

Проблема филогенеза в палеонтологии¹

А.А. Борисяк

Введение

Из трех методов филогенетического исследования – эмбриологического, сравнительно-анатомического и палеонтологического – последний обладает бесспорно наибольшей силой доказательства.

И.И. Шмальгаузен

«Первая задача, которая встала перед сторонниками эволюционизма, состояла в восстановлении истории животного и растительного мира <...> без знания филогенеза невозможно было разрабатывать его (Дарвина) теорию далее» (Северцов, 1939, с. 72)².

Как известно, пути восстановления истории органического мира на основе дарвиновского учения впервые были разработаны Геккелем. Ему мы обязаны плодотворным принципом тройного параллелизма данных эмбриологии, сравнительной анатомии и палеонтологии (истинное содержание этого принципа, впрочем, было установлено гораздо позднее). Геккелем четко сформулирована и роль каждой из трех названных дисциплин в этой их общей работе. И хотя представления Геккеля претерпели коренную перестройку, эта его формулировка остается в силе и сейчас и заслуживает внимания, в особенности потому, что и вся основная терминология в этой области принадлежит Геккелю: новейшие наслоения здесь не всегда служат успеху дела.

«Под историей развития, – пишет Геккель, – обычно понимают только часть этой науки, именно историю органических индивидуумов, или особей, которую обыкновенно называют эмбриологией, – правильное и шире ее нужно называть онтогенезом. Кроме нее, однако, имеется другая история развития органических видов, классов и типов (Phylen), которая стоит в очень важных отношениях к первой. Материал для нее

доставляет наука об ископаемых, или палеонтология. <...> Эта палеонтологическая история развития организмов» может быть названа «историей типов (Stammesgeschichte), или филогенией»³. Наконец, третью ветвь истории можно назвать «систематическим, или видовым, развитием (systematische oder spezifische Entwicklung) – это эволюционный ряд форм, который представляет предмет сравнительной анатомии» (Haeckel, 1874)⁴.

«Мы понимаем под этим цепь разнообразных, но вместе с тем родственных и взаимно связанных форм, которые в какой-либо период истории Земли, например в настоящее время, живут одновременно» (Haeckel, 1874, S. 9–10, 277 и др.). Сравнительная анатомия рассматривает конечный результат палеонтологического развития (Haeckel, 1906, S. 309)⁵, и так как развитие дивергирующих ветвей идет с различной скоростью (Haeckel, 1906, S. 388) сосуществующие формы могут рассматриваться как соподчиненные (Haeckel, 1906, S. 310).

«Систематический ряд развития», который строит сравнительная анатомия, «параллелен палеонтологическому ряду, потому что он рассматривает анатомический результат последнего и параллелен индивидуальному ряду развития, потому что этот последний, в свою очередь, параллелен палеонтологическому» (Haeckel, 1874, S. 278).

Геккелем начинается блестящий период филогенетического направления в биологии, выживший рядом классических исследований над

¹ Печатается по изданию: Борисяк А.А. Избранные труды. К столетию со дня рождения. – М.: Наука, 1973. – С. 100–118 (Ред.).

² Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.: Изд-во АН СССР, 1939.

³ φῶλον – род, поколение, племя.

⁴ Haeckel E. Die Schöpfungsgeschichte. 1874.

⁵ Haeckel E. Principien der generellen Morphologie der Organismen. 1906.

современным и ископаемым материалом. Однако уже в конце XIX века он сменяется упадком, вызванным своего рода разочарованием в его успехе⁶. Искание новых методов, которые должны были вывести биологию из получившегося тупика, привело к созданию ряда дисциплин – механики развития, генетики, палеобиологии, – которые вначале, переоценивая значение своих специальных задач, готовы были игнорировать вопросы эволюции. В последние годы, однако, в биологии снова намечается определенный поворот к эволюционным темам, причем решающую роль, несомненно, сыграла школа советских морфологов (эволюционная морфология А.Н. Северцова).

Биология, таким образом, возвращается к старым задачам, но приходит к ним с новыми силами. Разрешение проблемы филогенеза по-прежнему лежит на трех дисциплинах, намеченных Геккелем; но наряду с ними по отдельным вопросам принимают участие и другие биологические науки, как названные выше, так и прочие, и среди них физиология, долгое время стоявшая в стороне от эволюционного учения или даже занимавшая враждебную ему позицию по примеру прочих экспериментальных наук.

