обсуждения некоторые взгляды на ее теоретическую сущность и "место" в биологической эволюции.

Для биологов, палеонтологов и всех интересующихся проблемами теории эволюции.
Ил. 21. Библиогр.: 68 назв.

Рецензенты:

Заведующий кафедрой теории эволюции Московского госуниверситета, доктор биологических наук, профессор А.С.Северцов:

Доктор биологических наук, профессор В.Н.Шиланский (Палеонтологический институт РАН, Москва).

УДК 56:57
ББК 28.0

Работа издана в авторской редакции

A.V.Ivanov

Periodical variations of features in evolution of some organism groups.-

Saratov.: Saratov University Press, 1998. 76p., il.

The monograph deals with the results of studying the varying tendencies - a regularity in evolution of some organism groups previously presented by the author for discussion. The regularity consists in periodical recurrences of the importance of feature parameters in time. Considered are the most "obvious" cases of varying tendencies manifestations in evolution of some representatives of bivalves and other organisms, studied by the author and other researchers. Similar cases from literature are also described. An attempt is made to formulate the principal characteristics of the regularity considered. Some views on its theoretical foundation and importance for biologic evolution are presented for discussion.

For biologists, paleontologists and those interested in the problems of evolution theory.

Il. 21. Bibliogr.:68.

Reviewers:

The head of the Evolution Theory chair at Moscow State University, the Doctor of biology, professor *A.S.Severtsov*;

The Doctor of biology, professor *V.N.Shimansky* (Paleontology Institute, RAS, Moscow).

О Г Л А В Л Е Н И Е

В.Г.Очев О работе А.В.Иванова "Периодическое изменение признаков в эволюции некоторых групп организмов" (предисловие научного редактора)	5
<i>Введение</i>	8
<i>Благодарности</i>	10
<i>Глава 1. Постановка проблемы</i>	12
<i>Глава 2. Сбор и анализ материала и информации</i>	15
<i>Глава 3. Описание наблюдаемых случаев колеблющихся тенденций</i>	21
<i>Глава 4. Основные особенности явления колеблющихся тенденций и дискуссия о их месте в эволюционных процессах</i>	58
<i>Список литературы</i>	68
<i>Abstract</i>	72

C O N T E N T S

V.G.Ochev On the monograph "Periodical variations of features in evolution of some organism groups" by A.V.Ivanov (preface by scientific editor)	5
<i>Introduction</i>	8
<i>Acknowledgements</i>	10
Chapter 1. Statement of the problem	12
Chapter 2. Material and information collecting and analysis	15
Chapter 3. Description of the observed cases of varying tendencies	21
Chapter 4. Principal features of the phenomenon of varying tendencies and the discussion of their position among evolution processes	58
<i>Literature</i>	68
<i>Abstract</i>	72

О РАБОТЕ А.В.ИВАНОВА
“ПЕРИОДИЧЕСКОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ПРИЗНАКОВ
В ЭВОЛЮЦИИ НЕКОТОРЫХ ГРУПП ОРГАНИЗМОВ”
(Предисловие научного редактора)

Работа А.В.Иванова привлекает внимание тем, что она посвящена проблеме, к которой исследователи редко обращаются специально. В ней идет речь о обратимости признаков организмов в процессе эволюции. При этом внимание автора сосредоточено не на часто констатируемом одноактном возврате старых признаков, а на многократном периодическом их повторении, называемом им закономерностью колеблющихся тенденций, которая, как он полагает, представляет собой достаточно частое явление. Автор подчеркивает, что представления о существовании подобного явления не новы. Оно было описано Н.К.Быковой (1959) при изучении эволюции фораминифер. Ее статья в трудах годичной сессии Всесоюзного Палеонтологического общества опубликована в дискуссионном порядке. Описание подобного явления, однако без его специального рассмотрения, найдено А.В.Ивановым и у более поздних авторов. Еще до знакомства с этими работами он пришел к признанию его существования независимо на основе собственных материалов по меловым двусторчатым моллюскам юго-востока Русской плиты с учетом имеющихся по этим организмам литературных данных. Из главы с характеристикой разрезов и распределения в них изученных фоссилий читатель может составить себе представление о имевшемся в руках автора фактическом материале и соглашаться или не соглашаться с ним с его достаточной для детальных филогенетических построений полноте.

Естественно встает вопрос - реально ли существование явления многократной обратимости признаков в эволюции (или за него принимается итеративная эволюция) и сколь широко оно распространено. Надо заметить, что многие из приводимых автором примеров касаются лишь однократного возвращения признака в близкое к исходному состояние. Он, однако, ценит эти примеры, так как они демонстрируют не внезапное возвращение, а определенный протяженный путь эволюции вспять. Вместе с тем А.В.Ивановым приведены примеры, достаточно убеждающие в реальном существовании описываемого им явления. Здесь мы прежде всего назвали бы исследования Е.А.Елкиным (1983) кембрийских трилобитов Сибири, и выявленное самим А.В.Ивановым многократное чередование прямой и завернутой макушки у *Kosmospirella*, которое, как нам кажется не

может не произвести впечатления. В общем, в принципе, рассматриваемые в данной работе “колеблющиеся тенденции” представляют собой реальный эффект.

Пока трудно судить сколь широко распространено описываемое А.В.Ивановым явление и может ли оно претендовать на роль эволюционной закономерности. Автор полагает, что потенциально обратим любой признак и лишь отмирание эволюционной ветви не позволяет этого реализовать. Такое утверждение достаточно логично, хотя его нельзя проверить. Очевидно все же, полностью обратимы морфологически простые признаки с которыми автор имеет дело в своем материале, и морфологически несложные комбинации признаков, как считал еще П.П.Сушкин (1915), впервые в российской литературе обративший внимание на неосновательность чрезмерной абсолютизации закона Долло, отрицающего лишь полную обратимость строения организмов в целом и соответственно обратимость таксономической эволюции. Вряд ли можно найти пример сколь либо полного повторения сложных структур скелета, свойственных такой группе, как позвоночные.

Заметим, однако, что и сам А.В.Иванов не видит в описываемом им явлении противоречия с законом Долло. Даже при признании возможной обратимости всех признаков нет основания ожидать, что может оказаться сколь либо вероятным совпадение периодов их изменений.

Сегодня очень трудно говорить о конкретных причинах описываемой обратимости. Сложно судить о прямой адаптивной ценности рассматриваемых изменений признаков. Указываемое автором совпадение их с моментами изменения среды обусловлено уже тем, что на этих рубежах происходит смена таксонов. Без сомнения справедливо указано в работе как на обстоятельство, способствующее обратимости, на ограниченность возможных вариантов структурных изменений признаков. Справедливо указывает автор, как на один из механизмов обратимости, на изменение скорости формирования признаков в онтогенезе частот как в случае с эволюцией локсоендных валиков у устриц. Именно такой путь предполагался П.П.Сушкиным в его упомянутой выше статье.

Как ни оценивать рассматриваемое автором данной работы явление, следуя за ним, как эволюционную закономерность определенного масштаба или просто как достаточно основательно установленный эффект, оно несомненно заслуживает внимания. Давно уже признанная обратимость отдельных признаков в эволюции организмов вносит существенные трудности в процедуру филогенетических построений и достижения филогенетической систематики. Еще более усиливает эти трудности многократная обратимость, на которой сосредотачивает свое внимание автор предлагаемой работы, особенно обратимость с короткими периодами на уровне низких таксонов, как в описываемом примере с *Kosmospirella*.

Нам думается, что достигнутая А.В.Ивановым четкая постановка проблемы изучения эволюционных процессов, названных им “колеблющимися тенденциями” и выявление таких их черт, как связь с таксонами различного ранга и соответственно различная длительность периодов вплоть до достаточно коротких, актуальны и должны привлечь внимание исследователей.

В.Г.Очев

ВВЕДЕНИЕ

Предлагаемая Вашему вниманию работа посвящена подробному изложению результатов изучения описанного ранее автором (Иванов, 1994) явления “колеблющихся тенденций”, представляющего собой периодическое (?), подобное гармоническим колебаниям, изменение значений параметров признаков организмов в процессе их эволюции. Попытки описать подобную закономерность в той или иной степени предпринимались и ранее другими авторами, но все же должного внимания этой проблеме, на наш взгляд, уделено не было. Поэтому постараемся изложить все известные на сегодняшний день сведения с целью привлечь внимание к проблеме и тем самым исправить создавшуюся ситуацию.

Актуальность изучения колеблющихся тенденций продиктована в основном следующими причинами. Прежде всего, это явление весьма интересно с биологической, эволюционной точки зрения и его тщательное изучение может, по всей видимости, пролить свет на некоторые проблемы теории эволюции, а может быть, и на сущность механизмов общего процесса эволюции биологических систем. “Эволюционные” же проблемы в современной науке по своей актуальности, наверное, могут превзойти многие другие.

Кроме того, очевидна польза от тщательного изучения колеблющихся тенденций для палеонтологов, вследствие сопряженности изменений признаков с этапами морфогенеза представителей отдельных групп организмов и развития биоты в целом. Как мы постараемся показать в дальнейшем, эта сопряженность может быть использована для уточнения системы и филогении конкретных групп организмов. Если же учесть, что на этапах развития биоса основываются биостратиграфические подразделения, а на них, в свою очередь, геохронологические, то становится ясной “геологическая ценность” колеблющихся тенденций.

Основной целью своей работы автор определил изучение особенностей наблюдаемого явления. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи: тщательное исследование эволюции представителей конкретных групп организмов, которые монографически изучались и изучаются автором (двустворчатые моллюски - устрицы и окситомиды и проблематичные организмы - маринакулаты); сбор и анализ информации об аналогичных фактах, содержащейся в литературных источниках; обобщение полученных данных и представление в качестве выводов особенно-

стей колеблющихся тенденций, а также обсуждения их “места” в эволюционных процессах.

Достижение намеченной цели оказалось возможным, благодаря обширному, послойно собранному материалу с территории Нижнего Поволжья и прилежащих областей в основном из мелового и палеогенового интервалов разреза, а также исследованиям, проводимым нами ранее для монографического изучения отдельных групп фауны.

Результаты изучения колеблющихся тенденций были использованы автором для “предсказания развития” и “уточнения” системы и филогении определенных таксономических групп организмов, что было опробовано на изучаемых им группах позднемеловых двустворчатых моллюсков. Кроме того, не без участия колеблющихся тенденций автором с коллегами активно изучается этапность развития позднемеловой морской биоты юго-востока Европейской палеобиогеографической области (Первушов, Иванов, 1995а,б и др.), а также решаются некоторые вопросы стратиграфии верхнемеловых отложений Нижнего Поволжья и прилежащих территорий (Иванов, 1993а,б).

Автор счел наиболее целесообразным составить основную часть работы из четырех разделов. Первый представляет собой постановку проблемы. Во втором подробно приводятся все сведения, касающиеся сбора и анализа материала и информации. Третий раздел имеет весьма большой, по сравнению с остальными, объем и содержит подробные описания наиболее “доказанных” на сегодняшний день случаев проявления колеблющихся тенденций. Наконец, четвертый раздел собственно соприкасает читателя с явлением колеблющихся тенденций. Он посвящен ответу на вопрос “что это такое?”, а также анализу различных точек зрения, высказанных автору его коллегами и теми специалистами, к которым он обращался для консультаций и среди которых сразу же появлялись как оппоненты, так и единомышленники.

Для поиска подтверждения или опровержения своих выводов автору пришлось проработать весьма солидный объем литературы. Однако источников, откуда удалось почерпнуть какие-либо сведения об аналогичных нашим результатам оказалось лишь незначительное число. В конечном итоге автор посчитал наиболее целесообразным ограничить библиографический список лишь теми работами, которые являются необходимыми для непосредственного упоминания.

Непосредственно перед страницами монографии, хотелось бы еще раз обратить внимание на дискуссионность закономерности колеблющихся тенденций и пожелать читателю не судить автора строго, а принять участие в дискуссии с целью вместе решить возникшие вопросы.

БЛАГОДАРНОСТИ

При сборе и обработке материала, а также собственно при написании данной книги автор постоянно получал поддержку и помощь от многих людей, которым считаю своим долгом высказать слова благодарности.

В первую очередь мне хочется сердечно поблагодарить доктора биологических наук, профессора А.С.Северцова (Московский университет), доктора геолого-минералогических наук, профессора В.Г.Очева (Саратовский университет) и доктора биологических наук, профессора В.Н.Шиманского за научное руководство данной работой, постоянную поддержку, заботу и ценные своевременные советы.

Вследствие того, что рассматриваемый в работе вопрос является дискуссионным, мне пришлось неоднократно консультироваться со многими специалистами. Я весьма благодарен за высказанные отрицательные и положительные мнения и полезные советы профессорам А.С.Северцову (Московский университет), В.Г.Очеву и Д.А.Кухтинову (Саратовский университет), В.Н.Шиманскому, В.А.Красилову, А.П.Раснищину, А.С.Раутиану (Палеонтологический институт РАН), Я.И.Старобогатову (Зоологический институт РАН), профессору Э.Хэллему с коллегами (Бирмингемский университет, Англия), профессору Ж.Чалину (Центр Зоологических наук, г. Дижон, Франция) и профессору Дж.Стилвеллу (Оттагский университет, Новая Зеландия).

Но, все выводы теоретического характера были бы практически невозможны без тщательного монографического изучения отдельных групп организмов, что я вряд ли бы осилил без консультаций и советов многих специалистов. За это я выражаю искреннюю благодарность профессорам Л.А.Невесской, В.Н.Шиманскому, О.В.Амитрову, доктору наук С.В.Попову, кандидатам наук Л.А.Догужаевой, Г.Т.Ушатинской и Е.А.Жегалло (Палеонтологический институт РАН), профессорам И.С.Барскову, Б.Т.Янину, Т.Н.Смирновой, Д.П.Найдину (Московский университет), академику РАЕН Я.И.Старобогатову (Зоологический институт РАН), профессорам В.Г.Очеву и Д.А.Кухтинову, доцентам Е.М.Первушову и Л.И.Ермохиной (Саратовский университет), кандидату наук А.Г.Олферьеву (Объединение "Центргеология"), доктору А.В.Донт (Бельгийский Королевский институт Естественной истории, Брюссель) и другим.

В основе проведенных исследований лежат результаты изучения обширного каменного материала. Он никогда не был бы столь массовым без

помощи в его сборах, оказанной мне Е.М.Первушовым, Е.В.Поповым, Т.И.Бишевым, М.С.Архангельским, М.В.Сурковым, В.Б.Сельцером, М.В.Ермохиным (Саратовский университет). Часть материала была любезно предоставлена А.Г.Олферьевым (Объединение "Центргеология"), А.А.Ярковым (Волгоградский музей краеведения), В.В.Бреховым (Вольский музей краеведения). Материал по устрицам Крыма и некоторых других регионов был любезно передан профессором Б.Т.Яниным и доцентом Е.Ю.Барабосхиным (Московский университет). Кроме того, были любезно предоставлены для просмотра и изучения коллекции Палеонтологического института РАН, ЦНИГР-музея, Саратовского, Волгоградского, Волжского, Энгельсского, Вольского и Балашовского музеев краеведения, а также частные коллекции В.Б.Сельцера, А.А.Яркова, А.В.Лапкина, М.В.Ермохина, В.В.Брехова, С.А.Самаркина и других.

Особо необходимо поблагодарить Ю.А.Яковлеву за помощь в подготовке рукописи к печати.

Весьма существенной финансовой поддержкой явились три гранта Джорджа Сороса, предоставленные мне Советом Международной Соросовской Программы Образования, и два гранта Российского Фонда Фундаментальных исследований (96-05-05823 и 97-05-64089), за что я считаю своим долгом выразить глубокую благодарность.

Я благодарен также всем так или иначе способствовавшим созданию монографии, всем тем, кто принимал участие в дискуссиях, кто спорил или соглашался со мной, кто думал над разрешением излагаемых в работе вопросов, кто просто поддерживал меня в работе над предлагаемой Вашему вниманию книгой.

*Геологический факультет
Саратовского университета.
август, 1995*

Глава 1. ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ

Колебательные процессы в биологии имеют широкое распространение, но вести разговор о них трудно в основном по следующей причине. Существуют противоречия в толковании терминов “периодичность”, “цикличность” и “этапность”, которые определяются исследователями различно, а иногда напротив синонимизируются. Мы же ведем речь о “колебательных процессах”. Это понятие содержит в себе более “физический” смысл и подразумевает более строгую повторяемость значений параметров признаков каких-либо систем, в данном случае биологических. Его можно было бы отождествить с периодичностью и цикличностью, но два последних термина используются в литературе не всегда в таком строгом “физическом” толковании.

Что же касается термина “этапность”, то его толкование более широко. Как отмечает Б.С.Соколов, “... беспристрастное сравнение накопленных данных заставляет обратить внимание на множественность представлений различных исследователей об этапности в органической эволюции, о ее природе, масштабе проявления. Вероятно, в этом нет ничего удивительного, поскольку само слово этапность является лишь фигуральным выражением и с легкостью привлекается всякий раз, когда мы хотим обратить внимание на какие-то более или менее обособленные элементы процесса, его стадии, его неповторимую последовательность явлений. И все же полезно помнить, что в употребляемом нами переносном смысле этап должен быть прежде всего отрезком времени” (1978, с. 7).

Определение понятия “этап”, наверное, наилучшим образом было представлено Д.В.Наливкиным, писавшим, что “этап - это часть пути, чем-либо отличающаяся. Развитие органического мира - тоже длительный путь, в котором выделяются отдельные этапы. В данном случае этап - отрезок времени (или соответствующая ему толща), в течение которого органический мир (или отдельная группа) обладает отличительными особенностями” (1978, с. 11).

Вообще же этапность и периодичность отмечаются на всех уровнях биологической эволюции. Учитывая тот факт, что этапы можно выделить практически для любого процесса, это становится вполне понятным. Что же касается периодичности, то ее описывают многие исследователи в основном для процесса микроэволюции. Кроме того, обширная литература посвящена колебательным процессам в экосистемах. Но мы оговоримся сразу, что будем вести речь только о процессе макроэволюции, так как за-

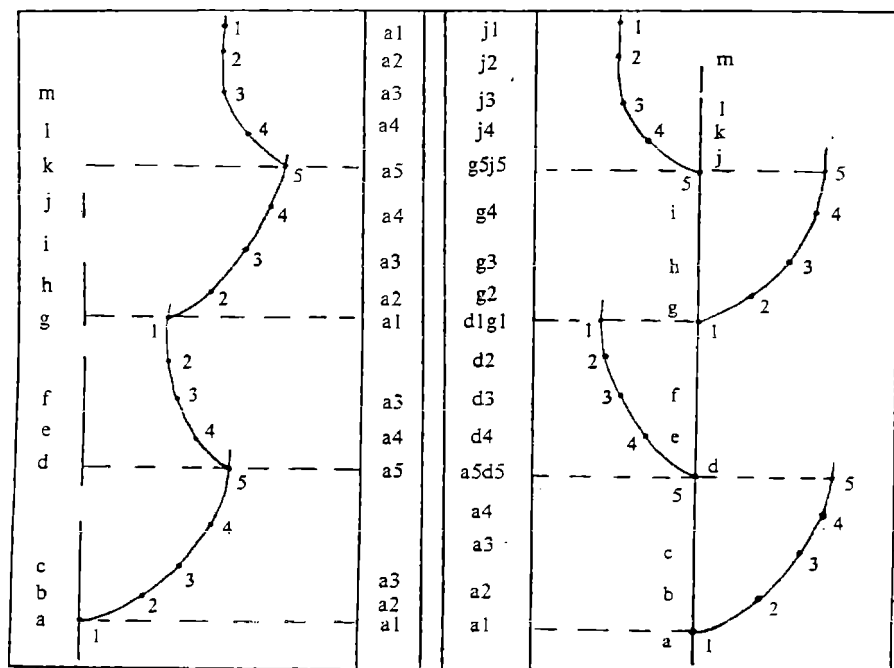
закономерность колеблющихся тенденций прослеживается именно на этом уровне эволюционных процессов в развитии биологических систем.

Признание существования колебательных процессов в макроэволюции затруднено в основном тем, что “внешне оно находится в противоречии с тем непреложным фактом, что процесс эволюции необратим. Само же понятие подразумевает повторяемость” (Елкин, 1973, с. 70). Поэтому исследователи стремятся в большинстве случаев интерпретировать повторение признаков во времени с позиций итеративной эволюции или гетерохронных параллелизмов (рис. 1). Действительно, существует закон необратимости эволюции Л.Долло - статистическая закономерность, указывающая на невероятность полного возврата и повторения множества процессов, прошедших в прошлом в развитии генотипа и фенотипа группы организмов (Шишкин, 1968; Реймерс, 1991).

Однако, Н.Ф.Реймерсом отмечается ниже после приведенного определения закона, что необратимость эволюции “абсолютна для организма в целом (никогда не возникнут у легочных животных жабры их предков и т.п.), но отдельные признаки, особенно сохранившиеся как рецессивные, могут возникнуть вновь. При этом все же они не будут полной копией прежних, так как за любой эволюционный срок происходит общее структурно-функциональное изменение организмов. Обратимость признаков таким образом условна” (с. 290). Аналогичное дополнение можно встретить и у самого Л.Долло и в работах других авторов.

Рассмотрению теоретической сущности закона Долло посвящено немало работ отечественных и зарубежных авторов, в ряде которых приводится обстоятельный анализ необратимости. В частности этот закон был всесторонне рассмотрен В.А.Красиловым (1977). Им отмечается многообразие подходов к закону. “Ни один вид и ни одна группа видов не появлялись два раза” - писал Уоллес - это очевидно первая формулировка закона необратимости. “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 разбросанных геологических формациях, однако факты большей частью противоречат такому допущению” - таково мнение Ч.Дарвина (цит по Красилов, 1977, с. 100).

Сам Л.Долло (Dollo, 1893) - “официальный” автор закона необратимости эволюции - говорил о невероятности возврата организма к состоянию его предка, даже при точном повторении условий обитания предка, указывая на невозможность точного повторения эволюционных измене



А

Б

Рис. 1. Колеблющиеся тенденции (А) или итеративная эволюция (Б). Буквами и цифрами отражены изменения значений признаков.

ний. Его последователи понимали необратимость различно: А.Ромер считал закон неприменимым для отдельных признаков, О.Абель говорил о невозможности повторного возникновения утраченного органа и т.д.

Несмотря на несколько различное толкование необратимости эволюционного процесса, большинство исследователей допускает обратимость во времени отдельных признаков. Действительно, подобное явление достаточно часто, как правило без акцентирования на него внимания, описывается в литературе. Однако в настоящей работе речь идет не о самой способности признаков к обратимости, а о многократной периодической смене самих тенденций их эволюционных изменений и, таким образом, не о повторном, а о колебательном характере их развития.

Факт периодичности без специального обсуждения отмечалась некоторыми авторами для эволюции отдельных представителей органического мира (Быкова, 1959, Елкин, 1983, Михайлова, 1982 и др.), но значительно реже. Эти факты рассматривались в основном как достаточно редкие случайные исключения из закона Долло. Однако, результаты изучения автором собственного материала заставили его в этом усомниться и склониться к мнению, что это явление более распространенное и выходящее за рамки “обычного исключения”. Знакомство с литературой подтвердило это. Наиболее “достоверные” факты периодичности эволюции организмов описывались в работах Н.К.Быковой (1959, 1964), Е.А.Елкина (1966, 1974, 1983), И.А.Михайловой (1982), Е.И.Кузьмичевой (1982), А.Б.Ивановского (1970, 1971), Д.Л.Степанова (1957), Rey et al. (1986) и других, а также в работах автора отдельно (Иванов, 1993 а, б, 1995) и с коллегами (Попов, Иванов, 1996; Сельцер, Иванов, 1997). Таким образом, автор вынужден был склониться к выводу, что можно и необходимо вести разговор о явлении колеблющихся тенденций, о котором и будет подробнее рассказано далее.

Глава 2. СБОР И АНАЛИЗ МАТЕРИАЛА И ИНФОРМАЦИИ

Невозможно уклониться от рассмотрения вопроса о фактическом материале, на основе которого сделаны изложенные в работе выводы. Рассмотрим этот вопрос подробно, чтобы дать читателю возможность самому сделать вывод о “валидности” материала для проведенных исследований. Естественно, так как речь идет о филогенетическом процессе, оказался необходим очень полный фоссильный материал, способный “скрасить” в значительной степени неполноту палеонтологической летописи, а также полный анализ мировой литературы.

Материал собирался автором с коллегами в течение более десятка лет. За это время автор многократно принимал участие в геологических работах в частности проводимых коллективом кафедры исторической геологии

и палеонтологии Саратовского университета и НИИ геологии СГУ на территории Поволжья и прилегающих областей. Объектом исследований являлись юрские, меловые и палеогеновые (преимущественно верхнемеловые) отложения и встречающиеся в них ископаемые остатки.

Таким образом, в процессе полевых работ был собран обширный материал по верхнемеловых (а также частично по юрским, нижнемеловым и палеогеновым) двустворчатым моллюскам, преимущественно представителям отрядов острейд и пектинид. По типам сохранности материал оказался разнообразным, большинство составили створки и внутренние ядра с остатками раковины.

Следует отметить, что основными геологическими особенностями верхнемеловых отложений Поволжья и прилегающих областей является их резкая фациальная изменчивость, практическое отсутствие стратиграфически полных разрезов и наличие большого числа различных горизонтов конденсации, часто обильно содержащих остатки фауны.

Каждую из особенностей верхнемеловых отложений Поволжья можно трактовать с точки зрения характеристик собранных в них фоссилий двояко. Неполнота разреза безусловно является отрицательным фактором, так как по этой причине мы как правило не имеем возможности непрерывных поинтервальных сборов ископаемых остатков в одном обрамлении. Но, с другой стороны, если бы разрезы были непрерывны, то в них было бы весьма трудно вообще что-либо найти. Такая ситуация складывается в частности с некоторыми интервалами разрезов сеноманских отложений, представленных непрерывными песчаными толщами, практически не содержащими фауны. Вследствие перерывов мы имеем возможность, в частности, в тех же сеноманских отложениях изучать горизонты конденсации: фосфоритовые горизонты, представляющие собой конденсированно-концентрированные местонахождения, горизонты "твердого дна" и другие связанные с размывом образования (Иванов, 1995; Pervushov, Ivanov, 1996). Используя тщательный анализ тафономических характеристик остатков в данном случае вполне возможно, на наш взгляд, попытаться "развернуть" историю организмов, "свернутую" геологическими процессами в горизонт конденсации, на что была нацелена выполнявшаяся в НИИ геологии Саратовского университета тема, в которой принимал участие и автор. Эту задачу удалось решить, используя детальный тафономический анализ, существенно дополнивший полевые тафономические наблюдения.

Что же касается сильной фациальной изменчивости верхнемеловых отложений Поволжья, то этот факт также имеет положительное и отрицательное значения. С одной стороны, наличие различных типов разреза прежде всего затрудняет корреляцию разновозрастных интервалов отложений, а также обуславливают различия по сохранности и частоте встречае-

мости материала по площади изучаемой территории. Но, с другой стороны, сборы материала из разрезов “принадлежащих” различным типам, существенно дополняют друг друга. Применяя, кроме того, палеогеографический контроль распространения организмов, реконструкция их развития в нашем случае представляется вполне возможной. Таким образом, автор посчитал собранный в верхнемеловых отложениях Поволжья и прилежащих территорий материал по двустворчатым моллюскам - представителям отрядов устричных и пектинид - вполне валидным для осуществления реконструкций развития этих организмов на данной территории в позднемеловое время.

В отложениях меловатской свиты, соответствующей по объему скорее всего сеноманскому ярусу общей шкалы, материал был собран неравномерно, но достаточно детально по разрезу и по площади. В основном он представлен раковинами с сомкнутыми створками, реже внутренними ядрами и отпечатками.

Материал туронско-коньякского возраста из-за неравномерной встречаемости по разрезу собран из нижней части интервала в большем количестве. Сохранность его почти всегда очень хорошая - раковины часто с сомкнутыми створками в массовом количестве, реже - внутренние ядра. По таксономическому составу это преимущественно устрицы, реже - окситомы и иноцерамы.

В сантонском интервале часто встречаются почти равномерно рассеянные по разрезу раковины окситом и устриц обычно хорошей сохранности. Остатки представителей других групп организмов несравненно более редки.

Отложения рыбушкинской свиты, соответствующей, очевидно, кампанскому ярусу общей шкалы, отличаются особенно сильной, хотя и упорядоченной, фациальной изменчивостью, что обуславливает различные, порой противоположные характеристики материала, собранного из разных литолого-фациальных зон. В целом же можно отметить, что материал из этого интервала удалось собрать достаточно детально по разрезу и площади. Сохранность его в большинстве литолого-фациальных зон хорошая (раковины, реже ядра).

Остатки устриц и пектинид из маастрихтских отложений встречаются наиболее часто и имеют наиболее хорошую сохранность преимущественно в мел-мергельных породах, которыми представлена значительная часть маастрихтских отложений на рассматриваемой территории. В целом материал собран достаточно детально по разрезу и площади и имеет в основном отличную и хорошую сохранность (раковины с сомкнутыми створками, реже - отдельные створки и внутренние ядра с раковинами).

Среди собранного материала непосредственно к данной работе было привлечено более сорока тысяч раковин устриц и более пяти тысяч рако-

вин окситомид (без учета материалов по другим интервалам и другим регионам).

Собственно методика сборов предусматривала в основном один принцип - собрать материал как можно больше, детальнее и равномернее по разрезу. Не совсем традиционная методика была применена только для фосфоритовых горизонтов. Сущность ее такова. В обнажении делался раскоп, обнажающий кровлю фосфоритового горизонта площадью в один квадратный метр. Горизонт с этой площади забирался в мешки и любыми средствами транспортировался к ближайшему источнику воды, где осуществлялась промывка с использованием сит различной ячеи (как правило 1-3 мм).

Отмытый материал высушивался, после чего фаунистические остатки отделялись от "пустых" фосфоритов, иногда с их раскалыванием для обнаружения фоссиллий. В случае необходимости получения более массового материала или при редкой встречаемости остатков в данном фосфоритовом горизонте бралось несколько проб или раскапывался участок в несколько квадратных метров. Так например для получения статистически значимой выборки в одном из горизонтов в обнажении Меловатка-5 нам пришлось взять и обработать более семи квадратных метров слоя.

Одной из основных целей при сборе каменного материала для изучения поведения признаков в эволюции рассматриваемых групп организмов (устричных и окситомид) являлось преодоление в какой-то мере неполноты палеонтологической летописи. Детальное изучение и объемное послойное опробование разрезов показало, что остатки этих моллюсков из верхнемеловых отложений Поволжья возможно отобрать во многих случаях практически непрерывно по разрезу. Что же касается многочисленных перерывов в самих разрезах, то их также удалось "развернуть" при детальной корреляции, так как слои, отсутствующие в одном разрезе, как правило, удавалось обнаружить и фаунистически охарактеризовать в других.

Для характеристики и "самопроверки" непрерывности сборов материала по разрезу вычерчивались линейчатые гистограммы, высота столбиков которых отражала число экземпляров, а ширина - соответствующий интервал разреза, из которого этот материал был отобран. Таким образом, чем выше столбики, тем полнее материал, чем они тоньше и ближе друг к другу, тем выше детальность и непрерывность отбора. Это позволяло в процессе сборов оценивать ситуацию и направлять усилия на конкретные интервалы, чтобы "сделать" здесь столбики "более тонкими, близкими и высокими". В частности была построена такая гистограмма и для всего интервала послойных сборов, которые охватывали верхнемеловые и часть палеогеновых отложений. Нижнемеловые и юрские отложения опробовались менее детально.

Кроме того, при построении этих “проверочных” гистограмм применялось масштабирование оси времени с использованием абсолютных значений наиболее строго определенных по руководящим ископаемым стратиграфических интервалов. Например нижняя и верхняя границы турон-копьякских отложений в регионе достаточно хорошо коррелируются по фауне иноцерамов. Это позволяет рассматривать данный интервал разреза как отвечающий соответствующему временному промежутку в абсолютном летоисчислении (турон+копьяк по абсолютной продолжительности). Тогда, вводя соответствующие поправки на продолжительность перерывов различных рангов внутри толщи, можно перейти от геохронологии (биостратиграфической модели времени) к геохронометрии. С этой точки зрения анализировалась полнота материала и степень охарактеризованности им отдельных (теперь уже “временных”) интервалов и проводились в дальнейшем реконструкции истории развития организмов.

Само выявление фактов, подтверждающих существование колеблющихся тенденций, изначально было неразрывно связано собственно с изучением той или иной группы организмов. Так как автор занимается монографическим изучением позднемеловых двусторчатых моллюсков, то явление колеблющихся тенденций исследовалось им именно на представителях этих групп. Кроме того, с помощью Т.И.Бишева удалось также на собранном фоссильном материале предположительно проследить вероятные колеблющиеся тенденции у позднемеловых представителей рола авеллан - “бочонковидных” гастропод, а с помощью В.Б.Сельцера - у аммонитов-кардиоцератид.

Е.В.Поповым, независимо от исследований автора данной работы, был сделан вывод о проявлении колеблющихся тенденций в эволюции мел-палеогеновых исхиодусов (химеровые рыбы) при монографическом изучении этой группы позвоночных на основе обширных многолетних сборов фоссильного материала и анализа литературных источников. Результаты этих исследований были позднее опубликованы совместно (Попов, Иванов, 1996). Е.М.Первушов в качестве одного из результатов изучения меловых губок-гексактинеллид Европейской России, проведенного им на основе многолетних обширных сборов их ископаемых остатков, указал на “широко распространенные среди губок явления изо- и го-меоморфизма, особенности филогенетического развития - “колеблющиеся тенденции” и параллелизм” (Первушов, 1996, с. 56).

Группы изучались автором по обычной для монографического исследования методике. Благодаря статистически значимому материалу, с учетом результатов анализа литературных данных были рассмотрены морфологические особенности строения раковины, выявлены или пересмотрены таксономические критерии, ревизирована система группы. Материал позволил осуществить морфометрический анализ, который оказал существ-

венную помощь при рассмотрении системы, а также для реконструкции морфогенетических тенденций в эволюции представителей группы, с последующим выходом на их вероятные филогенетические взаимоотношения.

Автор не ограничился лишь собственным материалом. В процессе монографического изучения групп были тщательно просмотрены и изучены любезно предоставленные коллекции из фондов Саратовского, Волгоградского, Вольского, Балашовского и других музеев краеведения, некоторые коллекции Палеонтологического института РАН, ЦНИГР-музея и других учреждений.

Конечно, обнаружение периодических смен тенденций развития у изученных представителей двусторчатых моллюсков, а также результаты исследований коллег по химеровым рыбам-исходусам, губкам-гексактинеллидам и гастроподам-авелланам (с которыми автор работает как бы параллельно, изучая единую позднемеловую биоту юго-востока Европейской палеобиогеографической области) заставило поискать подобные результаты изучения и других групп у других исследователей.

Был произведен сбор информации из литературных источников, для чего пришлось просмотреть множество монографических и иных работ по самым разнообразным представителям органического мира. И здесь, конечно, стоит сказать, что, несмотря на большую работу по анализу литературных данных, утверждать о полноте сборов информации не представляется возможным. Это связано в основном с тем, что в литературных источниках явление колеблющихся тенденций их авторами не рассматривалось и его присутствие как правило остается “замаскированным” в описаниях эволюции групп и, следовательно, для его выявления необходим тщательный анализ всей работы, а желательно и материала в ней использованного.

Анализ информации позволил выявить единственную работу, где имеется достаточно четкое описание колеблющихся тенденций (Быкова, 1959) (автор познакомился с ней уже после изучения колеблющихся тенденций на собственном материале), а также ряда работ, содержащих вполне определенные описания, наблюдения и указания, позволяющие увидеть смены тенденций развития организмов и, что самое главное, их колебательный характер. Отдельную группу источников составляют работы, содержащие описания тенденций развития организмов, проанализировав которые, можно предположить наличие колеблющихся тенденций.

Таким образом, собранный и проанализированный материал и информация позволили нам выявить достаточно обширный ряд случаев проявления колеблющихся тенденций, наиболее наглядные из которых будут рассмотрены в данной работе. По всей видимости продолжение этой работы позволит в будущем увеличить фактический материал по проблеме и

пролить свет на границы распространения колеблющихся тенденций в эволюционном процессе.

Глава 3. ОПИСАНИЕ НАБЛЮДАЕМЫХ СЛУЧАЕВ КОЛЕБЛЮЩИХСЯ ТЕНДЕНЦИЙ

Теперь мы попытаемся привести как можно более подробно описания основных и наиболее обоснованных из известных нам фактов наблюдения колеблющихся тенденций как предыдущими исследователями, так и автором. При изложении фактов будем соблюдать хронологическую последовательность.

Одной из наиболее ранних работ, где затрагивается это явление является статья Н.К.Быковой (1959). Информация, изложенная в этой статье, была доложена Н.К.Быковой на второй сессии Палеонтологического общества и вызвала внимание специалистов.

Выводы, изложенные Н.К.Быковой, являются результатом многолетних наблюдений над стратиграфическим распределением фораминифер в палеогеновых отложениях СССР (главным образом юго-востока), над их распространением в пространстве, над анализом палеоэкологической обстановки и наблюдений над изменчивостью и развитием форм во времени, так же как и результатом анализа имеющегося фактического материала других исследователей “(1959, с.63).

В процессе исследований, Н.К.Быкова столкнулась с фактом “невозможности построения филогенетической схемы развития на прежних теоретических основах в силу целого ряда фактов, противоречащих существующим взглядам”. Автором при анализе материала наблюдается, как “... возникают в эоценовых отложениях ребристые *Uvigerina*, как зарождается и развивается тонкорребристая группа форм и как под влиянием изменяющихся условий эта группа, по-видимому, вымирает, дав начало гладким раковинам, а между тем в среднем миоцене появляется тонкорребристый вид *U. pugtea*, чрезвычайно близкий к эоценовой форме, но, очевидно, непосредственно генетически с ней не связанный. В позднем эоцене вымирает удлинённая *Bolivina* со своеобразной скульптурой, дав начало другим формам, а наряду с этим из плиоцена Албании известны очень сходные формы, которые в плиоцене же проходят цикл своего развития.