С другой стороны, и к самим филогенетическим построениям мы научаемся подходить по-иному, в пределах реальных возможностей данного материала, максимально избегая гипотетических дополнений.

Постараемся в самых кратких словах охарактеризовать взаимные отношения разрабатывающих историю органического мира дисциплин, как они нам представляются в настоящее время.

Что касается сравнительной анатомии, то мы ограничимся приведением следующих слов А.Н. Северцова, весьма четко формулирующих ее задачи в области филогенетики: «Сравнительно-анатомическое исследование заключается в том, что обычно стараются найти ряд переходных форм между гомологичными органами современных животных» (Северцов, 1939, с. 104). Устанавливаемые таким путем ряды животных «имеют значение только для одной какой-нибудь системы органов» (Северцов, 1939, с. 105). Если взять другие органы, то получились бы другие ряды. Таким образом, «сравнительный анатом <...> вполне сознает, что он имеет здесь дело не с

настоящим филогенетическим рядом, то есть не с рядом предков – потомков, но лишь с рядом родственных форм, иллюстрирующих путь и направление эволюции данных органов (Северцов, 1939; с. 105). Северцов называет такие ряды «сравнительно-анатомическими».

Как мы видели, Геккель отличал их от филогенетических названий систематических рядов. У палеонтологов более принято называть их морфологическими рядами.

Морфологические ряды имеют, в отличие от филогенетических, упрощенный, линейный характер⁷, весьма далекий от сложной ветвистости действительных филогенетических построений.

Сказанным не умаляется значение сравнительно-анатомических исследований для познания эволюционных процессов и филогенетических отношений, в частности. История органического мира есть история приспособлений организмов к меняющейся среде, и эволюция органического мира есть образование новых форм, чем далее, тем все более прогрессирующих по пути приспособления к среде. Процесс приспособления есть процесс изменения органов – тех, которые непосредственно соприкасаются с данной изменяющейся средой, а через них коррелятивно и других органов, в конце концов всей структуры организма. Вот почему для понимания эволюционной истории весьма важное значение имеет изучение процессов изменений отдельных органов или систем органов и закономерностей этих процессов, которое составляет предмет сравнительной анатомии.

Отсюда огромно значение для освещения эволюции животного мира филигранной работы А.Н. Северцова с его школой, с исключительной точностью и четкостью установившего основные направления указанных процессов и принципы, объединяемые им под общим названием морфобиологической теории.

В то же время, в связи с ограниченностью своего предмета, сравнительная анатомия не может указать общих путей и дать общие закономерности эволюции органического мира.

Онтогенез современных животных, при наличии рекапитуляции, может представить самые точные данные для восстановления (или последовательных изменений их) фактических предков изучаемого организма. Однако такая линия есть индивидуальная линия предков данной формы; она не дает представления даже о той

⁶ Такую смену «настроений» можно уловить и в работах отдельных ученых; сам Геккель в позднейших сочинениях о том же говорит гораздо сдержаннее.

⁷ Отсюда линейный характер большинства «лестниц сущест» додарвиновского времени.

ветви, которой принадлежит эта форма, она намечает лишь одну линию в ней, притом не обязательно основную (стержневую) линию. Восстанавливая те формы, которые являются прямыми предками данной, онтогенезы современных форм не могут восстановить всю сложную ветвистость филогенетического дерева уже по одному тому, что входящие в его состав формы обычно в огромном большинстве являются вымершими. Однако в тех случаях, когда на скелете ископаемого животного сохраняются все стадии его развития, как это мы имеем у аммонитов, кораллов и некоторых других, применение онтогенетического метода дает возможность чрезвычайно точно, по одному или нескольким признакам, установить генетические отношения известных форм.

Основное же значение онтогенезов современных животных для филогении состоит в том, что они указывают, «как и когда» (на какой стадии онтогенеза) возникают изменения в органах животного, играющие затем ту или иную, и в том числе приспособительную роль в истории взрослого животного. С другой стороны, более ранние стадии онтогенеза (закон Бэра) нередко позволяют выявить взаимоотношения больших групп и являются в этом отношении необходимым дополнением к палеонтологическим данным.

Переходим к рассмотрению возможностей палеонтологии. Объекты ее расположены во времени (находятся в последовательных пластах земной коры) и являются подлинными историческими документами; но они представляют не цельные организмы, а в подавляющем большинстве случаев лишь твердые их образования, скелеты, притом сохранившиеся от очень незначительной части некогда живших организмов: характеристика неизбежной «неполноты геологической летописи», данная Дарвином, сохраняет свое значение в полной мере и сейчас, лишь увеличивается количество известных форм из числа сохранившихся в пластах земной коры.

Таким образом, по характеру материала только палеонтология может по существу претендовать на построение действительной (фактической) картины эволюции органического мира. Но по состоянию, в котором этот материал находится, она никогда не будет иметь возможности осуществить эту задачу полностью; да и то, что она восстанавливает, она делает, опираясь на данные, почерпнутые из изучения современного органического мира.

Тем не менее за палеонтологией остается ведущая роль в общей работе трех дисциплин над созданием истории органического мира, и только от нее мы можем ожидать установления общих закономерностей эволюционного процесса.

Сказанное отвечает и первоначальному установкам Геккеля. Как мы видели, Геккель филогению строил на палеонтологическом материале; филогенетическое и палеонтологическое развитие для него были синонимами (Haeckel, 1874, S. 10; 1906, S. 346, 387, 388 и др.), и он противопоставлял филогенетические ряды онтогенетическим и систематическим. Он говорил, что только «палеонтология прослеживает весь процесс развития во всех ветвях и веточках разветвленного дивергентного движения (*Divergenzbewegung*) от корня до последней вершины» (Haeckel, 1906, S. 308–310).

Не останавливаясь на данных генетики, освещающих вопросы наследственности, и сравнительной физиологии, восстанавливающей возникновение и развитие функций, мы должны заключить из рассмотрения материалов трех основных дисциплин, что ни одна из них не представляет полноценного источника для построения фактической картины эволюции организмов. Тем не менее работа над историей органического мира общими силами всех биологических дисциплин остается очередной актуальной задачей биологии. «Филогенез животных должен быть исследован со всей возможной точностью и подробностью всеми способами, имеющимися в нашем распоряжении; иначе всякая теория эволюции будет представлять собою абстрактную схему, лишенную конкретного содержания» (Северцов, 1939, с. 79).

В этой общей работе чем далее, тем более сравнительно-анатомическое исследование объединяется с эмбриологическим (Шмальгаузен, 1938, с. 9⁸; Северцов, 1939, с. 106).

С своей стороны и палеонтолог стремится всюду, где это позволяет материал, при изучении филогенезов использовать и онтогенетический метод. Мы имеем, таким образом, две параллельные серии исследований, постепенно сближающиеся, но пока разделенные спецификой материала – современного и ископаемого.

⁸ Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии. 3-е изд. 1938.

I

Палеонтология есть филогения, и основной ее задачей в настоящее время является построение филогенезов; а так как ее материал представляет фактические исторические документы, то следует говорить о конкретных филогенезах (в противоположность теоретическим филогенетическим построениям других дисциплин).

Такое определение современной задачи палеонтологии разделяется далеко не всеми палеонтологами: слишком жива еще реакция, вызванная полвека назад неудачами филогенетических построений; ныне, впрочем, она нередко скрывается под иными личинами – чаще всего мы встречаем ссылки на многообразие задач и интересов палеонтологии. Однако для всякого времени имеется свой основной вопрос, который становится в центре остальных вопросов и освещает или осмысливает их все. Таким именно для данного момента является вопрос филогенезов, который неизбежно принимает все упомянутые многообразные задачи палеонтологии и решает их более глубоко и целеустремленно, чем если бы рассматривать каждую из них отдельно. Помимо принципиальных противников нашего определения задач палеонтологии, надо иметь в виду также тех – имя им легион, – кто описывает окаменелости со стратиграфическими целями и кто в огромном большинстве случаев просто не ставит перед собою биологических тем.

После сказанного неудивительно, что в подавляющем большинстве палеонтологических работ нет и намека на выяснение генетических отношений отдельных форм. Употребляя выражение В.О. Ковалевского, сказанное им по поводу современной ему литературы по ископаемым млекопитающим, описательная палеонтологическая литература и по сей час представляет «почти негодный для употребления материал», состоящий из «латинских названий, за которыми нет никакого биологического содержания».

Для разработки филогенезов надо, по примеру Ковалевского, «идти к источникам», то есть заново перерабатывать фактический материал. Таково первое положение, которому мы должны следовать в нашей работе.