Мы видим быструю изменчивость видов и переход от одного рода в другой, а вместе с тем у нас создается впечатление, что очень многие роды существуют с палеозоя до настоящего времени, хотя имеются значительные интервалы во времени, когда эти роды неизвестны. А вот другая группа фактов. Мы строим филогенетические схемы данной генетической группы или семейства на основании анализа последовательного изменения признаков в данных онтогенеза и вдруг оказывается, что род, который был

известен только в конце третичного времени, где его появление обусловлено всем последовательным ходом развития, оказывается найденным в значительно более древних отложениях, где его появление совершенно необъяснимо с точки зрения традиционного подхода к эволюционной теории" (1959, с. 63).

Н.К.Быкова указывает на подобные результаты исследований других авторов и на многочисленность подобных фактов, которых по ее мнению, "становится слишком много, чтобы можно было проходить мимо, замечая их и не стараясь найти им объяснение" (1959, с. 64). Ей описывается периодичность в смене комплексов фораминифер в их стратиграфической последовательности. Эта периодичность, по ее мнению, проявляется в двух основных противоположных друг другу направлениях в изменении комплексов. Первое - увеличение числа форм с песчанистыми раковинами, особенно с известковым цементом и кварцевыми зернами, другое - развитие тонкостенных стекловатых раковин, характеризующихся отсутствием или слабым проявлением поверхностной орнаментации. Противоположное направление проявляется в исчезновении группы песчанистых раковин с известковистым цементом и увеличении разнообразия известковистых форм с крупными толстостенными, хорошо скульптурированными раковинами. "В результате чередования то одного, то другого направления наблюдается периодическое возвращение комплексов, сближающихся общими морфологическими чертами основных групп фораминифер, возвращение родственных групп - генетически близких и сходных родов и нередко сходных или тех же видов" (1959, с. 64).

Также Н.К.Быковой достаточно подробно описана исследованная ею на каменном материале история развития представителей рода ("группы") боливин. Чтобы не вызвать искажений в интерпретации, приведем это описание дословно.

"Первой обнаруженной в палеогене Bolivina этой группы является *B. pseudonobilis*, присутствующая в среднем эоцене Таджикской депрессии. Значительного развития непосредственные потомки этого вида достигают в аналогах верхнефораминиферовых слоев. Было установлено, что удлиненные раковины со слабой, неправильно сетчатой или радиальной скульптурой *B. longa* Balakhm. с варьетами (рис. 2,3) горизонта "Ж" верхнего эоцена Южно-Эмбенского района (рис. 4) выше, в горизонте "З", сменяются генетически связанными с ними широкими ромбоидальными формами с сетчатой скульптурой (*B. reticulataformis* Chal.), переходящей затем в ребристость швов *B. simplex* Balakhm.

В верхах горизонта "З" раковины удлиняются, скульптура сглаживается - возникает разновидность *B. simplex* Balakhm. var. 1. В раннем олигоцене последняя порождает вид *B. mississippiensis* Gushm, сближающийся некоторыми морфологическими признаками (соотношением длины к ши

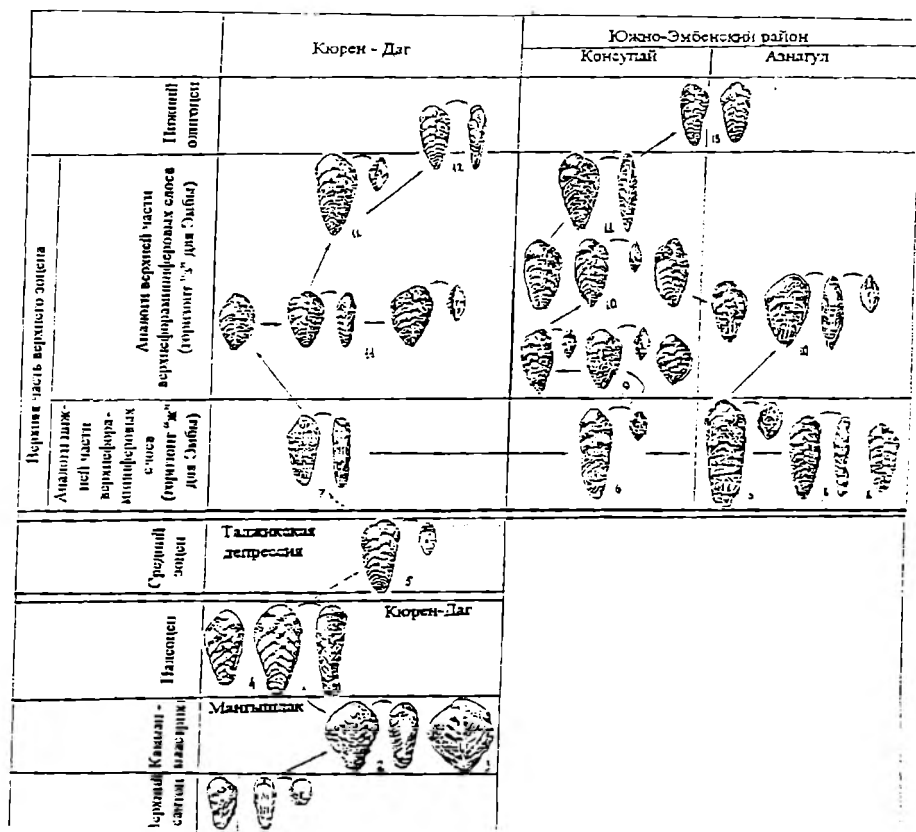


Рис. 2. Схема филогенетических взаимоотношений представителей группы *Bolivinoidea* *delicatus* - *Bolovina mississippiensis* (по Н.К. Быковой, 1959). 1 - *Bolivinoidea strigillatus* (Chapman), 2 - *B. decoratus* var. *decoratus* (Jones), 3 - *B. draco* (Marsson), 4 - *B. delicatus* Cushman, 5 - *Bolovina pseudonodilis* N. Bykova, *B. praebinaensis* (6 - *B. longa* var. *longa* Balakhin, 7 - *B. longa* var. 1, 8 - *B. longa* var. 2, 9 - *B. reticuliformis* Chal, 10 - *B. simplex* Balakhin, 11 - *B. simplex* Balakhin var. 1, 12 - *B. mississippiensis* Cushman, Cushman. subsp. 1, 13 - *B. B. mississippiensis* Cushman. subsp. 2

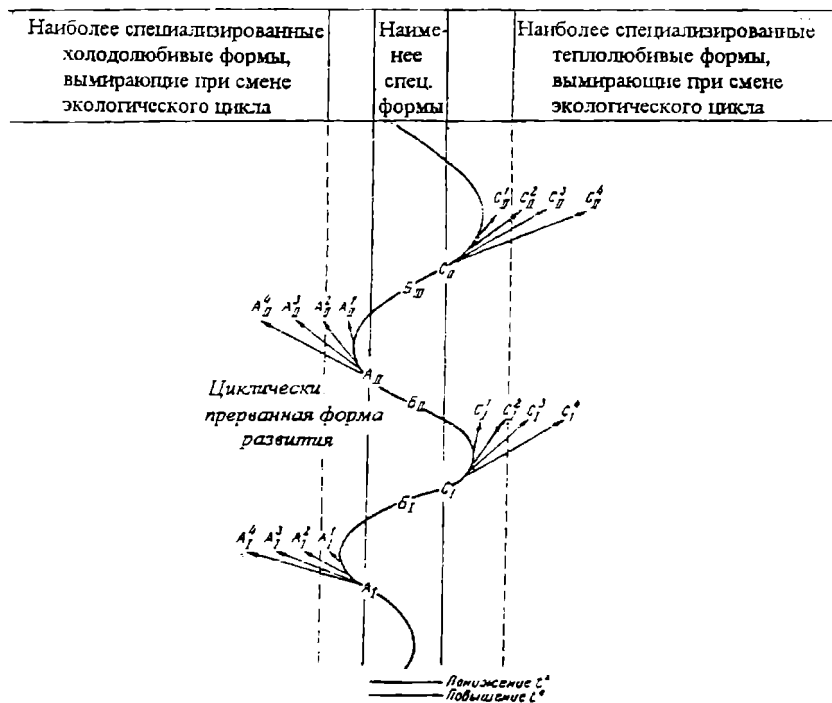


Рис. 3. Схема периодического изменения ребристости фораминифер (по Н.К.Быковой, 1959) А - гладкие формы, Б - шиповатые формы, В - ребристые формы

Геологический возраст		Северный Кавказ		Южно-Эмбиский район	Относительные температурные условия
		Горизонты	Микрофаунистические зоны	Стратиграфические зоны (с фораминиферами)	
Нижний олигоцен		Хадумский	Хадум	И	
Верхний эоцен	верхняя часть	Белоглинистый	Зона Bolivia	Э	Понижение
			Зона Globigetitoides conglobatus	Ж	Относительно высоко температурные
	нижняя часть	Кумский (связан с Lyrolis caucasica)	Зона толстостенных пелатических фораминифер	В	
		Хаджженский	Подзона с Asanina rotundimarginata	Д	Относительно низкотемпературные
Средний эоцен		Калужский	Подзона с Asanina classalonis	Г ₁ Г ₂	Понижение
			Зона конических глоботоралии	Б	Высокотемпературные
Поздний эоцен		Кузнецкий	Зона с Globorotalia subbotinae ? (или Globorotalia marginodentata)	Б	Понижение
Палеоцен		Горизонт Горячего Ключа	Слон с Globig. subaphanica	А	
		Эмбурганский	Слон с Globig. angulata		
Датский				Г	Понижение
В. маастрихт					Высокотемпературные
II. маастрихт					

Рис.4. Стратиграфическая схема палеогена Южно-Эмбиского района и тенденции в изменении термо-условий бассейна, принятой И.К.Быковой (1959г.)

рине, ослаблением до исчезновения скульптуры) с видом горизонта "Ж" и со своими более отдаленными предками *B. delicatulus* и *B. pseudonobilis*. Вид *B. mississippiensis* имеет широкое распространение в Южно-Эмбском районе, Кюрен-Даге и других районах, но его возникновение констатируется только в Кюрен-Даге, где эти формы генетически непосредственно связаны с *B. simplex* Balakhin. var. 1.

Таким образом, было обнаружено, что в процессе развития данной филогенетической группы наблюдается периодическое возвращение некоторых признаков. Это возвращение признаков совпало с намечающимся изменением относительных температурных условий бассейна ..." (1959, с. 67).

Приведем и еще один пример, описанный Н.К.Быковой по литературным данным. Явление аналогичной, по ее мнению, цикличности в изменении признаков на основании данных немецких палеонтологов Вихера, Хильтермана и Коха устанавливается при рассмотрении филогенетического развития группы биливиноидесов в позднем сantonе - палеоцене. Эта группа является предковой для рассмотренных выше *Bolivina* (рис.5).

По данным этих авторов, удлиненные формы позднего сantonа и раннего кампана *B. strigillatus* Chapman в позднем кампане - раннем маастрихте сменились генетически связанными с ними более широкими и ромбоидальными формами группы *B. decoratus* (Jones), *B. draco* Marss и др. Общая тенденция к расширению раковин в интервале от позднего сantonа до маастрихта, проявляющаяся независимо от фациальных условий их местонахождения, была подчеркнута Хильтерманом и Кохом. Однако, по мнению Н.К.Быковой, не отмечена другая сторона развития. В маастрихте, наряду с *B. decoratus*, как его варьетет, появляется более удлиненная форма *B. decoratus* var. *delicatula* Cushman, сближающаяся по ряду признаков со своим более отдаленным предком *B. strigillatus*. В то время как группа широко ромбоидальных вздутых форм достигает в позднем кампане и раннем маастрихте большого развития, а в позднем маастрихте вымирает, формы с удлиненной раковиной *B. delicatulus* или *B. decoratus* var. *delicatula* переходят в датский век и вымирают в позднем палеоцене.

И еще два небольших примера приводимых Н.К.Быковой. Позднемеловой род *Stensioina* с резкой скульптурой ребер, по мнению Н.К.Быковой, несомненно, произошел от *Gyroidina*. В конце маастрихта от *S. exculpta* (Reuss) возникает *S. caucasica* Subb. уже со сглаженной скульптурой ребер и более сходный с *Gyroidina*. Другой пример: из маастрихта известен вид *Reussella minuta* Marss. Трехгранно-пирамидальные раковины представителей рода *Reussella*, несомненно (по данным всех систематиков), произошли от *Bulumina* - округлых в поперечном сечении. От *R. minuta* в позднем маастрихте возникает переходная форма с более округленными

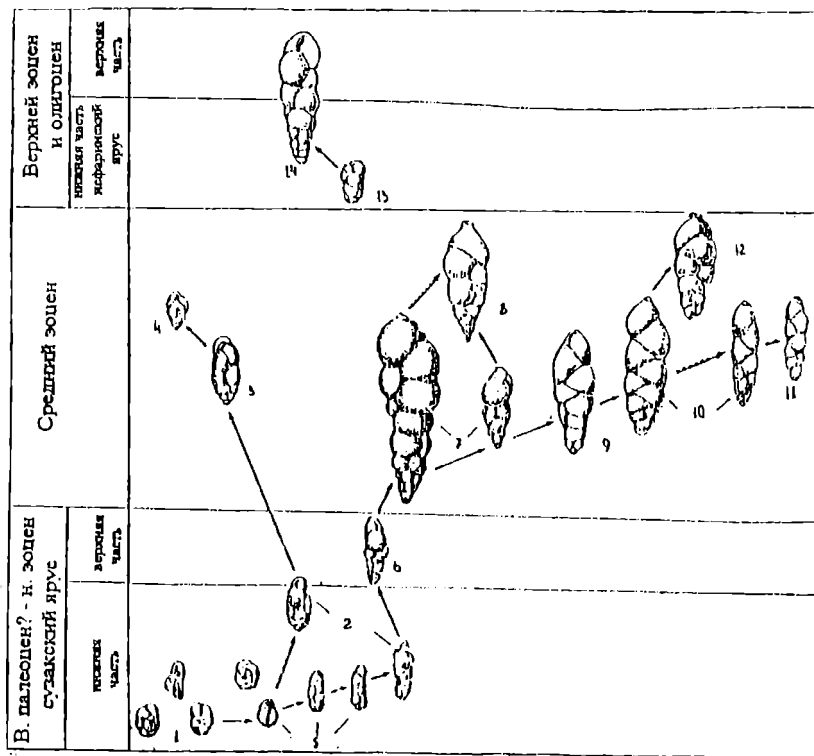


Рис. 5. Схема филогенетического развития в раннем палеогене группы гладких булминид (по Н.К.Быковой, 1959). 1 - *Pseudosarrella*, 2 - *Caucasinella* (*Terebra*), 3 - *Turrilina*, 4 - *Bulimina*, 5 - *Caucasina*, 6 - *Caucasinella*, 7 - *Uvigerinella*, 8 - *Uvigerina*, 9 - *Uvigerinella* (*Restis*), 10 - *Hopkinsina*, 11 - Новый род (?), 12 - *Uvigerina* (*Uvigerinoides*), 13 - *Caucasina*, 14 - *Caucasinella*

ребрами, которая дает начало *Bulimina* (?) *paleocenica* Brotz., распространенной в палеоцене, но возникающей еще в датское время. По родовым признакам *B.* (?) *paleocenica* более сходна с *Bulimina*, чем с *Reussella* (но, очевидно, принадлежит к другому роду).

Причину описанных изменений у фораминифер Н.К.Быкова видит в периодическом изменении температурного фактора. Ей предлагаются также некоторые другие соображения общетеоретического характера, но мы не будем останавливаться на них здесь, так как коснемся этих идей в "дискуссионной" главе.

Еще один из примеров проявления закономерности колеблющихся тенденций можно найти в работе И.А.Михайловой (1982), посвященной проблеме соотношений онто- и филогенеза у меловых аммоноидей, для которых иллюстрируются и описывается соответствующие весьма надежно обоснованные филогенетические реконструкции, основанные на массовом фосильном материале в течении многолетних исследований с использованием результатов изучения особенностей онтогенетического развития. Приедем некоторые описанные ей тенденции в эволюции меловых аммоноидей.

"...по модусу ранней девиации мономорфные *Perahoplitaceae*, *Deshayesitaceae* и *Douvilleicerataceae* возникают от гетероморфных *Acylocerataceae* (рис.6). Общность в строении первого оборота и единый тип неустойчивой пятилопастной примасуры представляет косвенное свидетельство их родства. Подтверждением реальности такого способа развития для одного из названных надсемейств является прослеживание конкретных преобразований в форме и скульптуре в филогенетическом ряду *Heteroceras* - *Colchidites* - *Turkmeniceras* - *Deshayesites* (рис.7). (1982, с. 132).

Учитывая также факт происхождения от некоторых гетероморфных *Ancylocerataceae* впоследствии мономорфных аммоноидей, унаследовавших пятилопастную примасуру и раннюю редукцию первой пупковой лопасти, а также рассмотренные другими исследователями факты "смены формы" раковины в процессе эволюции раньше мелового времени, И.А.Михайлова делает общетеоретический вывод. "Признание повторного свертывания раковины вряд ли можно расценить как факт, опровергающий закон необратимости эволюции, так как изменение хода развития затрагивает лишь один признак, а не комплекс признаков раковины, и не завершается возникновением тождественных форм. Если трактовать положение Долло как невозможность обратимости процесса или хода эволюции в отдельных ветвях филогенетического древа, то мы войдем в явное противоречие с фактами. А.Н.Северцов приводит у позвоночных ряд при

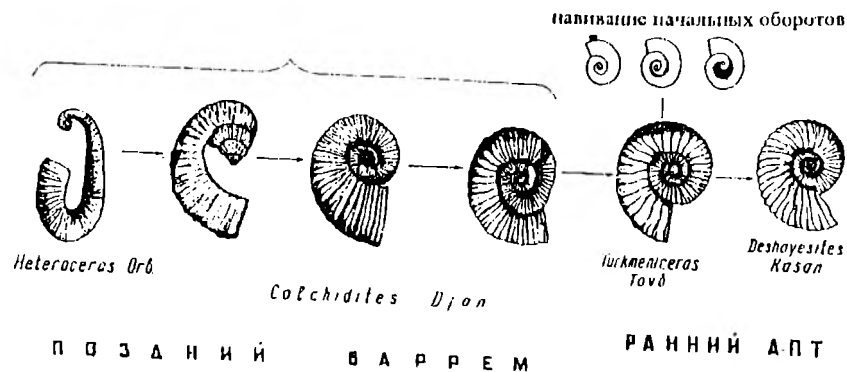


Рис. 7. Морфологический ряд, иллюстрирующий переход от гетероморфных Heteroceratidae к мономорфным Deshayesitaceae (по И.А.Михайловой, 1982)

меров, подтверждающих обратимость этого процесса, обусловленную изменением условий существования. Комплексный подход при анализе этой проблемы: использование палеонтологического (конкретные филогенетические ряды ископаемых), онтогенетического (особенности ранних стадий развития) и сравнительно-морфологического (выяснение зависимости конструкции перегородки в момент перехода от мономорф к гетероморфам и обратно) методов - позволяет считать доказанным наличие такого развития у некоторых аптских аммонитов" (с. 144) .

Необходимо также обратиться и к работам Е.А.Елкина, особенно к его монографии (1983), посвященной закономерностям эволюции дехенеллид (трилобиты), материал по которым был собран им в течение ряда лет из среднепалеозойских отложений Сибири и обработан с учетом обширных литературных данных.

С нашей точки зрения, весьма интересны представленные этим автором описания эволюционных изменений в некоторых "последовательностях видов" преимущественно признаков глабели и пигидия, которые мы приведем в нашей работе.