Палеонтология обладает фактическими историческими документами, но недостатки ее материала делают и ее филогенезы в значительной мере гипотетическими. Такой их характер усугубляется недочетами обработки, которые и были

главнейшей причиной неудач. Наша задача свести до минимума гипотетический элемент филогенетических построений на ископаемом материале.

В своей известной схеме Дарвин графически изобразил развитие различных групп организмов путем расхождения признаков – в виде расходящихся линий, образующих ветвистые деревца. Эта же схема должна была изображать взаимоотношения вымерших животных, как они встречаются в пластах земной коры⁹. С тех пор¹⁰ с понятием о филогенезе обычно связывается представление о филогенетическом «древе».

Такого рода построение, действительно должно явиться конечным результатом нашей работы. Но, чтобы оно отвечало поставленным выше требованиям, надо начать его строить с переработки отдельных его элементов – отдельных форм, из которых (как из отдельных точек) слагаются его ветви и от взаимного (генетического) положения которых зависит очертание этих ветвей¹¹.

Отсюда вытекает наше второе руководящее положение: переработка палеонтологических остатков должна преследовать цель возможно точно выявить генетические отношения каждой изучаемой формы.

Эта большая и сложная работа выявления конкретных филогенетических отношений каждой отдельной формы к близким ей составляет основную нашу задачу сегодняшнего дня. Кратко мы называем эту работу изучением конкретных филогенезов отдельных форм и групп.

⁹ До Дарвина ветвистое древо строил и Ламарк, но на принципиально совершенно иной основе.

¹⁰ Первое филогенетическое древо в дарвиновском смысле, притом для всего животного мира, было построено, как известно, Геккелем. Оно было представлено в виде мощного кряжистого ствола, несущего бесчисленные тонкие ветки. Теперь, когда палеонтология начала заполнять фактическим историческим материалом схему Дарвина, оказалось, что «ствол» всякого фактического филогенетического древа представляет не мощный кряж, а, наоборот, самую «слабую» часть построения, тогда как позднейшие ветви являются самыми мощными ее частями и по количеству представителей, и по их размерам.

¹¹ Уже приходилось указывать, как при такой переработке обычно очень мало остается от построенных ранее «древ».

Переходим к путям изучения филогенезов. Обычно говорят об особом «палеонтологическом методе» изучения ископаемых остатков. Но вымершие животные были такими же животными, как и современные нам, и изучение их требует таких же методов, как и изучение современных. Изучение морфологии ископаемых остатков, то есть в подавляющем большинстве случаев скелетных образований, не отличается от изучения морфологии скелетов современных животных. Различие палеонтологического изучения от сравнительно-анатомического, таким образом, заключается не в методе, а в материале.

Специфика палеонтологического материала по сравнению с современным проявляется в следующих двух отношениях.

Первая, сильная сторона палеонтологического материала – его распределение во времени: в то время как морфолог на современном материале строит морфологические ряды и гипотетическую историю органического мира¹², палеонтолог имеет возможность строить филогенетические ряды и фактическую историю организмов.

Вторая, слабая сторона палеонтологического материала состоит в неполноте остатков: морфолог, изучая скелет, имеет в своем распоряжении цельный организм для понимания строения скелета, тогда как палеонтолог имеет только скелет, а иногда даже лишь разрозненные части скелета. Тем не менее и скелет нередко может многое рассказать о строении животного. Поэтому первой задачей палеонтолога должно быть выявление всех возможностей изучаемого материала: приписываемая палеонтологическим остаткам неполноценность часто в значительной мере является результатом недостаточного знания того, что могут они дать для характеристики строения животных, которым они принадлежали.

Ясно – и в этом состоит наше третье положение, – что ископаемые остатки только тогда представят сколько-нибудь ценный материал для восстановления филогенетических отношений, когда они будут рассматриваться как принадлежащие живому организму, строение которого отвечает образу жизни животного в определенной среде.

Выявление всех возможностей ископаемого остатка, которыми он обладает для восстановления живого организма, достигается подготови-

тельной его обработкой, технической и научной; в этом состоит своеобразие методики изучения палеонтологического материала.

Огромна роль технической обработки или препараторского искусства в палеонтологии. Еще не так давно «окаменелость» описывалась в том виде, как была случайно вскрыта в породе. Попыток освобождения ее от породы почти не делалось или они были явно недостаточны. По мере успехов препараторского искусства старые объекты, оригиналы прежних авторов, допрепаровывались и нередко давали много новых интересных данных.