Для последовательности видов рода вальбургелл Е.А.Елкин усматривает следующие закономерности. Переход вида *Walburgella calvata* к виду *W. altaica* характеризуется тенденциями: относительным увеличением длины глабели, увеличением глубины и длины задних борозд глабели, проявлением слабо обозначенных затылочных лопастей, относительным сокращением предглабельного поля, увеличением числа рахимальных колец, небольшим увеличением числа плевральных ребер, появлением краевой борозды (рис. 8,9).

Появление вида *W. colobovae* характеризуется Е.А.Елкиным следующими морфологическими изменениями: увеличением глубины задних борозд глабели, появлением ясно выраженных средних борозд, появлением предглабельного вздутия, уменьшением ширины предглабельного поля, исчезновением тропидия, увеличением числа рахимальных колец, уменьшением числа плевральных ребер, исчезновением краевой борозды на пигидии. Таким образом, направленность изменений "можно принять в целом в сторону усложнения, но на этом фоне фиксируется уменьшение расчленения плевральных частей пигидия и объединение краевой каймы с плевральным полем за счет исчезновения краевой борозды. Последние две особенности знаменуют собой как бы возврат морфотипа *W. corobovae* на уровень развития, соответствующий морфотипу *W. calvata*" (с. 55).

Появление и развитие вида *W. insperata* характеризуется уменьшением ширины предглабельного поля, появлением предглабельного вздутия,

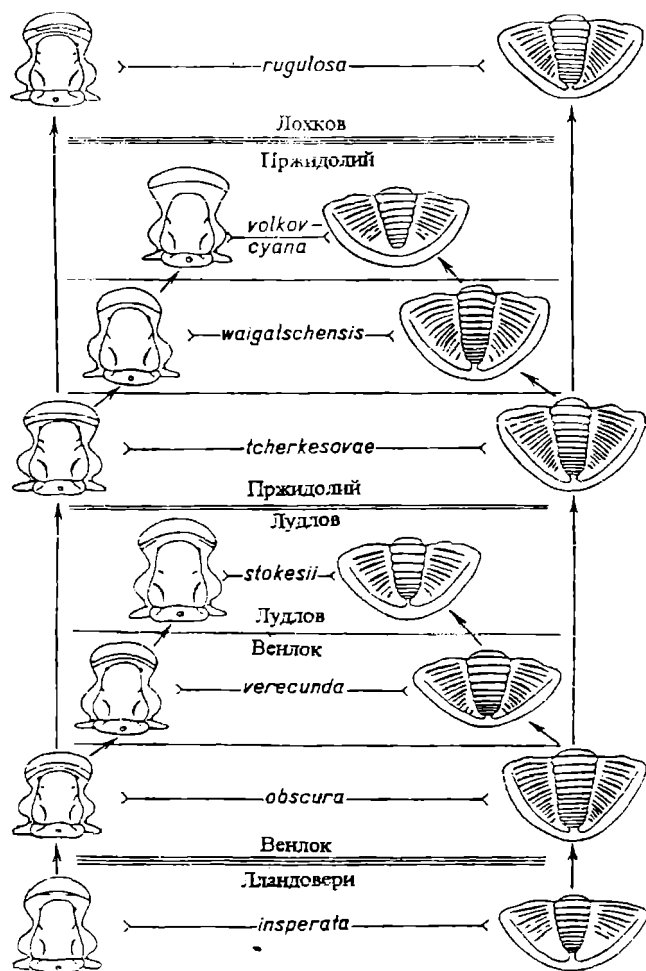


Рис. 8. Родственные отношения видов рода варбургелл (по Е.А.Елкину, 1983)

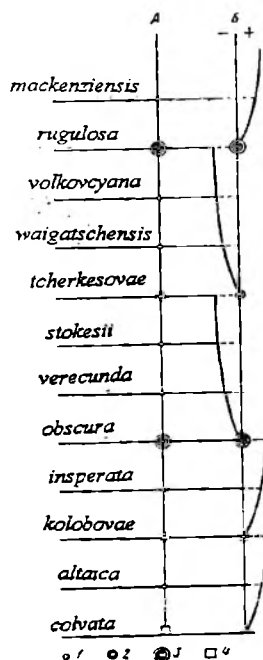


Рис. 9. Схема, отражающая этапность и колеблющиеся тенденции эволюции представителей рода вальбургелл (по Е.А.Елжину, 1983).

А - последовательность рубезей, Б - направление морфологических изменений: плюс - в сторону увеличения расчленения гребели и пилитидия (полимеризации), минус - в сторону уменьшения расчленения гребели и пилитидия (олигомеризации); 1-3 - уровни морфологических изменений первого, второго и третьего порядков (рангов), 4-исходный морфотип (архетип)

увеличением числа радиальных колец и плевральных ребер, обособлением краевой каймы, большей четкостью на пигидии терминального валика, сменой бугорчатой скульптуры на валикообразную. Таким образом, направленность изменения всех признаков на данном этапе сохраняется.

На рубеже появления вида *W. obscura* Е.А.Елкин отмечает наличие всех трех пар боковых борозд глабели и усиление развития задней пары, увеличение ширины предглабельного поля, появление четко выраженного тропидия и затылочных лопастей, расчленение на пигидии всего плеврального поля, увеличение числа рахиальных колец и плевральных ребер, четкое обособление краевой каймы на пигидии и четкое обособление терминального валика. Здесь мы видим изменения высокого уровня со сменой направлений.

Появление вида *W. verecunda* знаменуется только уменьшением расчленения глабели, уменьшением ширины предглабельного поля, уменьшением числа рахиальных колец и плевральных ребер. “Направленность изменений четко фиксируется уже тем, что все четыре пункта начинаются со слова “уменьшение” (с. 58).

При появлении вида *W. stokesi*, Е.А.Елкиным наблюдаются уменьшение величины и четкости затылочных лопастей, уменьшение числа рахиальных колец и плевральных ребер. Также видна однонаправленность изменений прежде всего в сторону уменьшения расчлененности пигидия.

Для этапа возникновения вида *W. tcherkesovae* характерны увеличение глубины боковых борозд глабели, уменьшение ширины предглабельного поля, исчезновение предглабельного вздутия, увеличение четкости затылочных лопастей, приобретение плевральными ребрами валикообразной формы, увеличение числа рахиальных колец и плевральных ребер, увеличение четкости краевой каймы. Происходят таким образом изменения более высокого уровня с сохранением однонаправленности.

Рубеж, связанный с появлением вида *W. waigatschensis* можно охарактеризовать уменьшением ширины предглабельного поля, уменьшением резкости средних борозд глабели, переходом к уплощенным плевральным ребрам, уменьшением числа ребер. “Сравнение изменений на кранидии с изменениями на пигидии обнаруживает, что первые как бы продолжают общую у вальбургелл тенденцию к сокращению предглабельного поля, тогда как на пигидии явно выражена тенденция к возврату в более раннее состояние” (с. 59).

Появление вида *W. vilkovcyana* характеризуется уменьшением резкости боковых борозд глабели, в том числе и ее задней пары, увеличением ширины предглабельного поля без проявления тропидия, уменьшением четкости краевой борозды, резким уменьшением расчленения пигидия в целом, уменьшением числа рахиальных колец и плевральных ребер. “Как

видим, “возврат к предкам” по многим признакам выражен ясно, что особенно ярко демонстрируется на строении пигидия” (с. 60).

Вид *W. rugolosa*, как отмечает Е.А.Елкин, очень variabelен, поэтому он приводит главные черты его морфотипа: грушевидная глатель с притупленным передним краем, затылочное кольцо с ясно обозначенными затылочными лопастями, предгательное поле умеренной ширины с четким тропидием, предгательное вздутие и другие особенности представителей вида. “По описанию этого морфотипа легко видеть, что он напоминает морфотип *W. obscura* и разительным образом отличается от морфотипа непосредственно предшествующего вида *W. volcovcyana*” (с. 60).

Появление последнего в этом ряду вида *W. mackenziensis* характеризуется уменьшением предгательного поля и связанным с этим уменьшением четкости тропидия, уменьшением четкости предгательного вздутия вплоть до его исчезновения, уменьшением глубины передней краевой борозды, увеличением числа рахимальных колец и плевральных ребер. Такое развитие Е.А.Елкин оценил как “общее поступательное” (с. 61), т.е. без смен тенденций.

Е.А.Елкиным (1983) подобным образом были подробно проанализированы тенденции развития еще трех “последовательностей” видов дехенеллид, взаимоотношения которых друг с другом и с вальбургеллами проиллюстрированы (рис. 10). Это последовательности хальфинеллы (6 видов) и дехенеллы (4 вида). Мы не станем приводить подробные описания Е.А.Елкина этих более мелких ветвей, а проиллюстрируем их его наглядными рисунками (рис. 11,12,13) на “оси времени” которых через равные интервалы показаны относительные ранги соответствующих рубежей и направления эволюционных изменений. Знаки “+” и “-” означают суммарный эффект по увеличению и уменьшению разчленения глатель и пигидия.

Помимо рассмотренных нами выше примеров описания колеблющихся тенденций предыдущими авторами, стоит, наверное, обратить внимание еще на некоторые работы, авторы которых описывали эволюционные тенденции в развитии организмов, но не касались их колебательного характера. Такова, например, работа Е.И.Кузьмичевой (1982), в которой приводится анализ путей развития колониальности и описываются морфогенетические тенденции в развитии склератиний. Здесь можно обратить внимание на одну из ветвей циатофорид (рис. 14), в эволюции представителей которой наблюдаются изменения в строении септального аппарата и в количестве септо-кост. Так у исходного рода *Procyathopora* число септо-кост не превышает 7-9. Оксфордские же виды длинносептальных циатофорид характеризуются 20-48 септо-костами, причем длина септо-кост

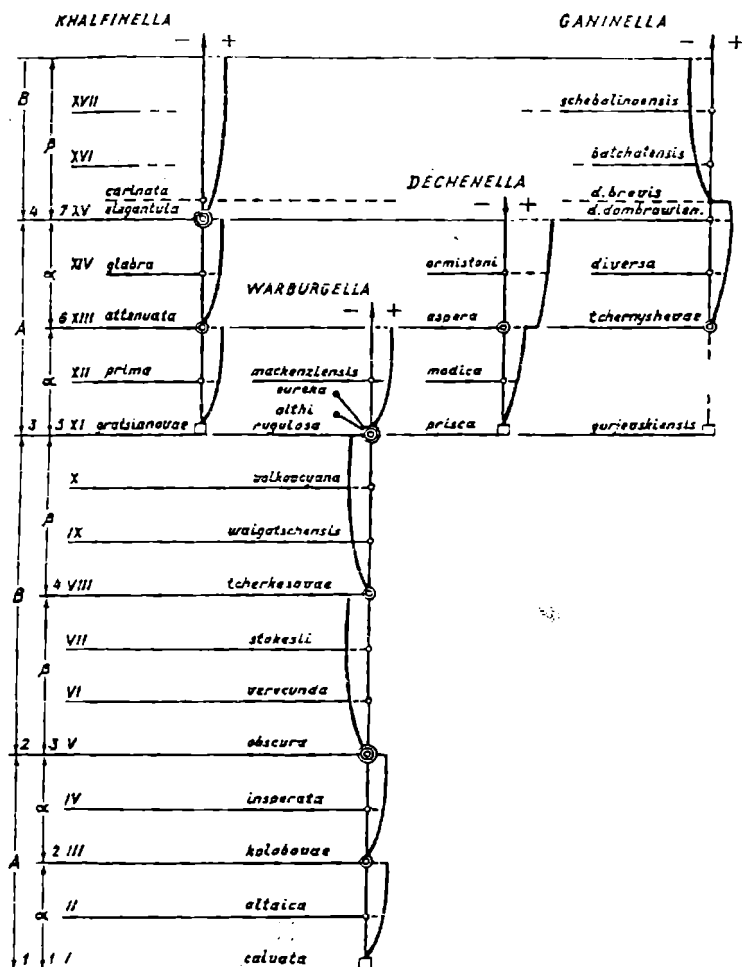


Рис. 10. Этапность и периодичность эволюции дехенеллид. (по Е.А.Елкину, 1983)

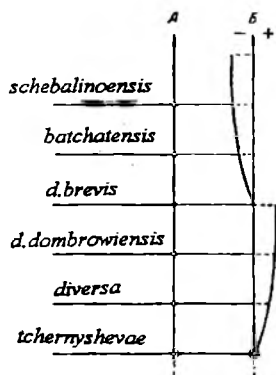


Рис. 11. Схема, отражающая этапность и колеблющиеся тенденции в эволюции представителей рода ганинелл (по Е.А.Елкину, 1983)

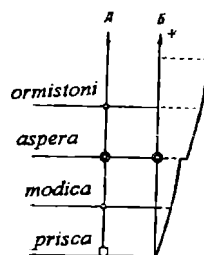


Рис. 12. Схема, отражающая этапность эволюции представителей рода дехенелл (по Е.А.Елкину, 1983)

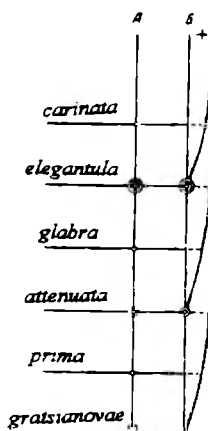


Рис. 13. Схема, отражающая этапность и другие особенности развития представителей рода Халфинелл (по Е.А.Елкину, 1983)

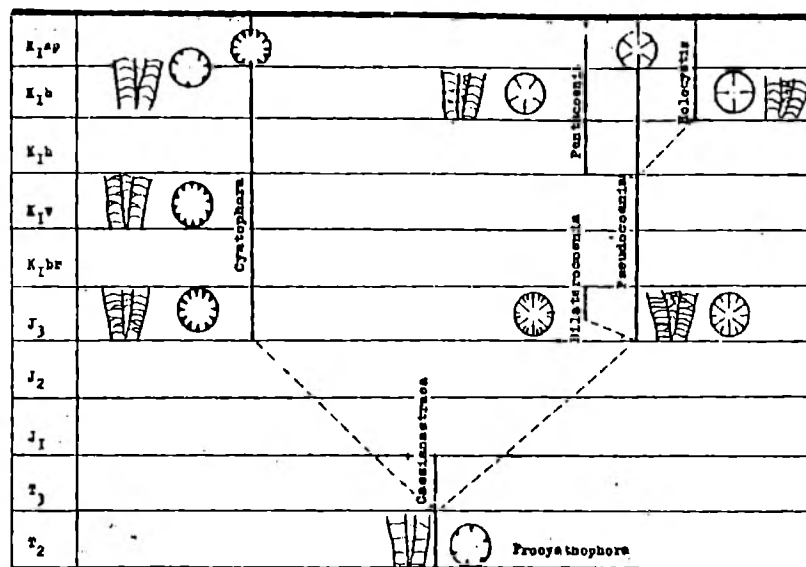


Рис. 14. Схема развития семейства цистофорид (по Е.А.Кузьмичевой, 1982)
(объяснения в тексте)

первого порядка составляет часть не менее половины радиуса кораллитов, а иногда их концы достигают оси кораллитов. Начиная с кимериджского века, количество септо-кост вновь сокращается до 20-24, а их длина до 1/2- 1/3 радиуса кораллитов и остаются таковыми вплоть до аптского времени.

Описанные примеры стоит рассматривать не более как информацию к размышлению. Перечень подобных примеров можно было бы значительно продолжить, но, очевидно, во всех случаях необходимо проделать еще большую работу, прежде чем причислить их к числу неоспоримых доказательств изучаемой закономерности.

Как уже отмечалось ранее, мы не ограничились изучением колеблющихся тенденций по литературным данным. Нами были проведены собственные исследования по этой проблеме на собранном автором с коллегами массовом фоссильном материале. Сначала была исследована группа с относительно небольшим таксономическим разнообразием - род окситом (пектинидные двустворчатые моллюски). Основная информация о развитии представителей этого рода в меловое время была описана автором в ряде предыдущих работ (Иванов, 1993 а,б).

До этих исследований предыдущими авторами была накоплена обширная информация о распространении некоторых видов окситомовых двустворчатых моллюсков. В нижнесеноманских отложениях Поволжья и некоторых других регионов широко распространена *Oxytoma pectinata* Sow., створки раковин которой образуют скопления, особенно характерные для нижней части разреза. Однако до настоящего времени носит оттенок дискуссионности вопрос о распространении вида в средне и поздне-сеноманское время, как впрочем и само присутствие средне-верхнесеноманских отложений в ряде регионов, в частности - в Поволжье.

Вертикальное распространение другого вида - *O. tenuicostata* Roemer определяется исследователями различно и по сей день. Автор (Иванов, 1993а) пришел к выводу о необходимости ограничить распространение этого вида по крайней мере в Нижнем Поволжье только верхним сантоном и низами кампанского яруса.

Из маастрихтских отложений широко известен вид *O. danica* Ravn. В некоторых регионах известно еще несколько маастрихтских видов.

Массовые целенаправленные сборы остатков раковин окситом позволили произвести морфометрический анализ, в результате которого были выявлены четыре новых вида *O. multicostata* A.Ivanov, *O. densicostata* A.Ivanov, *O. intermedia* A.Ivanov, *O. psilimonica* A.Ivanov.

По имеющемуся материалу нами были прослежены закономерности морфологических изменений окситом. Выделяются два этапа их развития -

среднемеловой и позднемеловой (рис. 15). Морфогенез на среднемеловом этапе можно охарактеризовать развитием тенденций к плавному усилению вытянутости раковины, усилению густоты ребристости, а также к ослаблению и редукции концентрических скульптурных элементов на макушке левой створки, усилению вытянутости отпечатка жаберного мускула и некоторых других. На позднемеловом этапе наблюдается ослабление вытянутости раковины (т.е. усиление симметричности), сокращение числа главных радиальных ребер и исчезновение их в примакушечной части, а у маастрихтских форм - во всей верхней половине раковины и даже ниже, сокращению числа побочных (вставочных) радиальных ребер, сглаживанию выреза на заднем ушке левой створки.

Еще задолго до исследований автора, начиная с И.Ф.Синцова (1913), в литературе упоминалось о сильном внешнем сходстве видов *O. pectinata* и *O. tenuicostata*. Н.П.Парамонова (1966), сравнивая эти виды по данным биометрического анализа, сделала вывод: признаки удлиненности, выпуклости, относительной величины ушек, а также симметричности, удлиненности замочного края, величины апикального угла и угла скошенности не являются таксономически значимыми. По ее данным, эти виды разделяются "по следующим признакам: по абсолютным размерам, по наличию у *O. pectinata* нередко в примакушечной части тонких концентрических ребрышек и слиянию у нее замыкающего мускула с отпечатком жаберного (?) мускула" (1966, с. 254). Это целесообразный на наш взгляд вывод, так как перечисленные признаки, как будет видно далее, не подвержены колебательным изменениям.

После рассмотрения тенденций развития позднемеловых представителей рода окситом, автором был сделан вывод о том, что упомянутое выше сходство обязано наличию ряда признаков (симметричность раковины, густота ребристости, абсолютные размеры заднего ушка левой створки), участвовавших в общем морфогенезе, и развивавшихся в течение двух последовательных этапов в противоположных направлениях. Тем самым был обусловлен сходный общий облик этих форм (Иванов, 1993б).