Наиболее ярким примером, который обычно приводится, являются известные работы шведского палеонтолога Стеншё, который на более ста лет изучавшихся костных щитах так называемых панцирных животных древнего палеозоя, или *Ostracodermi*, благодаря тонкой препаровке, произведенной им самим, открыл наличие «хрящевого» слоя, заключающего весь неогостаниум, висцеральный скелет и даже плечевой пояс. Ему с поразительной ясностью удалось восстановить все каналы головы как для кровеносных сосудов, так и для нервов, систему боковых каналов, электрические поля и т.д. В результате была выяснена истинная природа этих долгое время остававшихся загадочными ископаемых, их принадлежность к ветви бесчелюстных черепных позвоночных (*Agatha*, *Craniata*, *Vertebrata*), в то же время неожиданно выяснилось систематическое положение современных миксин и миног, оказавшихся генетически связанными соответственно с двумя группами *Ostracodermi*: они оказались примитивными бесчелюстными, а не дегенерировавшими рыбами, как их нередко считали.

Другой пример представляет перепрепаровка остатков археоптерикса Петроневичем. Таковы же препараторские работы П.П. Сушкина, позволившие ему на старых оригиналах обнаружить многие тонкие черты строения и вместе с тем уяснить генетические отношения ряда древнейших наземных позвоночных и многих других.

Наряду с усовершенствованием (тончайшая методика) обычного механического препарирования изобретены новые приемы обнаружения скрытых в породе частей скелета. Также введены в практику исследований серийные разрезы (распилы, шлифовки), предложенные впервые для изучения *Palaeospondylus* Солласом (в Лондоне) и применявшиеся Киером (в Осло) и другими для других объектов. Того же рода прием представляют шлифовки макушек брахиопод,

¹² Если понимать задачу сравнительной анатомии как установление гомологии органов в целях изучения истории животных.

позволяющие наблюдать так называемый апикальный аппарат или внутреннее строение раковины, иным способом не поддающееся препаровке. Затем применяются химические агенты (освобождение хитиновых панцирей эвриптерид) и т.д. Здесь было бы неуместно излагать полный список новейших приемов палеонтологической препаровки, важно лишь отметить, что успехи препараторского искусства всегда влекли за собой более углубленное понимание ископаемых остатков и научные открытия, иногда столь крупные, как это мы имеем в работах Стеншэ.

Переходим к научной подготовительной работе над ископаемыми остатками. Она должна состоять в детальном морфологическом и экологическом изучении их, имеющем конечной целью восстановление по этим остаткам и по заключающей их породе живого организма и окружающей его среды.

Основоположником биологического понимания ископаемых остатков является В.О. Ковалевский, изучавший историю копытных как длинный путь приспособления к определенному образу жизни, обусловленному определенными условиями обитания и пищей. Учение Ковалевского было оформлено как этологическая палеонтология бельгийским палеонтологом Л. Долло¹³.

Долло изучал приспособления как ископаемых, так и современных животных. Его работа «Были ли предки сумчатых древесными животными» в свое время явилась крупным событием в морфологической литературе. Восстанавливая по строению скелета последовательную смену приспособлений, он освещал историю изучаемых форм. В его руках «этологический метод» сделался могучим орудием восстановления минувшей жизни.

Учеником и последователем Долло является Абель (Abel). Абель собрал и систематизировал большой материал по проблеме взаимоотношения формы и функции как в своих сводных капитальных работах, так и в известном музее при Венском университете, где превосходно иллюстрирован ряд тем: зависимость формы тела от способов передвижения и питания, приспособление к ползанию, беганию, прыганию, летанию,

¹³ Долло был учеником Жиара (1846–1908), профессора Лилльского университета, одного из первых французских ученых, признавшего идеи Дарвина. Жиар был морфолог, но он понимал изучение морфологии лишь в тесной связи с окружающей средой (этология – термин французских морфологов – изучение отношений организма с окружающей средой).

карабканию, рытью, сидячему образу жизни; исключительный материал собран по «следам жизни» и т.п.

Анализ приспособлений и истории приспособлений ведет к уточнению различия между сходством формы от приспособления и сходством строения от родства – различия между конвергирующими и родственными формами – и тем способствует уточнению филогенетических отношений (в смысле освобождения их от подмены морфологическими рядами).

Более широкая, более разносторонняя постановка изучения ископаемых остатков по сравнению с Долло, приведшая к попыткам восстановления «картин жизни» (Lebensbilder) минувших периодов, дает Абелю повод говорить уже не об этологическом, а о палеобиологическом направлении в палеонтологии, охватывающем всестороннее изучение ископаемых вместе с окружающей средой¹⁴.

Сложная задача восстановления облика ископаемого животного распадается на ряд тем, что создает, как уже приходилось указывать, отдельные ветви палеобиологии: палеомиологию, палеофизиологию, палеоневрологию, палеопатологию. Так, с большим запозданием наука об ископаемых организмах начинает дифференцироваться, подобно тому, как дифференцированы биологические дисциплины, изучающие современных животных. Обладая гораздо меньшими возможностями, палеобиологические дисциплины, тем не менее, все более определенно заявляют права на существование, компенсируя недостатки своего материала его единственным преимуществом – расположением во времени.

Не менее трудно и в не меньшей мере чревато гипотетическими моментами восстановление условий среды обитания ископаемых животных.

¹⁴ Палеобиологический (палеобиология) является синонимом палеоэкологический (палеоэкология). Экология также имеет задачей изучение взаимоотношений организма и среды, притом этот последний термин должен употребляться предпочтительнее, так как биология имеет и другое значение (совокупность зоологии и ботаники). Однако термин палеобиология завоевал прочные права в палеонтологической литературе, притом иногда ему приписывается более широкое содержание по сравнению с экологией. Например, Геккель, предложивший термин экология, пишет: «Механическое объяснение экологических явлений дает биология в тесном смысле (лучше бионимия), учение о приспособлении организмов к их среде, их изменений вследствие борьбы за существование, вследствие паразитизма и т.д.» (Haeckel, 1902, S. 793).

Восстановление элементов биотической среды должно, очевидно, идти теми же путями, как и самого изучаемого организма. Материал для восстановления абиотической среды дает заключающая окаменелые остатки горная порода: представляя собою окаменевшие осадки, в которых был некогда погребен данный организм, она сохраняет на себе в большей или меньшей мере признаки тех условий, при которых эти осадки отлагались. Восстановление этих условий возможно лишь путем сопоставления ископаемых осадков с осадками, образующимися в настоящее время (сравнительная литология). Однако сравнительное изучение осадков (так называемый палеоокеанографический метод в стратиграфии)

находится в зачаточном состоянии и для палеобиологических реконструкций представляет одно из слабых мест.

Такова подготовительная работа над ископаемым остатком, значение которой часто недооценивается. В этой работе перед исследователем стоит ряд «слабых мест», грозящих опасностью оторваться от фактической основы и не меньшей опасностью упрощенного толкования. Вот почему развитие палеобиологии, углубление палеобиологического исследования, другими словами, углубленная разработка проблемы взаимоотношения организма и среды является второй (после проблемы филогенеза) важнейшей задачей палеонтологии.

II

Заканчивая свою книгу, Дарвин перечисляет те законы, которым обязаны разнообразие органического мира и сложность взаимоотношений составляющих его форм: «Эти законы, в самом широком смысле, – Рост и Воспроизведение, Наследственность, почти необходимо вытекающая из Воспроизведения, Изменчивость, зависящая от прямого или косвенного действия жизненных условий и от упражнения и неупражнения. Прогрессия размножения, столь высокая, что она ведет к борьбе за жизнь и ее последствию – Естественному Отбору, влекущему за собой Расхождение признаков и Вымирание менее совершенных форм» (Дарвин, 1939, с. 666)¹⁵.

Эти законы обычно объединяются в три группы основных факторов эволюции – наследственности, изменчивости и естественного отбора.

В какой мере палеонтология может наблюдать на своем материале действие этих законов и делать заключение об основных факторах иллюстрируемых ею эволюционных процессов?

Палеонтология не может фиксировать смену поколений и поэтому непосредственное изучение явлений наследственности ей недоступно. С другой стороны, палеонтологические остатки доставляют огромный материал по изменчивости. Можно сказать, явления изменчивости – это основное, что наблюдает палеонтолог. Уже в обнажении он убеждается, что в каждом вышележащем слое формы, близкие тем, которые встречаются в нижележащем, никогда не бывают им тождественны, как не тождественны горные породы этих пластов (иначе мы бы не различали их). Сказанное относится почти исключительно к

беспозвоночным: некоторые группы их дают массовый ископаемый материал, позволяющий при благоприятных условиях нахождения и сохранения возможно близко подойти к процессу появления изменчивости. Что касается остатков позвоночных, то на них нередко наблюдается огромная амплитуда изменчивости (например, от пятипалой до однопалой конечности), но здесь, вследствие скудности ископаемых остатков позвоночных, можно говорить скорее о результатах изменчивости в виде законченного эволюционного процесса, чем об изменчивости *in statu nascendi*¹⁶.