Позднее автором, уже после высказывания мысли о существовании колеблющихся тенденций, преимущественно по материалам, собранным другими исследователями, а также по литературным данным были рассмотрены особенности эволюции раннемеловых окситом, берущих начало в раннемеловое время очевидно от представителей мелеагринелл. Анализ эволюционных изменений позволил нам "нарастить" обнаруженные для верхнемеловых окситом колеблющиеся тенденции (см. рис. 15).

Таким образом, подводя своеобразный итог изучению эволюции окситом, можно кратко охарактеризовать колеблющиеся тенденции, выявленные для ряда морфологических признаков, характеризующих раковину и, в особенности, левую створку. А именно: в течение берриас-аптского









































М Е Л О В Я											р	система								
Н И Ж Н И Й					В Е Р Х Н И Й							отдел								
Ж.б	K _{1v}	K _{1h}	K _{1br}	K _{1a}	K _{1al}	K _{2c}	K _{2+cm}	K _{2S}	K _{2sp}	K _{2m}		ярус								
						K _{2c1}	K _{2c2}	K _{2S1}	K _{2S2}	K _{2sp1}	K _{2m1}	K _{2m2}	подъярус							
         					         					         					         					этапы эволюции денежа:
НИЖНЕМЕЛОВОЙ					СРЕДНЕМЕЛОВОЙ					ПОЗДНЕМЕЛОВОЙ										

Рис. 15. Колеблющиеся тенденции у представителей рода окситом. 1-*Oxytoma cornueliana* (?) Orb., 1846; 3-*O. cornueliana* Orb., 1846; 4-*O. "cornueliana"* Orb., 1846; 5-*O. pectinata* (Sow., 1936); 6-*O. multicosata* A.Ivanov, 1993; 7-*O. densicostata* A.Ivanov, 1993; 8-*O. tenuicostata* (Roemer, 1841); 9-*O. intermedia* A.Ivanov, 1993; 10-*O. psilomonica* A.Ivanov, 1993; 11-*O. danica* Ravn, 1902.

времени прослеживаются тенденции к “разряжению” радиальных ребер и их исчезновению в примакушечной части левой створки, приобретению раковины более равнос^торонних очертаний, увеличению размеров заднего ушка левой створки и его притуплению.

В течение альб-коньякского времени в развитии признаков окситом наблюдаются “обратные” тенденции: появление радиальных ребер в примакушечной части левой створки и общее увеличение их числа, уменьшение и заострение заднего ушка левой створки (соответственно углубление биссусного выреза), развитие асимметричности очертаний раковины.

Позднее, в течение сантон-маастрихтского времени раковина вновь приобретает равнос^торонние очертания. заднее ушко левой створки увеличивается в размерах и притупляется. Кроме того, наблюдается ослабление скульптуры: уменьшение числа радиальных ребер и их исчезновение в примакушечной части, а затем и во всей верхней половине левой створки. В позднем маастрихте последние представители рода окситом постепенно вымирают.

Автором в течение десяти лет проводилось монографическое изучение представителей отряда устричных из верхнемеловых отложений юго-востока Русской плиты. В частности, были описаны на фоссильном материале тенденции в развитии меловых пикнодонтных устриц, в которых были обнаружены и колеблющиеся тенденции.

Остатки пикнодонтных устриц в Поволжье достоверно известны нам с сеноманского времени (см. главу с описанием материала). Временные рамки среднемелового (альб-коньяк) этапа морфогенеза пикнодонтоидей определены вселением представителей этого надсемейства в эпиплатформенные бассейны юго-востока Русской плиты и появлением рода пикнодонт (рис. 16), что связано с развитием тенденций к усилению симметричности раковины, уплощению левой створки, ослаблению локсоедных радиальных ребер и кренул, а также к разрыву и почти полной редукции локсоедного валика. В течение среднемелового этапа пикнодонты обнаружили продолжение тенденций к усилению симметричности раковины, слабой редукции заднего крыла левой створки, уплощению и притуплению макушки, разрыву и редукции ~~общего~~ локсоедного валика, ослаблению локсоедных радиальных ребер и кренул. Радиолевеллы обнаружили сходные тенденции к усилению симметричности раковины, редукции переднего крыловидного расширения, появлению и развитию заднего крыла левой створки, укрупнению макушки левой створки, ослаблению концентрической части общего локсоедного валика и его разрыву, ослаблению радиальных локсоедных ребер и кренул.

В течение позднемелового (сантон-маастрихт) этапа морфогенеза представители рода пикнодонт проявили тенденции к появлению и развитию переднего крыловидного расширения, а затем и крыла с последующим выравниванием крыльев, усилению симметричности раковины, а также к дальнейшей редукции локсоедной скульптуры и общего локсоедного валика. Таким образом, в эволюции пикнодонт основными тенденциями явились усиление симметричности и, самое главное, ослабление локсоедных элементов: редукция локсоедного валика, ослабление локсоедных радиальных ребер и крендул. В кампан-маастрихтское время от ветви рода пикнодонт ответвился ряд ветвей родов *Orbigonia*, *Venustella*, *Volgella*, *Pterocysta*, *Auriphillina*, которые не проявили в своей эволюции колеблющихся тенденций (во всяком случае, судя по их изученности на сегодняшний день) и подробно нами рассмотрены не будут.

Что же касается второй изображенной нами ветви (см. рис. 16), то она развивалась в течение длительного времени обособленно, взяв начало от радиолелелл, еще на среднемеловом этапе обнаружила следующие тенденции развития своих представителей. Представители рода монтикулин проявили тенденции к уменьшению выпуклости, сужению и заострению макушки левой створки, разрыву и редукции общего локсоедного валика, ослаблению локсоедных радиальных ребер и кренул.

В сенонское время от ветви монтикулин берет начало ветвь, "крайних" представителей которой предыдущие авторы описывали как *Pycnodonte similis* и *P. trauscheri*. По нашему же мнению представителей этой ветви стоит объединять в отдельный род *Kosmospirella* A.Ivanov, 1995. В их эволюции наблюдаются тенденции к усилению скошенности раковины, усилению с последующим ослаблением обособленности, массивности и спирогириности макушки левой створки, усилению выпуклости и зияния левой створки, почти полной редукции примакушечных локсоедных валиков, локсоедных радиальных ребер и кренул. Из изложенного можно сделать вывод, что основными тенденциями развития монтикулинид, как и пикнодонтид, были редукция общего локсоедного валика и локсоедной скульптуры в целом.

Таким образом, автор рассмотрел на собственном материале эволюцию позднемеловых пикнодонтных устриц, а затем попытался рассмотреть эволюцию устричных вообще, используя по позднемеловым представителям этого отряда в основном каменный материал. По более "ранним" и более "поздним" представителям устричных нами были проанализированы литературные данные с особым вниманием к обобщающим работам Л.Д.Кипарисовой и др. (1969) по триасовым устрицам, Э.Хэллема (Hallam, 1968, 1977, 1978 и др.) - по юрским, а также филогенетические выводы Н.А.Чельцовой (1969), Х.Б.Стензела (Stenzel, 1971) и другим источникам. В результате этой работы нами были сделаны следующие выводы.

В истории отряда устричных наблюдается смена во времени ряда надсемейств: *Ostreoidea* (триас - ныне), *Gryphaeoides* (преимущественно ранняя - средняя юра), *Exogyroidea* (преимущественно верхняя юра), *Hyotissoidea* (ранний мел - палеоген), *Pycnodontoidea* (ранний мел - ныне) (рис. 17).

При разработке систематики и филогении оказалось наиболее целесообразным использовать следующие морфологические признаки: характер локсоендного валика: I - разомкнут сильно, II - выражен умеренно, III - разомкнут слабо; характер макушки: 1 - макушка слабо завернутая или прямая, 2 - макушка завернутая; характер развития заднего крыла: а - крыло отсутствует, б - крыло обособлено.

Каждому из перечисленных надсемейств, последовательно появляющихся в палеонтологической летописи, свойственны следующие признаки.

<i>Pycnodontoidea</i>	II, III 1, 2 ab
<i>Hyotissoidea</i>	II 1, 2 a
<i>Exogyroidea</i>	I 1, 2 b
<i>Gryphaeoides</i>	II 2 b
<i>Ostreoidea</i>	III 1 a

Исходя из этой информации, нами была предпринята попытка построения филогенетической схемы отряда устричных (см. рис. 17). Кроме того, был сделан вывод о том, что в стволе отряда устричных (*Ostreoidea* - *Pycnodontoidea*) обнаруживаются колеблющиеся тенденции с очень продолжительным периодом, проявляющиеся в степени замкнутости локсоендного валика на левой створке и в степени выраженности элементов локсоендной скульптуры в целом.

Действительно, можно проследить размыкание и неполную редукцию валика у устриц, обитавших в поздне триасовое-среднеюрское время, развитие и смыкание - в позднеюрское-раннемеловое, вновь смыкание и неполную редукцию - в ранне-поздне меловое и вновь развитие и смыкание в палеогеновое время. Развитие послепалеогеновых представителей ствола специально на настоящий момент нами не изучалось, но, исходя из предварительного анализа литературных данных, можно сделать вывод о продолжении подобных закономерных изменений и в послепалеогеновое время.

При рассмотрении филогенетических взаимоотношений представителей рода космоспирелл нами исследовались следующие морфологические признаки: характер кренул: А - кренулы высокие, прямые, В - кренулы низкие, дихотомирующие, С - кренулы очень низкие, сильно рассеченные; завернутость макушки: 1 - макушка прямая, 2 - макушка завернутая; выраженность локсоендного валика: а - 70-75%, б - 50-60%, в - 40-50%, д - 30-40%. Каждый вид таким образом характеризуется так.

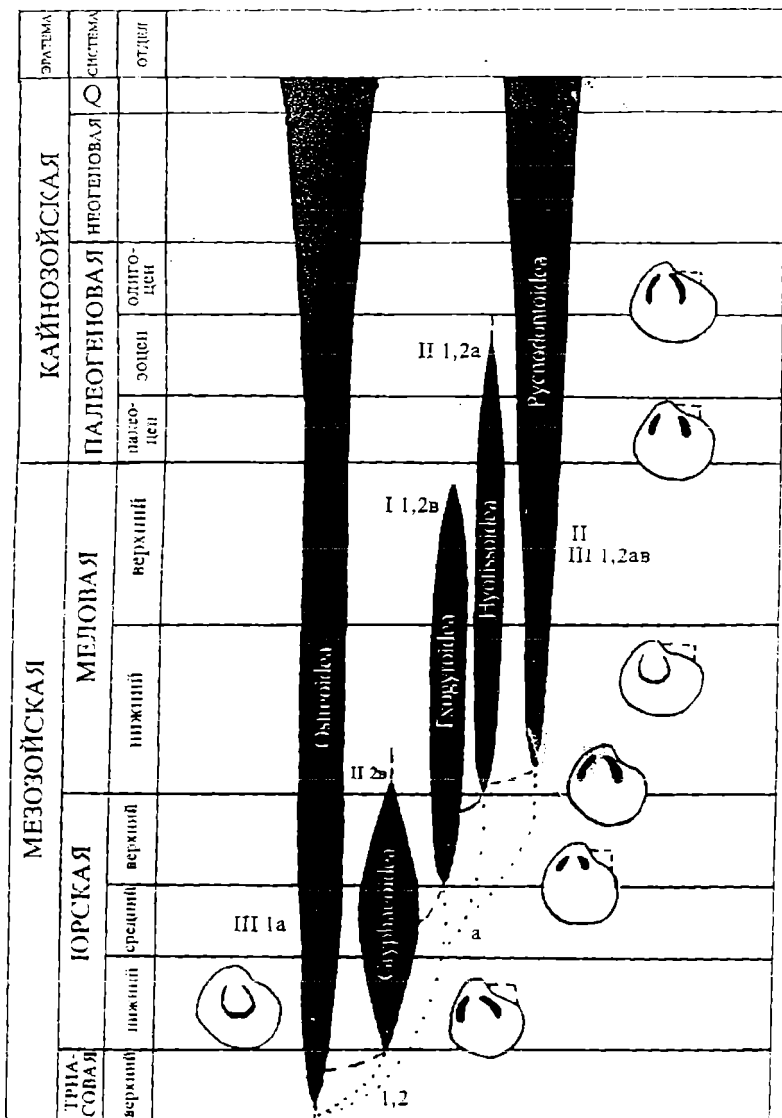


Рис. 17. Два возможных варианта (показаны пунктиром и точечными линиями) филогенетических взаимоотношений устриц

<i>Kosmospirella trauscheri</i>	A 1 a
<i>K. clavatum</i> (?)	A 2 b
<i>K. clavatum</i>	B 1 c
<i>K. proboscideum</i>	B 2 d
<i>K. simile</i>	C 1 d

Согласно этим признакам, была построена филогенетическая схема. У представителей рода космоспирелл были отмечены колеблющиеся тенденции, по более мелкого ранга нежели в основном филогенетическом стволе, выраженные в усилении с последующим ослаблением массивности, обособленности, спирогириности и других признаков, характеризующих макушку левой створки. Нами прослежено два “полных” “периода” колеблющихся тенденций у представителей данной ветви (рис. 18): поздний сантон - ранний маастрихт и поздний маастрихт - палеоцен. Развитие ветви в послепалеоценовое время нами пока не изучалось.

Весьма интересными нам представляются также результаты исследований Е.В.Попова (Попов, Иванов, 1996). При попытке анализа морфогенеза химеровых рыб рода *Ischyodus* (семейство *Edaphodontidae*), известных из альб-эоценовых отложений Центральной России (Белгородская область) и Поволжье по их зубным пластинам, были отмечены случаи смены направления изменений морфологических признаков во времени. Эти изменения Е.В.Попов счел возможным интерпретировать как “колеблющиеся тенденции”. Этот пример проявления колеблющихся тенденций является наиболее наглядным из известных автору на сегодняшний день среди позвоночных животных. Приведем ниже его описание, выполненное автором совместно с Е.В.Поповым.

Химеровые рыбы подотряда *Chimaeroidei* - небольшая группа хрящевых рыб, современные представители которой ведут преимущественно глубоководный образ жизни и встречаются ныне практически во всех океанах (за исключением полярных морей) (Сотрагно, 1986).

В позднем мезозое-раннем кайнозое химеровые рыбы были широко распространены в мелководных эпиконтинентальных морях, в геологической летописи которых они представлены в основном разрозненными зубными пластинами и спинноплавниковыми шипами, значительно реже - головными шипами и яйцевыми капсулами. При отсутствии скелетных остатков, а также малой диагностической ценности яйцевых капсул, спинноплавниковых шипов и головных придатков, все систематические построения для древних химер ведутся на основе изучения зубных пластин, которые являются наиболее часто встречаемым и доступным материалом для исследователей.







МЕЛОВАЯ				палеогеновая		система
верхний				палеогеновый		отдел
K_3^{st}	K_2^{op}	$K_1^{p_2}$	$K_3^{m_0}$	$K_2^{m_0}$	$K_1^{m_0}$	ярус
						подъярус

Рис. 18. Колеблющиеся тенденции у представителей одной из "ветвей" устриц. - *Kosmospirella* A.Ivanov, 1995. 1- *Kosmospirella* simile (Pusch, 1837); 2- *K. proboscideum* (Archiac, 1837); 3- *K. clavatum* (Nilsson, 1827); 4- *K. clavatum* (?) (Nilsson, 1827); 5 - *K. frauscheri* Traub, 1938

Зубной аппарат химер состоит из трех пар зубных пластин: две пары в верхней челюсти и одна - в нижней. Они имеют наиболее устоявшиеся в литературе названия как сошниковые, небные и мандибулярные пластины соответственно. Каждая зубная пластина состоит из массы бесклеточной кости, в которой располагается различное количество тел пластинчатого или васкулярного плеромина (Orvig, 1985), и которые создают на функциональной поверхности пластины давящие участки (триторы), обладающие более высокой плотностью чем окружающая кость. Форма зубной пластины, но в основном число, форма, расположение триторов, а также тип плеромина используются для выделения родов и видов.

Нередки находки зубных пластин химер и в верхнемеловых-палеогеновых отложениях Поволжья. При этом большинство находок принадлежит представителям вымершего род *Ischyodus* (семейство *Edaphodontiidae*). В ходе многолетних исследований был накоплен значительный материал по химерам этого рода, который позволил изучить возрастную и внутривидовую изменчивость зубных пластин (Попов, 1996), уточнить систематику рода, стратиграфическое распределение видов в мелу-палеогене Центральной России, построить схему морфогенеза для альб-эоценовых представителей рода и предположить возможную значимость остатков этого рода в целях биостратиграфии.

Схема морфогенеза рода *Ischyodus* строилась на основе мандибулярных и небных зубных пластин. Сошниковые пластины не рассматривались ввиду малочисленности их находок и наименьшей диагностической ценности в зубном аппарате химер. По мнению Е.В.Попова, видовыми критериями являются следующие: у мандибулярных пластин - форма медиального края срединного тритора, присутствие дополнительных триторов, явление "слияния" триторов; у небных пластин - взаиморасположение медиальных краев срединного и заднего внутреннего триторов, присутствие дополнительных триторов, явление "слияния" триторов. При этом установлено, что наибольшей диагностической ценностью обладают (в противоположность мнению А.О. Аверьянова (1992)) мандибулярные пластины. Небные пластины являются более "консервативными" в эволюционном смысле и у некоторых видов практически не различаются (*I. bifurcatus*, *I. ?bifurcatus*, *I. "bifurcatus"*).

Распределение видов рода в альб-эоценовых отложениях Центральной России следующее (рис.19):

I. gubkini Nesso, альб Белгородской области (Нессов, 1986; Попов, Иванов, 1996). Мандибулярные пластины характеризуются присутствием срединного тритора, не имеющего "бифуркации" (разветвления) медиального края. Небные пластины имеют несколько дополнительных наружных триторов; медиальный край срединного тритора располагается несколько дистальнее медиального края заднего внутреннего тритора.

ТАКСОНЫ индекс возраста	РОД ISCHYODUS							ЗУБНЫЕ ПЛАСТИНЫ	
	I.gubkini	I. "bifurcatus"	I.latus	I. "latus"	I.bifurcatus	I.7bifurcatus	I.dolloi	МАНДИБУЛЯРНЫЕ	НЕБНЫЕ
P ₂							—		
P ₁							—		
K ₂ m						—	—		
K ₂ cp					—	—	—		
K ₂ st					—				
K ₂ cn									
K ₂ t				—					?
K ₂ cm ₃			—						
K ₂ cm ₂		—	—						
K ₂ cm ₁		—	—						
K ₁ al	—	—							

Рис. 19 Вероятные колеблющиеся тенденции в эволюции мел-палеогеновых исходусов (составил Е.В.Попов)

I. "bifurcatus". Case, сеноман Белгородской области (Попов, Иванов, 1996). Срединный тритор мандибулярных пластин имеет раздвоенный медиальный край. Медиальный край заднего внутреннего тритора располагается несколько дистальнее медиального края срединного тритора. Дополнительные триторы отсутствуют. Пластины этого вида морфологически слабо отличимы от пластин вида *I. bifurcatus*.

I. latus Newton, средний-поздний сеноман Поволжья (Попов, 1996). Зубные пластины взрослых особей характеризуются присутствием объединенного срединного (внутренняя ветвь) и внутреннего триторов на мандибулярной пластине и срединного и заднего внутреннего триторов на небной.

I. "latus" Newton, поздний сеноман-(?)турон Поволжья). Вид известен по единственной мандибулярной пластине взрослой особи (сборы А.В. Лапкина). Срединный тритор раздвоенный, его вырезка короткая, объединение с внутренним тритором отсутствует.