Изменения в строении организма обуславливаются изменениями в окружающей его среде: организм приспосабливается к изменениям среды. Однако изменения признаков, претерпеваемые одной особью, не создают нового эволюционного процесса: для того чтобы появилась новая форма (или ряд форм), должен быть налицо отбор наиболее приспособленной из ряда близких особей, претерпевающих сходные, но неодинаковые изменения.

Совокупность таких особей, близко между собою сходных (причем сходство мы приписываем происхождению от общих предков), мы называем видом. Следовательно, исходной точкой эволюционного процесса служит вид, вместе с тем являющийся и определенным этапом в эволюции группы.

Под влиянием изменяющейся среды входящие в состав вида особи обнаруживают постоянную изменчивость, которая делает понятие вида

¹⁵ Дарвин Ч. Происхождение видов. 1939.

¹⁶ Лат. В состоянии зарождения, возникновения (Ред.).

расплывчатым и границы его неопределенными. Это было хорошо сформулировано Дарвином, когда он говорил, что с утверждением эволюционной теории «мы будем относиться к видам таким же образом, как относятся к родам те натуралисты, которые допускают, что роды – только искусственные комбинации, придуманные ради удобства» изучения, тогда мы «навсегда освободимся от тщетных поисков за неуловленной до сих пор и неуловимой сущностью слова “вид”» (Дарвин, 1939, с. 664).

Сказанное особенно понятно палеонтологу, который имеет дело с организмами не только в пространстве (где виды, как правило, четко разграничены), но и во времени (где виды нередко незаметно переходят друг в друга), вот почему в палеонтологической практике при установлении объема вида субъективный элемент играет еще большую роль, чем в зоологии.

С другой стороны, и объективно для различных групп организмов, по-видимому, нельзя дать общий критерий для установления объема вида: кораллы, брахиоподы, пелециподы, аммоны требуют неодинакового подхода при установлении таксономических единиц. В некоторых случаях можно даже считать безразличным, называть ли данную группу сходных организмов разновидностью или видом, или даже родом, важно, чтобы особым названием были отмечены малейшие изменения признаков как возможные зачатки новых форм или даже новых филогенетических ветвей.

В результате, несмотря на, казалось бы, несомненную важность для палеонтолога, изучающего конкретную эволюцию видов, четкого различения таксономических единиц, вопрос о виде не разработан в палеонтологии. Литература о виде часто сводится к кратким пояснениям в монографических описаниях точки зрения автора; в большинстве же случаев: для возможности сопоставления описанных различными авторами форм приходится уяснять понимание авторами содержания различных таксономических единиц из текста их описаний.

В общем можно сказать, что здесь господствуют в основном две точки зрения. Одна сближается с точкой зрения систематиков, изучающих современный органический мир, – вид рассматривается в пространстве как совокупность одновременно существующих особей. Другая точка зрения рассматривает вид во времени, в развитии. Первая господствует, главным образом, – хотя не исключительно (она имеет представителей даже среди палеомаммалиоло-

гов) – среди стратиграфов; вторая принадлежит палеонтологам-биологам.

Нет сомнения, что возможность второй точки зрения есть преимущество палеонтолога, материал которого в других отношениях далеко уступает современному, и только такая точка зрения может применяться в наших целях.

Для установления общего происхождения, обуславливающего принадлежность к одному виду, единственным критерием, которым палеонтолог непосредственно располагает, является морфологическое сходство. Близкое сходство объединяет изучаемые объекты в один вид. Степень изменения одного или нескольких признаков, при сохранении общего характера строения, указывает большее или меньшее удаление данного объекта от основной группы.

Изучение изменчивости группы особей, образующих вид, совместно с изучением изменений среды лежит в основании работы по восстановлению конкретных филогенезов.

Вследствие неполноценности ископаемого материала по сравнению с современным, палеонтолог, констатируя изменчивость какой-нибудь формы, не может определить характера этой изменчивости, то есть установить, имеет ли он дело с мутациями или модификациями, так как он не может непосредственно наблюдать наследственной передачи признаков: в этом отношении он стоит на уровне дарвиновской эпохи и подобно Дарвину (с. 275, 367) в лучшем случае может говорить лишь об определенной и неопределенной изменчивости, определенной, то есть однообразно проявляющейся одновременно у большого (если не у всех) числа представителей данного вида, и неопределенной, или колеблющейся, различной у разных особей.