I. bifurcatus Case, кампан Поволжья (Попов, 1996). Внутренняя ветвь раздвоенного срединного тритора мандибулярной пластины умеренно вытянута медиально; вырезка срединного тритора умеренно широкая и короткая. Небные пластины морфологически слабо отличимы от таковых у вида *I. "bifurcatus"*.

I. ?bifurcatus Case, маастрихт Поволжья (Попов, 1996). Внутренняя ветвь срединного тритора мандибулярной пластины значительно протягивается медиально. Вырезка срединного тритора относительно узкая и глубокая. Присутствует дополнительный тритор. Небные пластины морфологически слабо отличимы от таковых у видов *I. "bifurcatus"* и *I. bifurcatus*.

I. dolloi Leriche, палеоцен-эоцен Поволжья (Попов, 1996). Срединный тритор мандибулярной пластины не раздвоенный. Присутствуют дополнительные триторы на небной и мандибулярной пластинах.

По результатам исследований Е.В.Попова, все эти виды представляют единую ветвь. В ходе морфогенеза этих видов в интервале альб-эоцен отмечаются следующие изменения: в альб-сеноманское время наблюдается процесс раздвоения срединного тритора мандибулярных пластин, его расширение и объединение с внутренним тритором; на небных пластинах исчезают дополнительные триторы. Затем ((?)поздний сеноман-маастрихт) наблюдается процесс "разъединения" срединного и внутреннего триторов мандибулярной пластины, а также "разъединение" ветвей срединного тритора и исчезновение внутренней ветви. В раннем палеоцене эти изменения завершаются и на мандибулярных пластинах уже отсутствует разветвление срединного тритора; а на небных пластинах вновь возникают дополнительные триторы.

Описанные изменения морфологии триторов демонстрируют смену тенденций их развития во времени, причем тенденции, наблюдаемые в альб-сеноманское время, в (?)позднем сеномане-маастрихте меняются на противоположные. В итоге, в раннем палеоцене возникает вид, морфологически сходный с первым членом морфогенетического ряда.



Весьма интересные результаты были получены В.Б.Сельцером, изучающим в течение нескольких лет на обширном фоссильном материале развитие представителей семейства кардиоцератид - наиболее обширной группы юрских аммонитов (Сельцер, Иванов, 1997). Обилие и многообразие кардиоцератид, быстрота эволюционных изменений, узкая приуроченность конкретных форм к отдельным временным интервалам, а, следовательно, и к определенным отложениям, делают представителей этой группы весьма "удобными" для изучения эволюционных закономерностей.

Систематически кардиоцератиды большинством авторов относятся к надсемейству *Stephanocerataceae* и характеризуются достаточно разветвленной филогенетической схемой (Вестерман, 1956). Это семейство достаточно хорошо и подробно описано в многочисленных работах отечественных и зарубежных исследователей (Чихачев, 1933; Сазонов, 1957; Троицкая, 1954; Камышева-Елпатьевская, 1959; Аманиязов, 1960, 1962; Мелсдина, 1977, 1989; Месежников, и др., 1989; Callomon, 1989; Репин, 1996 и др.). Оно включает в себя по последним данным пять подсемейств и более десятка родов и подродов.

Одним из наиболее важных является вопрос о филогенетических связях кардиоцератид, которому посвящено большое число работ (Сазонов, 1957; Троицкая, 1987; Камышева-Елпатьевская, 1959 и др.). Анализ литературных данных и имеющегося в нашем распоряжении фактического материала показал, что основной линией развития кардиоцератид является ствол *Cadoceras* - *Rondiceras* - *Quenstedticeras* - *Amoeboceras* согласно схеме Н.Т.Сазонова (1957). По более поздней работе Кэломона (Callomon, 1985, 1989) эта "цепочка" дополняется ранними кардиоцератидами *Cranocephalites* - *Arctocephalites* - *Arcticoceras* - *Cadoceras*. Наиболее загадочным является род *Chamoussetia*, рассматриваемый Алексеевым (1989) в составе отдельного подсемейства. Его филогенетические связи охарактеризованы слабо. По мнению Кэломона (Callomon, 1989) этот род берет начало от среднеюрских *Arcticoceras*. Однако В.В.Митта (1996), выделив новый род *Cadochamoussetia*, определяет в качестве его предка род *Cadoceras*. В начале позднего келловоя появляются первые представители рода *Longaewiceras*, по заключению Кэломона (Callomon, 1989), отделившиеся от линии *Quenstedticeras* - *Cardioceras*. Ранее Н.Т.Сазонов (1957) сделал попытку доказать появление родов *Eboraticeras* и *Pavloviceras* от

видов, относимых теперь к *Longaeviceras*. Наиболее сложным представляется ответвление ветвей *Vertuniriceras* и *Vertebriceras* от основной линии "на участках" *Quenstedtoceras* - *Cardioceras* и *Cardioceras* - *Amoeboceras* соответственно.

Таким образом, анализ публикаций по филогении и эволюции представителей рассматриваемого семейства позволяет окончательно представить основной ствол развития кардиоцератид: *Cranocephalites* - *Arctocephalites* - *Arcticoceras* - *Cadoceras* - *Rondiceras* - *Quenstedtoceras* - *Cardioceras* - *Amoeboceras* - кимериджские кардиоцератида (рис. 20).

Одним из наиболее важных родовых критериев для кардиоцератид служит форма поперечного сечения оборотов, которая характеризуется в основном соотношением ширины и высоты оборота, характера объемности и формы пупковой части (Крымгольц, 1960). У кардиоцератид этот параметр является наиболее мобильным признаком, что отчасти объясняет значительно родовое и видовое разнообразие в пределах семейства. По мере роста раковины поперечное сечение может менять свои очертания, усложняя определение систематической принадлежности форм. Наиболее четко различия наблюдаются при диаметре раковины свыше 20-25 мм. При диаметре более 60-70 мм эти различия сохраняются реже (Меледина, 1977).

Охарактеризуем кратко признаки, дающие представление о форме сечения.

Cranocephalites Spath, 1932, верхи байоса, бат. Сечение низко-овальное, вытянутое в ширину. Вентральная сторона широкая.

Arctocephalites Spath, 1928, верхний бат. Раковины с высокими оборотами несколько сжатыми с боков и округлой вентральной стороной.

Arcticoceras Spath, 1924, верхи бата. Раковины дискоконической формы. Обороты высокие со слабо заостренным внешним краем. Сечение оборотов овально-треугольное.

Cadoceras Fischer, 1882, нижний келловей. Сечение оборотов субтрапециальное, вытянутое в ширину по мере нарастания оборотов.

Cadochamoussetia Mitta, 1996, нижний келловей, зона *koenigi*. Раковина дискоконической формы. Сечение оборотов от овального, близкого к трапезиевидному, до треугольного с узкой вентральной стороной.

Chamoussetia Douville, 1912, нижний келловей, зона *koenigi*. Раковина уплощенно-дисковидная. Сечение оборотов высоко-треугольное. Вентральная сторона приостренно-округлая.

Rondiceras Troiz., 1955, средний келловей. Сечение оборотов меняется от овального до низко-полукруглого или закругленно-трапециального.

Quenstedtoceras Hyatt, 1887, верхний келловей. Сечение оборотов от овального до субтреугольного. Вентральная сторона неширокая, закругленная или приостренная.

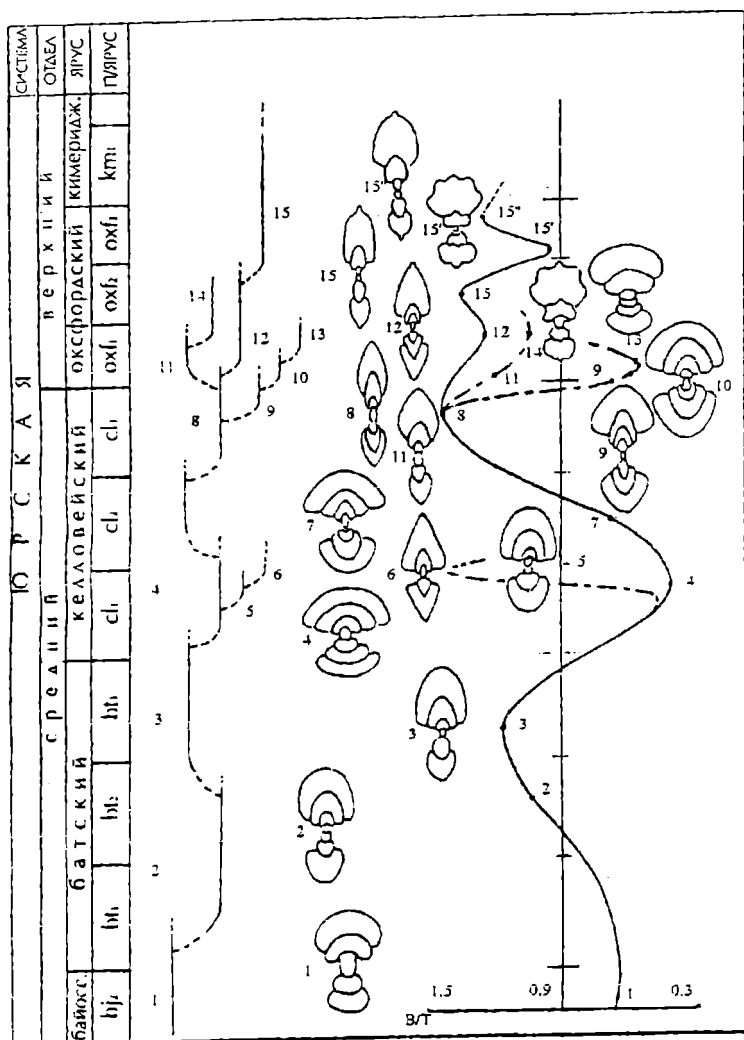


Рис. 20. Периодическое изменение формы оборота кардиоцератид. Цифрами обозначены: 1 - *Cranocerphalites*, 2 - *Arcticocerphalites*, 3 - *Arcticoceras*, 4 - *Cardoceras*, 5 - *Cadochamoussetia*, 6 - *Chamoussetia*, 7 - *Rondiceras*, 8 - *Quenstedtoceras*, 9 - *Longaeviceras*, 10 - *Eboraticeras*, 11 - *Vertumniceras*, 12 - *Cardioceras*, 13 - *Pavloviceras*, 14 - *Vertebriceras*, 15 - *Amoeboceras*, 15¹ - *A. tuberculatoalternans*, 15¹¹ - *A. leucum*. (Составил В.Б. Сельцер)

Longaeviceras Buckman, 1918, верхний келловей, зона *athleta*. Сечение оборотов от субтреугольного до субтрапецидального или округленно-трапецидальное. Последние полтора-два оборота кадиконической формы.

Eboraticeras Buckman, 1918, верхний келловей, зона *lamberti*. Сечение оборотов от закругленно-треугольного до закругленно-трапецидального. Срединные и внешние обороты кадиконической формы.

Pavloviceras Buckman, 1920, нижний оксфорд, зона *marie*. Сечение оборотов трапециевидное низкое и широкое на всех стадиях. Вентральная сторона округлая.

Vertumniceras Buckman, 1918, нижний оксфорд. Сечение оборотов округленно-пятиугольное или сердцевидное. На вентральной стороне наблюдается невысокий плохо обособленный киль.

Cardioceras Neumayr et Uhlig, 1881, нижний и средний оксфорд. Сечение оборотов сердцевидное с заостренной верхней частью. Вентральная сторона с обособленным килем.

Представители подрода *Vertebriceras* обладают трапецидальным, трапецидально-округлым или субквадратным сечением. Вентральная сторона уплощена.

Amoeboceras Hyatt, 1900, поздний оксфорд-кимеридж. Сечение оборотов широко варьирует от высокотреугольного (в частности *A. serratum*) до субквадратного и трапецидального (*A. tuberculatoalternans*).

Изучение рассматриваемых признаков у представителей указанных родов и подродов показало, что в ходе их развития за временной интервал с байосского по кимериджское время отмечаются следующие морфологические изменения (см. рис. 20).

В позднебайосское время появляются представители рода *Cranoccephalites* с низкоовальным сечением вытянутым в ширину. В батское время ответвившиеся от них представители рода *Arctoccephalites* имеют раковину с более высокими оборотами. Тенденция к увеличению высоты оборота сохраняется и у *Arcticoceras* - раковина становится дискоконической с высокими оборотами и заостренным внешним краем.

В нижнем келловее вновь появляются формы с низкими оборотами, вытянутыми в ширину - таковы представители рода *Cadoceras*. В средне-келловейское время представители рода *Rondiceras* имели раковину с более вытянутым в высоту сечением, но все же сохранили низко-полукруглые обороты, особенно на поздних стадиях онтогенеза. В позднем келловее появляются представители *Quenstedticeras* с высокими оборотами и приостренной вентральной стороной. Для раннего и среднего оксфорда характерны *Cardioceras* с высоким сердцевидным сечением, у которых вновь проявляется утолщенность в нижней трети оборота. В позднем оксфорде род *Amoeboceras* с широким подродовым спектром был представлен формами, имевшими раковины с широко варьирующим сече-

нием оборотов от высоко-треугольных (*A.serratum* (Sow.)) до низких субквадратных (*A.tuberculatoalternaus* (Nik.)). Подробное рассмотрение развития кардиоцератид на собственном материале в кимериджское время затруднено неполнотой разрезов соответствующих отложений, часто неудовлетворительной сохранностью остатков и другими причинами. В подобной ситуации оказывались и другие исследователи (Callomon, 1985 и др.).

Наличие многочисленных боковых ответвлений от основного филогенетического ствола можно рассматривать как повторяющиеся всплески в признаках на фоне общего развития семейства (см. рис. 20). В частности, для раннекелловейского времени были характерны *Chamoussetia* с высоко-треугольным сечением. В позднем келловее в очередной раз появляются раковины кадиконической формы с кругленно-трапиевидными оборотами - *Longaeviceras*, *Eboraticeras*, *Pavloviceras*. Для начала и середины оксфорда характерны *Vertumniceras* и *Vertebriceras* с округленно-пятиугольными и трапиевидно-округлыми оборотами.

Описанные и проиллюстрированные (см. рис. 20) изменения в морфологии раковины кардиоцератид демонстрируют смену тенденций во времени на противоположные. Кэломон (Callomon, 1985), описывая историю развития рассматриваемого семейства, также обращал внимание на подобные изменения тенденций в морфологии раковины как на "отсутствие прямолинейности" в эволюции кардиоцератид, но детально их не анализировал.

Из иллюстраций видно, что значения некоторых признаков повторяются с течением времени несколько раз. В результате этого, в частности древние *Arcticoceras* обнаруживают явное сходство по ряду признаков с оксфордскими *Cardioceras*, благодаря развитию тенденций к заострению внешнего края, направленной вперед резкой ребристости и др. Такое состояние признаков наблюдается и позже - у представителей рода *Chamoussetia*, поперечное сечение раковин которых удивительно напоминает таковое у *Cardioceras*. Это, видимо, и послужило причиной первоначального наименования соответствующих форм как *Cardioceras chamousseti* (Orb.).

Другим примером может служить "возврат" отдельных признаков некоторых оксфордских форм: налицо явная аналогия *Cardioceras russiense* Saz. и *Amoeboceras ilovaiki* Sok.

Интересные, но пока не опубликованные данные были получены автором и Т.И.Бишевым при рассмотрении эволюции поздне меловых представителей рода авеллан (брюхоногие моллюски) (рис. 21). Предполагает

[illegible]

Рис. 21. Предполагаемые филогенетические взаимоотношения позднемеловых гастропод-авеллан. Видно периодическое изменение высоты завитка. (Составил Т.И. Бишев)

ся, что их развитие шло в позднем мелу по двум параллельным путям, которые разошлись в конце раннемелового времени и в обоих из которых можно наблюдать сходные колеблющиеся тенденции: усиление с последующим ослаблением относительной высоты завитка, и, как следствие этого, несимметричности раковины (ее бочонковидности), а также вытянутости устья и ряда других коррелятивных с данными признаков. Примечательно отметить, что крайние значения параметров “колеблющихся” признаков в этих двух ветвях не совпадают, хотя “периоды” колеблющихся тенденций совпадают с таковыми для других групп (см. выше описание колеблющихся тенденций у окситом и устриц) и между собой. Например, во время перехода от среднемелового этапа к позднемеловому высота завитка у представителей одной из ветвей была минимальной, другой же - максимальной.

Глава 4. ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЯВЛЕНИЯ КОЛЕБЛЮЩИХСЯ ТЕНДЕНЦИЙ И ДИСКУССИЯ О ИХ МЕСТЕ В ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССАХ

В предыдущих главах мы уделили внимание сущности проблемы и материалу. Теперь мы можем рассмотреть характерные черты колеблющихся тенденций. Как уже было сказано во введении, речь будет идти о многократных периодических закономерных изменениях направлений эволюции признаков организмов во времени.

Сразу оговоримся, что не будем использовать слова типа “колебания”, “волны” и другие физические термины. Они имеют свое “жесткое” толкование, общепринятое специалистами-физиками. Кроме того, в связи с необычностью рассматриваемой закономерности, а также вследствие дискуссионности представлений о ее теоретической сущности, не стоит, на наш взгляд, сразу же “наклеивать ярлык” строгого физического гермина. Таким образом, и сам автор и другие исследователи будут более раскрепощены в своих мыслях по данной проблеме, что, как показывает практика, немаловажно для поиска решения. Именно по этим причинам автор в свое время (Иванов, 1994) и дал обнаруженной в развитии некоторых изученных им групп организмов закономерности “нейтральное” и, в то же время, как нам кажется, полностью определяющее смысл имя - “колеблющиеся тенденции”.

Характерным методическим моментом является то, что колеблющиеся тенденции устанавливаются наилучшим образом при изучении эволюции “мелких” организмов, например фораминифер. И даже среди изученных автором непосредственно на фоссильном материале представителей некоторых групп двустворчатых моллюсков первоначально колеблющиеся тенденции были прослежены для окситом - форм, раковины которых ред-

ко превышают в длину один сантиметр. Эта особенность вполне объяснима, наверное, следующим образом. Мелкие фоссилии часто возможно собрать послойно по разрезу и обычно в массовом количестве. Естественно, что это преимущество в представительности материала даст возможность более легко и детально изучить изменение параметров признаков и, следовательно, выявить все закономерности этих изменений у представителей группы, в том числе и колеблющиеся тенденции.

Одной из основных особенностей колеблющихся тенденций как закономерности, характеризующей эволюционный процесс - процесс изменения признаков организмов во времени, является синхронизация этих изменений с этапами развития всей изучаемой группы организмов, а также с этапами развития среды обитания.

Так например, при предварительном изучении автором (без рассмотрения тогда колеблющихся тенденций) представителей меловых окситом (Иванов, 1993 а,б) было указано на смену направлений изменения признаков и выделены среднемеловой и позднемеловой этапы морфогенеза. При дальнейшем изучении окситом и установлении в их развитии колеблющихся тенденций некоторых признаков, о чем было подробно рассказано в предыдущей главе, выяснилось, что этапы морфогенеза окситом соответствуют периодам изменения упомянутых выше признаков. Кроме того, эти этапы вполне сопоставляются с этапами развития других групп организмов, выделенными ранее другими исследователями (губок-гексактинеллид (Первушов, 1992), акуловых рыб (Гликман, 1980) и др.), с этапами развития меловой биоты в целом (Первушов, Иванов, 1995а,б; Первушов, Иванов, Попов, 1997), а также с основными этапами меловых трансгрессий, регрессий и других процессов, определивших общие черты развития мелового бассейна на юго-восточной окраине Европейской палеобиогеографической области.

Еще более наглядным примером “корреляции” этапов колеблющихся тенденций с этапами развития всей группы организмов могут служить результаты изучения эволюции устриц, которые подробно изложены в предыдущей главе. Здесь же мы отметим только, что указанные предыдущими исследователями этапы развития представителей основного филогенетического ствола отряда устричных для триасового, юрского и палеогенового времени, а также выявленные нами непосредственно на фоссильном материале для мелового времени, достаточно точно соотносятся с выявленными позднее автором (Иванов, 1994) временными интервалами между сменами направлений тенденций изменения анализируемых признаков. Подобная “коррелятивная зависимость” отмечается Н.К.Быковой (1959) для фораминифер-боливинид и другими авторами для представителей других групп организмов (см. предыдущую главу).

Еще одной из характерных особенностей колеблющихся тенденций является широкий диапазон их периодичности а, следовательно, их “ранговость” (т.е. проявление рассматриваемой закономерности у таксонов разного ранга). Анализ имеющегося в нашем распоряжении материала и литературных данных позволил заметить, что в развитии представителей каждой филогенетической ветви наблюдаются колеблющиеся тенденции, во-первых, “своих”, особых признаков, во-вторых, со “своей” обычно резко отличающейся по сравнению с другими периодичностью и, следовательно, “коррелирующиеся” со “своими” геохронологическими подразделениями.

Прекрасно это иллюстрируется на примере описанных выше колеблющихся тенденций в эволюции устричных. Суть этой особенности такова. Представим себе один из наиболее распространенных вариантов “классической” филогенетической схемы группы организмов - “центральный” ствол (или несколько таких стволов, что для нас сейчас в принципе не важно, как и сам вопрос о моно- или полифилетичности происхождения группы) и боковые ветви нескольких порядков. Оказывается, что “ранг” (в принятом выше смысле) наблюдаемых колеблющихся тенденций прямо зависит от “порядка” и значимости филогенетической ветви.

Первые представители отряда устричных появились, очевидно, в позднем триасе, в карнийское время (Stenzel, 1971), “последние” существуют и сегодня. За этот достаточно продолжительный промежуток времени у представителей центрального филогенетического ствола проявились колеблющиеся тенденции с весьма длительным “периодом”, суть которых состоит в периодическом изменении во времени степени разомкнутости локсоендного валика (Иванов, 1995) на левой створке. Можно проследить размыкание валика у устриц, обитавших в позднетриасовое-среднеюрское время, развитие и смыкание - в позднеюрское-раннемеловое, вновь размыкание - в ранне-позднемеловое и вновь развитие и смыкание - в палеогеновое время.

Развитие представителей основного ствола устричных в послепалеогеновое время нами специально не изучалось, но, исходя из анализа характеристик наблюдаемой для допалеогеновых устриц закономерности, дальнейшую эволюцию локсоендного валика вполне можно спрогнозировать. Этот прогноз пока вполне подтверждается литературными данными и выводами из начатого автором собственного изучения отдельных представителей послепалеогеновых устриц - представителей интересующей нас ветви. Можно сказать, что локсоендный валик левой створки современных представителей основного филогенетического ствола устричных развит слабо. Именно это и следовало ожидать, проанализировав описанные сменны направлений изменения выраженности валика.

Позднее нами была проанализирована с точки зрения колеблющихся тенденций также ветвь пикнодонтовых устриц *Pycnodonte simile* (Pusch. 1837) - *P. trauscheri* Traub, 1938 (см. главу 4). Это одна из “боковых” ветвей, ответвившаяся от основного ствола устричных в сантонское время. Представители этой ветви, по мнению автора, объединяются в отдельную таксономическую группу родового уровня (Иванов, 1995). Оказалось, что у представителей этой ветви прослеживаются “свои”, более “мелкие” колеблющиеся тенденции, характеризующиеся менее продолжительными временными интервалами между моментами смен тенденций изменения признаков. Колеблющимся тенденциям оказались подвержены признаки, характеризующие выраженность макушки левой створки - ее массивность, обособленность и спирогириность. Прослежено два “полных периода” этих колеблющихся тенденций: поздний сантон - ранний маастрихт и поздний маастрихт - палеоцен.

Отметим также другую особенность колеблющихся тенденций, обуславливающую одну из возможностей практического применения результатов их изучения. Она выявляется при анализе систематической приуроченности представителей рассматриваемых филогенетических ветвей. Можно наглядно проиллюстрировать это опять же на примере устричных. Рассмотрев систематический состав основного филогенетического ствола устричных, можно сделать вывод о том, что некоторые таксоны могут “укладываться” в соответствующие интервалы между сменами тенденций соответствующего ранга и, в связи с этим, могли бы в ряде случаев успешно использоваться в стратиграфических целях.

Но колеблющиеся тенденции с чисто практической точки зрения имеют и резко отрицательное значение, например для стратиграфических построений и, следовательно, требуют повышенного внимания к ним. Хорошим примером здесь могут служить результаты исследований автором (Иванов, 1993 а,б) позднемеловых окситом. Проявление описываемой закономерности у этих пектиноидных двустворчатых моллюсков обусловило порой очень сильное внешнее морфологическое сходство представителей тех видов, которые как бы “симметрично расположены” относительно смены тенденций.

Например (см. выше), в позднесантонское-раннекампанское время на территории Европы обитал весьма “популярный” среди стратиграфов вид *Oxytoma tenuicostata*, а в сеноманское время - также достаточно известный стратиграфам-меловикам вид *O. pectinata*. Вследствие развития колеблющихся тенденций, представители этих видов оказались морфологически очень сходными, что часто приводило к неправильным определениям остатков раковин этих двустворчатых моллюсков и, соответственно, к неправильной датировке возраста вмещающих отложений. Кроме того, при изучении автором морфологических изменений у представителей рода

оксидом до установления колеблющихся тенденций (Иванов, 1993б), отмечалось сильное внешнее сходство представителей видов позднесеноманского *Oxytoma multicostata* и раннекампанского *O. intermedia*, что также затрудняло определение систематической принадлежности остатков и, следовательно, датировку возраста. Проведенное позднее подробное изучение колеблющихся тенденций с помощью анализа признаков на массовом материале логически объяснило данное сходство.

Осмыслив эти примеры проявления морфологического сходства, мы должны сделать неизбежный вывод о том, что признаки, изменяющие свои параметры в соответствии с колеблющимися тенденциями, нежелательно использовать для систематических построений. Если выше мы отмечали, что колеблющиеся тенденции играют положительную роль для систематики организмов, то теперь мы видим и их явно отрицательное значение. Если же принять предположение о том, что закономерность колеблющихся тенденций может быть универсальной для всех признаков, то неизбежно возникает вопрос: какие же тогда признаки стоит использовать для построения системы группы организмов.

Решение вопроса кроется, по всей видимости, в возможности и необходимости анализа продолжительности временных интервалов между “соседними” сменами тенденций для как можно большего числа признаков. Ведь признаки, изменяющиеся с продолжительными интервалами, характеризуют, как правило, крупную таксономическую группу, но могут в то же время рассматриваться как направленно изменяющиеся для представителей более “мелких” групп в составе этой “крупной”. Иными словами, речь идет о своеобразной относительности оценки любого признака как “колеблющегося” или “неколеблющегося”.

В свою очередь, возможно и необходимо найти признаки, которые можно опять же с долей условности принять за направленно изменяющиеся для представителей крупной группы и которые, в то же время, являются “колеблющимися” (и, следовательно, неблагоприятными для использования при систематических построениях) для “еще более крупной” группы.

Прокомментируем эти соображения на примере отдельных представителей устричных. В результате проявления колеблющихся тенденций у представителей упомянутой выше ветви пикнодонтных устриц: *Pycnodonte simile* - *P. trauscheri*, у которых меняются обособленность, массивность и спирогириность макушки левой створки, некоторые формы морфологически также оказались весьма сходными. Вследствие этого, для выделения видов в составе этой группы родового уровня оказалось целесообразным использовать “колеблющиеся” признаки - степень заостренности, обособленности, массивности и спирогириности макушки левой створки.

Поэтому, для характеристики видов в составе этого рода нами были использованы другие, “неколеблющиеся” для данной ветви признаки. В частности, для позднесенонских видов использован признак степени разомкнутости и редуцированности локсоендного валика левой створки. Этот признак, как нами уже упоминалось выше, также “колеблется”, но для более крупной филогенетической ветви - для основного филогенетического ствола устричных. Использование же его для разделения видов стало возможным только благодаря значительной продолжительности временных интервалов между двумя “соседними” сменами тенденций. Это дало возможность нам условно принять его изменяющимся односторонне только для представителей изучаемых видов.

Выше мы охарактеризовали колеблющиеся тенденции с точки зрения филогении, систематики и стратиграфического значения, как обычно и поступают с явлениями биологической эволюции, и тем самым представили их для дальнейшего рассмотрения. Кроме того, из вышеизложенного можно создать представление о возможностях практического использования знаний о колеблющихся тенденциях и, следовательно, о необходимости дальнейших исследований затронутых вопросов.

Таким образом, мы постарались как можно полнее представить наблюдаемые факты периодического изменения признаков организмов во времени. Однако следует сказать, что все изложенные автором соображения, конечно, носят дискуссионный характер. Именно поэтому автор счел целесообразным посвятить часть этого раздела своей работы наиболее дискуссионным вопросам, которые вызывают изложенные факты.

Вопросы о колеблющихся тенденциях, по которым автору и присоединяющимся к его соображениям специалистам приходилось дискутировать с оппонентами стоит, наверное, подразделить на три группы. Это а) круг вопросов, определяющих сам факт существования закономерности колеблющихся тенденций; б) вопросы, которые в совокупности составляют проблему причин, вызывающих периодический характер изменения признаков и, наконец, в) вопросы, связанные собственно с механизмом закономерности колеблющихся тенденций и с границами ее распространения в эволюции организмов. Рассмотрим их подробнее.

Конечно, одной из проблем, носящих наиболее общий характер и прямо связанных с вопросами о существовании закономерности колеблющихся тенденций вообще, является проблема реальности филогенетических реконструкций. Действительно, если филогенетические реконструкции невозможно производить на палеонтологическом материале, то проблема существования закономерности колеблющихся тенденций, как впрочем и других закономерностей эволюционного процесса, становится чисто умозрительной и лишается своего фактического основания. Про-

блема эта общебиологическая и попыткам ее разрешения посвящена обширная литература.

Поскольку палеонтологический материал далеко не полон, то достаточно достоверными можно считать только части филогенетического древа, построенные на основе автохтонных рядов (Розанов, 1973; Красилов, 1976, 1977 и др.). Многие авторы подчеркивают, что филогенетические построения на палеонтологическом материале тем достовернее, чем выше ранг таксона, а на видовом уровне вообще проблематичны (Лазарев, 1990 и др.). Что же касается конкретно наших филогенетических реконструкций, то следует отметить, что они созданы преимущественно для надвидовых таксонов, а в случаях реконструкции филогении на видовом уровне в качестве основы используется материал по автохтонным рядам.

Таким образом, есть вероятность, что приведенные нами примеры проявления колеблющихся тенденций основаны на анализе филогенетических построений, реально отражающих историческое развитие изучаемых организмов. Хотя, конечно, проблема эта остается, носит общетеоретический характер и влияет в одинаковой степени как на понимание колеблющихся тенденций, так и на понимание других явлений биологической эволюции. Обратимся теперь к более конкретным вопросам.

Исследователи, задающие автору вопросы “из упомянутой выше первой группы”, стремятся, как правило, предложить наблюдаемым фактам интерпретацию не с позиций колеблющихся тенденций, а на основе уже известных закономерностей биологической эволюции.

Это возражение сводится к вопросу, который автору задают наиболее часто: является ли повтор сходных форм результатом обращений внутри единой линии развития, что подразумевает закономерность колеблющихся тенденций, или же это гетерохронные параллелизмы, что известно под названием “итеративная эволюция”. Вопрос вполне логичный и, более того, наблюдая на фоссильном материале описанные выше факты из эволюции некоторых групп двустворчатых моллюсков, автор сам когда-то, приступая к их изучению, пытался объяснить смены направлений тенденций развития действием итеративной эволюции.

Обычно при филогенетических построениях исходят из принципов необратимости признаков в эволюции и признании неполноты палеонтологической летописи, которая не позволяет выявить все переходные формы. С этих позиций приводимые нами данные по двустворчатым моллюскам можно было бы интерпретировать с точкизрения гетерохронных параллелизмов. Однако нетрудно видеть, что при этом мы попадаем в очень сильные противоречия другого рода. Для морских организмов, изученных на обширных полно собранных материалах мы сталкиваемся с необъяснимо большой неполнотой палеонтологической летописи. При этом филогенетические построения оказываются чрезвычайно сложными и проти-

воречат принципу экономии мышления. Наоборот, гораздо реальнее здесь выглядит признание возможности обращения в эволюции состояния отдельных признаков и их комплексов. Реальность подкрепляется и той стройной картиной периодичности обращения в определенные интервалы времени, которая при этом получается. Примером здесь может являться эволюция устричных, рассмотренная выше.

Также проблематичными являются вопросы о причинах возникновения колеблющихся тенденций. Периодичность является всеобщей закономерностью - все процессы в той или иной степени периодичны. Следует предположить, что основной причиной являются периодически изменяющиеся условия среды, в которой развивались изучаемые нами организмы и их сообщества. Вследствие неразрывной взаимосвязи организмов со средой их обитания, каждый такой "колеблющийся" фактор влияет на конкретные признаки или комплексы признаков, характеризующие рассматриваемые организмы, и, изменяясь, не может таким образом не вызывать периодических изменений параметров этих признаков. Однако не все признаки непосредственно связаны со средой, развитие многих из них определяется сложными внутренними процессами морфогенеза.

Одной из причин, наверное, должны являться морфогенетические ограничения, лимитирующие изменение направлений признаков организмов.

Весьма дискуссионными можно назвать вопросы, связанные непосредственно с морфогенетическим механизмом процессов периодического изменения тенденций развития признаков и с их значением для эволюционной теории. Наиболее удачно, наверное, основные варианты их возможного решения представил А.С.Северцов в отзыве на рукопись одной из работ автора. Он высказал по этому вопросу два предположения. Согласно одному, колеблющиеся тенденции могут быть результатом действия циклического отбора, то есть иметь генетическую природу. Если это действительно так, то появится первое свидетельство того, что циклический отбор может осуществляться с необычными для него очень низкими скоростями со всеми вытекающими из этих соображений последствиями.

Однако по его же мнению вполне может иметь место и другая гипотеза, предполагающая, что колеблющиеся тенденции имеют модификационную природу, то есть происходят не под действием отбора, а как онтогенетические реакции на изменение параметров абиотических условий среды обитания рассматриваемых организмов. Такой вариант не менее интересен, так как в случае его признания может пролиться свет, в частности, на соотношение генетических и "негенетических" процессов в биологической эволюции.

Возможно, что в основе механизма периодических изменений признаков лежит периодическое ускорение и замедление их развития в онтогенезе согласно представлениям А.Н.Северцова. Такую гипотезу можно

проверить путем детального изучения онтогенеза, что представляет собой отдельное специальное исследование и планируется автором в будущем на имеющихся у него материалах.

Наверное самым дискуссионным является вопрос о “границах пространства” закономерности колеблющихся тенденций и ее роли в биологической эволюции. Нами, во всяком случае на сегодняшний день, проанализировано лишь ограниченное число фактов проявления колеблющихся тенденций в эволюции отдельных групп организмов, наиболее показательные из которых описаны в настоящей работе. Более того, в литературе описано огромное число примеров однонаправленного изменения признаков без каких-либо видимых “колебаний” значений их параметров. Такие факты получаются часто при обработке материала современными методами и не вызывают сомнений. В связи с этим в настоящее время трудно ответить однозначно на вопрос о роли колеблющихся тенденций в эволюционном процессе.

Нам кажется нецелесообразным рассматривать колеблющиеся тенденции в качестве исключения из закона необратимости эволюции Долло, утверждающего невозможность точного повторения форм, но в принципе допускающего обратимость отдельных признаков. Колеблющиеся тенденции не только не противоречат закону Долло, но и подтверждают его: если различные периодически изменяющиеся признаки развиваются с разными периодами обращения (а именно это видно из рассмотренных нами выше примеров), то совпадение “наборов” значений только “периодических” признаков организма одновременно (что является условием повторения формы) с течением времени хотя бы два раза представляется практически невероятным.

С этим вопросом непосредственно связаны вопросы о том, какие признаки организма подвержены периодическим изменениям, каковы их особенности и какова их “доля” в комплексе признаков организма. Ответить на все эти вопросы пока не представляется возможным. Можно лишь предположить возможность широкого распространения обсуждаемой закономерности на все признаки всех организмов, а следовательно и на эволюционный процесс в целом. Естественно, возникает вопрос: как же с такой точки зрения объяснить многочисленные факты строго направленного изменения признаков. В этой ситуации возможно интерпретировать направленное изменение признаков как “начало” проявления колеблющихся тенденций, продолжение развития которых не состоялось из-за вымирания группы или просто еще не успело состояться к настоящему моменту времени. У данной точки зрения также имеется аргументация.

Действительно, именно в момент, когда развитие признака дошло до крайней степени, вероятность вымирания очень сильно возрастает. Об этом говорили и предыдущие исследователи (Быкова, 1959 и др.) и автор

при изучении отдельных групп организмов. Самая серьезная сложность утверждения или опровержения данного предположения заключается в невозможности его непосредственной проверки, так как от “несостоявшихся продолжений” колеблющихся тенденций не может, конечно, остаться какой-либо информации.

Со временем часть из обозначенных нами дискуссионных вопросов безусловно выйдет из разряда таковых, наверняка появится не меньше новых. Таким образом, дискуссия требует дальнейших детальных исследований закономерности колеблющихся тенденций и безусловно нуждается в продолжении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов А.О.* Новые юрские химеры России // Палеонт. журн. 1992. №3. С.57-62.
- Алексеев С.Н., Репин Ю.Р.* Проблемы зонального расчленения нижнего келловоя Русской платформы // Методические аспекты стратиграфических исследований в нефтегазовых бассейнах. Л., 1989. С. 122-134.
- Аманиязов К.* Кардиоцерасы из нижнего оксфорда Туаркыра // Изд-во АН Туркменской ССР. Сер. физ.-тех., хим. и геол. наук. 1960. № 2. С. 62-70.
- Аманиязов К.* Стратиграфия и аммониты верхнеюрских отложений Туаркыра. Ашхабад. 1962. 160 с.
- Быкова Н.К.* К вопросу о закономерностях филогенетического развития фораминифер в условиях периодически изменяющейся среды // Вопросы палеобиологии и био-стратиграфии: Тр. 2-й сессии Всесоюз. палеонт. об-ва. 1959. С. 63-75.
- Быкова Н.К.* О скачках в развитии фораминифер // Вопросы закономерностей и форм развития органического мира. М. 1964. С. 46-56.
- Герасимов П.А., Митта В.В.* и др. Ископаемые келловейского яруса Центральной России. М.: ВНИГНИ. 1996. 127 с.
- Гликман Л.С.* Эволюция меловых и кайнозойских ламноидных акул. М.: Наука. 1980. 248 с.
- Елкин Е.А.* Дехенеллиды (трилобиты) и стратиграфия нижнего и среднего девона юга Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. Новосибирск : Изд-во Новосиб. ун-та. 1966. 23 с.
- Елкин Е.А.* Эволюционные последовательности трилобитов и ярусное деление верхнего силура // Этюды по стратиграфии. М. : Наука, 1974. С. 162-168.
- Елкин Е.А.* Закономерности эволюции дехенелид и биохронология силура и девона. М. : Наука. 1983. 120 с.
- Иванов А.В.* Окситомы сантона и кампана Саратовского Поволжья // Вопросы стратиграфии палеозоя, мезозоя и кайнозоя. Саратов, 1993а. Вып. 7. С. 149-156.
- Иванов А.В.* Морфогенез позднемеловых окситом // Вопросы стратиграфии палеозоя, мезозоя и кайнозоя. Саратов, 1993б. Вып. 7. С. 157-164.
- Иванов А.В.* "Колеблущиеся тенденции"- универсальная закономерность развития организмов? // Динамика разнообразия органического мира во времени и пространстве: Тез. докл. 40-й сессии Палеонт. об-ва. СПб., 1994. С. 20-21.
- Иванов А.В.* Новые таксоны подотряда Exogyrina (Ostreoida, Bivalvia) // Палеонт. журн. 1995. № 3. С. 26-36.
- Иванов А.В.* Новое семейство двустворчатых моллюсков из верхнего мела Поволжья // Недра Поволжья и Прикаспия. 1995. Вып. 9. С. 32-38.
- Иванов А.В.* Каталог местонахождений marinaкулат. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. 1996. 106 с.

Ивановский А.Б. Повторная дивергенция у кораллов // Докл. АН СССР. 1970. Т. 192, № 4. С. 896-898.

Ивановский А.Б. Повторные (итеративные) явления ругоз // Геология и геофизика. 1971. № 8. С. 98-103.

Камышева-Елпатьевская В.Г., Николаева В.П., Троицкая Е.А. Стратиграфия и фауна юрских и меловых отложений Саратовского Поволжья. Л.: Гостоптехиздат, 1959. 522 с.

Камышева-Елпатьевская В.Г., Николаева В.П., Троицкая Е.А. К проблеме филогенетического изучения юрских аммонитов (сем. Cosmoceratidae и Cardioceratidae)// Вопросы палеобиологии и биостратиграфии: Сб. трудов II сессии ВПО. Л., 1959. С. 110-121.

Кипарисова Л.Д., Бычков Ю.М., Полуботко И.В. Позднетриасовые двустворчатые моллюски северо-востока СССР. Магадан, 1966. 312 с.

Красилов В.А. Этапность эволюции и ее причины // Журн. о-ва биологии. 1973. Т. 34, № 2. С. 227-240.

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

Крымгольц Г.Я. Методика определения мезозойских головоногих. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1960. 88 с.

Кузьмичева Е.И. Пути развития колонийности и морфогенез склерактиний // Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных.. М.: Изд-во Моск. ун-та. 1982. С. 26-44.

Лазарев С.С. Эволюция и система продуктид. М.: Наука, 1990. 173с.

Личков Б.Л. К основам современной теории Земли. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. 119 с.

Меледина С.В. Аммониты и зональная стратиграфия келловее Сибири. М.: Наука. 1977. 290 с.

Меледина С.В. Аммониты и зональная стратиграфия келловее суббореальных районов СССР. М.: Наука, 1987. 182 с.

Месежников М.С. и др. Средний и верхний оксфорд Русской платформы. Л.: Наука, 1989. 183 с.

Михайлова И.А. Соотношение онтогенеза и филогенеза на примере меловых аммоноидей // Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. М.: Изд-во Моск. ун-та. 1982. С. 125-148.

Михайлова И.А. Система и филогения высших таксонов меловых аммоноидей // Палеонт. журн. № 2. 1982. С. 15-32.

Наливкин Д.В. Этапы развития органического мира: проблемы этапности развития органического мира. // Тр. 18-й сессии Всесоюз. палеонт. об-ва. Л.: Наука, 1978. С. 11-16.

Парамонова Н.П. Верхнемеловые окситомы Русской платформы // Вопросы геологии Юж. Урала и Поволжья. 1966. Вып. 3, ч. 2. С. 251-273.

Первушов Е.М. Позднемеловые губки семейства вентрикулитид Поволжья // Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. 1991. 26 с.

Первушов Е.М. "Объективные" таксоны в системе гексактинеллид (Porifera)// Проблемы систематики и эволюции органического мира: Тез. докл. 43-й сессии Палеонт. об-ва. СПб., 1997. С. 54-56.

Первушов Е.М., Иванов А.В. Позднемеловая биота юго-востока Среднерусской провинции. Появление, расселение, своеобразие // Палеобиогеография, центры происхождения и миграция организмов: Тез. докл. 41-й сессии Палеонт. об-ва. СПб., 1995. С. 49-50.

Первушов Е.М., Иванов А.В. Средне- и поздне меловая биота эпиконтинентальных бассейнов юго-востока Европейской палеобиогеографической области (биологическая сущность эвстазии) // Тез. докл. междуна. симп. "Эволюция экосистем". М. 1995. С. 92-93.

Первушов Е.М., Иванов А.В., Попов Е.В. Средне- и поздне меловая биота юго-востока Европейской палеобиогеографической области // Палеонт. журн. 1997. № 3. С. 3-9.

Попов Е.В. Использование онтогенетических рядов при изучении зубных пластин мел-палеогеновых химеровых рыб // Палеонтология на рубеже столетий (к 80-летию Палеонт. об-ва): Тез. докл. XLII сессии Палеонт. об-ва РАН (29 января - 2 февраля 1996 г.). СПб., 1996. С.69-70.

Попов Е.В., Иванов А.В. Предварительные результаты изучения стратиграфии и фауны альб-сеноманских отложений Стойленского и Лебединского карьеров, Белгородская область // Геологич. науки-96: Сб. матер. науч. конф. Саратов, 1996. С. 58-59.

Попов Е.В., Иванов А.В. "Колеблющиеся тенденции" в морфогенезе мел-палеогеновых ихтиодусов (*Chimaeroidei*, *Edaphodontidae*) // Сб. матер. конф. "Геол. науки-96". Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1996. С. 53-57.

Реймерс Н.Ф. Популярный биологический словарь. М.: Наука, 1991. 544 с.

Репин Ю.С., Рашван Н.Х. Келловейские аммониты Саратовского Поволжья и Мангышлака. СПб.: Мир и семья, 1996. 256 с.

Розанов А.Ю. Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М.: Наука, 1973. 164 с.

Руженцев В.Е. Опыт естественной систематики некоторых верхнепалеозойских аммонитов // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР. 1940. Т. 11, № 3. С. 135.

Сазонов Н.Т. Юрские отложения Центральных областей Русской платформы. Л.: Гостоптехиздат, 1957. 154 с.

Северцов А.С. Введение в теорию эволюции. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981. 318 с.

Сельцер В.Б., Иванов А.В. Периодическое изменение некоторых признаков в эволюции аммонитов-кардицератид. // Вопросы стратиграфии и палеонтологии. Новая серия. 1997. Вып. 1. С. 26-34.

Синцов И.Ф. О юрских и меловых окаменелостях Саратовской губернии // Матер. геол. России. 1872. Т. 4. С. 1-128.

Соколов Б.С. Этапность развития органического мира и биостратиграфические границы // Тр. 18-й сессии Палеонт. об-ва. Л.: Наука, 1978. С. 5-11.

Степанов Д.Л. Диморфизм и неотения у палеозойских брахиопод // Ежегодник Всесоюз. Палеонт. об-ва. 1957. Т. 16. С. 3-10.

Троицкая Е.А. Верхнеюрские аммониты Саратовского правобережья р.Волги и их стратиграфическое значение: Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. Саратов, 1954. 16с.

Чельцова Н.А. Значение микроструктуры раковин меловых устриц для их систематики. М.: Наука, 1969. 87 с.

Чихачев В.К. Аммониты келловейских отложений Северного Кавказа // Тр. Всесоюз. геол.-разв. объедин. НКТП СССР. М.: 1933. Вып. 104. 41 с.

Шиншикин М.А. Необратимость эволюции и факторы морфогенеза // Палеонт. журн. 1968. № 3. С.

Calloman J.H. The evolution of the Jurassic ammonite famili Cardioceratidae // Spec. Pap. Paleontology. 1985. № 33. P. 49-90.

Calloman J.H., Wright J.K. Cardioceratid and Kosmoceratid ammonites from the Callovian of Yorkshire // Paleontology. 1989. Vol. 32. P. 799-836.

Compagno L.J.V. Order Chimaeriformis // Smith M., Heemstra P.C. Smith's Sea Fishes. Berlin: Springer-Verlag, 1986. P.144-147.

Hallam A. Morphology, palaeoecology and evolution of the genus *Gryphaea* in the British Lias // Philos. Trans. Roy. Soc. L. 1968. Bd. 254, № 792. P. 91-128.

Hallam A. Jurassic bivalve biogeography // Paleobiology. 1977. Vol. 3. P. 58-73.

Hallam A. Now rare is phyletic gradualism. Evidence from Jurassic bivalves // Paleobiology. 1978. Vol. 4. P. 16-25.

Orvig T. Histologic studies of ostracoderms, placoderms and fossil elasmobranchs. 5. Ptyctodontid tooth plates and their bearing on placoderm: the condition of chimaeroids // Zoologica Scripta. 1985. Vol. 14. P.55-79.

Pervushov E.M., Ivanov A.V. Condensed and concentrated formations: some aspects of biostratigraphy and paleostructure analysis of the Middle and Late Cretaceous deposits // 30-th Intern. Geol. Congr., Abstracts. Beijing, 1996. P. 310.

Rey J., Fontaine P., Jimenez M.C. Relations entre changements des paléomilieux et fluctuations de caractères évolutifs chez des foraminifères benthiques éocènes // Bull. Cent. rech - explor - prod. elf. Aquitaine, 1986. Vol. 10, № 2. P. 369-382.

Stenzel H.B. Bivalvia. Oysters // Treatise on Invertebrate Paleontology. Mollusca. 1971. Vol. 6, № 3. P. 953-1224.

Westermann G. Phylogenie der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger // N.Jahr. Geol. und Pal. 1956. Bd. 103. H. 1-2.

ABSTRACT

The book considers the phenomenon of multiple periodic feature reversibility in organism evolution, referred to by the author as the regularity of varying tendencies and compared to harmonic (continuous) oscillations known in physics. The existence of this regularity was not admitted previously because feature recurrence in the process of evolution is still believed to contradict Dollo's law of evolution irreversibility; such recurrences are usually interpreted as heterochronous parallelisms or iterative evolution. The author supposes, however, there are a number of revealing examples to support multiple periodic reversibility in evolution of features and their complexes. This phenomenon was first mentioned in N.K. Bykova's paper (1959). The author has arrived at the same conclusion independently, while studying completely different organism groups. It was but later on that he got acquainted with the work mentioned before. The author presents the most exemplary cases of the phenomenon from other researchers' publications, describing the examples without giving any special concern. These are multiple reversals of some glabella features in trilobites (Yolkin, 1983), repeated shell uncoiling in heteromorphic ammonites (Mikhailova, 1982), repeated septa condensations in corals (Kuzmicheva, 1982), etc. A number of examples were obtained from personal research by the author within the south-east part of European Russia on the basis of layer-by-layer material collection from the Cretaceous and Paleogene deposits (the gaps in the section were compensated by mass collection of fossils redeposited in the phosphorite horizons overlying the gaps). The materials were complemented by published data on other regions and other intervals of the section.

Periodic changes of some shell features, especially of the left valves, were revealed in the *Oxytoma* (Bivalvia, Pectinoida) genus, characterized by small taxonomic diversity. During the Berriasian-Aptian (*O. cornueliana* (?) - *O. cornueliana*) the tendencies may be traced to "spacing" of radial ridges and their disappearance from the apical part of the left valve, to the shells acquiring more equilateral outlines, to larger size and blunting of the posterior wing of the left valve. During the Albian-Coniacian (*O. "cornueliana"* - *O. pectinata* - *O. multicostata* - *O. densocostata*), "reverse" tendencies are observed in the development of the oxytome features: radial ridges in the apical part of the left valve appear and increase in number, the posterior wing of the left valve reduces and tapers, asymmetry develops in the shell outlines. Later on, during the Santonian-Maastrichtian (*O. tenuicostata* - *O. intermedia* -

O. psilomonica - *O. danica*), the shells acquire more equilateral outlines once again, the posterior wing of the left valve becomes larger and blunt, the number of radial ridges reduces, they disappear first from the apical part and then - from the whole of the left valve upper half. In the Late Maastrichtian, the last representatives of the *Oxytoma* genus (*O. danica*) become gradually extinct.

The study of the *Ostreoida* from published data and personal materials from the Cretaceous deposits in the south-east of the Russian Plate, has led the author to a version of phylogenetic scheme of this order, that differs from the previous ones. As the result, varying tendencies with very long periods were revealed in the central stem of the *ostreoids*. Separation and incomplete reduction of the inner ridges is traced in oysters of the Late Triassic - Middle Jurassic; the ridge develops again and closes in the Late Jurassic - Early Cretaceous, then closing and incomplete reduction are observed in the Early - Late Cretaceous and finally, development and closing - in the Paleogene. We didn't study the development of the Post-Paleogene representatives of the stem on purpose, but the data published, allow to infer similar periodic changes in the inner ridges going on in the Post-Paleogene time as well.

Phylogenetic interrelations were examined among the species of the *Kosmospirella* genus, that has branched off the principal *ostreoidal* stem in the Cretaceous. In this branch, periodic changes of smaller ranks were recorded, than in the principal stem; these are manifested by increasing and then reduced massiveness, isolation and spirogyral character of the left valve apex. The "complete periods" of such changes are traced, associated, respectively, to the Late Santonian - Early Maastrichtian (*Kosmospirella simile* - *K. proboscideum* - *K. clavatum* - *K. clavatum* (?)) and Late Maastrichtian - Paleocene (*K. trauscheri*).

Periodic reversals of features in other groups were studied by some researchers who used to work with the author; their results are also presented in this paper. Among the most exemplary ones, is the periodic parameter change of the coil cross-section in Jurassic *cardioceratic* ammonites (*Cranocephalites* - *Arctocephalites* - *Arcticoceras* - *Cadoceras* - *Rondiceras* - *Quenstedtoceras* - *Cardioceras* - *Amoeboceras*), involving several "complete periods".

The data considered, make it possible to discuss some peculiarities of the regularity of varying tendencies. 1. Periodical feature changes are best traced in small forms; this may result from better preservation and larger quantitative representability. 2. The alteration process of organism features in time, is synchronized with the stages in the environment development, and, consequently, with the stratigraphic subdivisions. 3. Varying tendencies are characterized by a wide range of periodicity and, therefore, by "rank character" (i.e. manifestation of the regularity in taxa of various ranks). 4. Some taxa may be fitted into corresponding intervals between the

changing tendencies of corresponding ranks; in this case, the features involved in the process are of systematic importance. At the same time, varying tendencies and heterochronous parallelisms hamper diagnostics of specific forms, which makes biostratigraphic interpretations difficult. These difficulties may be overcome only through studying the periodicity of the reversible changes in specific features.

The regularity of varying tendencies in feature development may be based upon periodicity of changes in the physical-geographic environment. This phenomenon is stimulated by restricted morphologic changes possible in the development of specific features.

A question inevitably arises concerning the morphogeneric mechanisms involved in the processes of periodical feature changes. A.S. Severtsov provided the most satisfactory principal variants of the answers possible in his review of one of the author's papers. He has presented two assumptions. According to the first one, the varying tendencies may result from cyclic selection, i.e. be of genetic nature. If this is true, this will be the first evidence of cyclic selection proceeding at uncharacteristically low speed with all the consequences ensuing these conjectures.

Another hypothesis, however, may also be rightful. This assumes the varying tendencies to be of modificational nature, i.e. to originate not from selection, but as ontogenetic reactions to changing parameters of abiotic conditions in habitats of the organisms considered. Such variant is equally interesting, since in case of its recognition, it may, in particular, elucidate the relationships among the genetic and "non-genetic" processes in biologic evolution.

Still another assumption may be made. It is quite possible that periodicity of feature development is based on periodical acceleration and slowing down of their development. This hypothesis may be tested through a detailed study of ontogenesis which will constitute a separate research and is to be carried out by the author in future.

The most debatable issue concerns the "distribution limits" for the regularity of varying tendencies and its role in biologic evolution. Up to the present, we have analysed only limited number of manifestations of varying tendencies in evolution of individual organism groups; the most exemplary ones are described in the present paper. Furthermore, numerous examples are provided in literature of unidirectional feature changes without any visible "variations" in their parameter values. Such facts are often obtained during material processing by modern methods and are beyond any doubt. In this connection, it is at present difficult to give a clear answer to the question on the role of varying tendencies in evolution process.

We consider it inexpedient to regard the varying tendencies as the exception to Dollo's law of evolution irreversibility, declaring impossibility of

exact repetition of forms within a single lineage, but assuming, in principle, reversibility of individual features. Varying tendencies make an independent evolution regularity, which not only doesn't contradict Dollo's law, but confirms it: if various "periodic" features develop over various reversal periods (and this is exactly what follows from the examples above), then even two coincidences of the "sets" of values only for the "periodic" organism features (which is the condition of the form recurrence) in the course of time, seem practically impossible.

This question is directly associated with the following problems: what features of organisms are subject to periodic changes, what are their peculiarities and the "shares" in the "sets" of organism characteristics. All these questions seem unanswered at present. We can only assume the possibility of the regularity concerned being extended to include all the features of all the organisms and, thus, the evolution process on the whole.

A question arises quite naturally: what is the way to interpret numerous cases of strictly directional changes of features from this point of view. In such situation, the directed feature changes may be interpreted as "the beginning" of manifestation of varying tendencies, that was not further developed due to the group extinction, or hasn't been accomplished by the present, yet. This point of view has certain argumentation of its own. The possibility of extinction does increase dramatically just at the moment of "extreme" development of a feature. This was mentioned by earlier researchers (Bykova, 1959, and others) and by the author while studying individual groups of organisms. The most important difficulty in confirming or disproving this assumption consists in impossibility to test it indirectly, since no information can be left behind the "failed continuations" of the varying tendencies.

All these problems require further study of the regularity concerned in this paper.

Научное издание

Иванов Алексей Викторович

**ПЕРИОДИЧЕСКОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ПРИЗНАКОВ
В ЭВОЛЮЦИИ НЕКОТОРЫХ ГРУПП ОРГАНИЗМОВ**

Под редакцией доктора геолого-минералогических наук,
профессора *В.Г. Очева*

Ответственный за выпуск **Е. В. Попов**
Технический редактор **Л. В. Агальцова**

Изд. лиц. ЛР № 020305 от 19.02.97. Подписано в печать 15.01.98.
Формат 60 84 1/16. Бумага типогр. №1. Печать офсетная. Гарнитура Таймс
Усл.печ.л. 4,42 (4,75) Уч.-изд. л. 4,3 Тираж 250. Заказ **281**

Издательство Саратовского госуниверситета.
410601, Саратов, ул. Университетская, 42.
Типография ЦНТИ.
410600, Саратов, ул. Советская, 60.