Изменения первого типа палеонтолог склонен выделять в качестве разновидности (вариетета) данного вида; изменения второго типа он обычно относит к индивидуальным изменениям, не связывая их с процессом видообразования. А между тем Дарвин придавал большое значение в процессе образования новых форм именно неопределенной (индивидуальной) изменчивости (с. 275, 329, 390). Если в первом случае возможно представить себе образование наследственной новой формы (от модификации через генокопию), то отношение палеонтолога к индивидуальной изменчивости наводит на мысль, не является ли оно результатом того упрощенческого подхода палеонтолога к толкованию наблюдаемого, о котором говорилось выше.

Если палеонтолог не может непосредственно наблюдать наследственную передачу признаков, то все же при массовом материале, относящемся к большому промежутку времени, изучая изменчивость ископаемых организмов, он может констатировать и закрепление ее наследственностью. В известных случаях, в зависимости от полноты материала и при условии тщательной его проработки, он может достаточно четко и убедительно показать появление изменений в строении представителей данного вида и закрепление некоторых из этих изменений в последующих формах.

Однако в огромном большинстве случаев палеонтолог имеет дело с отрывочными данными, с наличием материала лишь для отдельных обрывков филогенетических ветвей. В таком случае, естественно, не может быть и речи об изучении изменчивости, о наблюдении начальной стадии появления новых форм. Здесь задача иная, здесь требуется тонкий морфологический анализ для установления вероятных филогенетических отношений между разрозненными сохранившимися формами.

Строение каждой формы определяется двумя элементами: наследственной основой, заимствованной от предков, связывающей ее генетически с предками, и адаптивными изменениями (реакцией организма на изменения среды), связывающими ее с последующей формой (намечающими продолжение данной генетической ветви или начало новой). Кратко: в строении каждой формы надо различать наследие формы (*heritage*) и ее облик, или склад (*habitus*).

Хорошим примером могут служить халикотерии – весьма своеобразная группа копытных: каждый элемент их скелета тесно связывает их с титанотериями (вымершей группой копытных, существовавшей в нижнетретичную эпоху), притом с древнейшими их представителями; это – наследственная основа халикотериев. С другой стороны, некоторые органы (шея и ступни) представляют своеобразную специализацию, связанную с образом жизни этих удивительных животных; это – их облик, *habitus*, создающий из них особый биологический тип. Точно так же у гигантских олигоценовых носорогов каждая кость скелета представляет, с одной стороны, признаки (наследие), общие всем носорогам, с другой – особенности строения (*habitus*), обусловленные их гигантским ростом и в то же время легкой подвижностью (конвергенция с лошадьми).

Так как эволюция совершается путем накопления приспособлений, то строение всякой формы есть история приспособления ее предков. Другими словами, всякое наследие (*heritage*) имеет длинную историю, в течение которой у ряда последовательных форм происходило накопление складов (*habitus*) таким образом, что то, что было *habitus* для данной формы, у ее потомков делалось частично или полностью *heritage*.

Так и облик халикотериев появился не сразу, а вырабатывался у ряда последовательных форм и т.д.

Изложенная схема представляет ключ к восстановлению генетических отношений ископаемых животных. Морфо-эколого-исторический (т.е. палеобиологический) анализ данного ископаемого остатка должен дать материал для установления его большей или меньшей генетической близости к другим известным формам, для установления места представляемой этим остатком формы в общем родословном древе.

Чем глубже будет проводиться палеобиологическое изучение органических остатков и заключающих их осадков, тем более оно будет способствовать замене интуитивных и поэтому часто гипотетических построений все более научными схемами.

Но палеобиологическое изучение, как уже говорилось, таит и опасность упрощенческого толкования восстанавливаемого фактического эволюционного процесса. Констатация переживания данной разновидности изучаемой формы, естественно, свидетельствует о ее большей приспособленности по сравнению с другими. Однако объяснить причину переживания, указать тот признак или те признаки, которыми обуславливается эта ее большая приспособленность, в силу чрезвычайной сложности взаимоотношений, представляет задачу очень трудную и часто невыполнимую (Дарвин, 1939, с. 326, 330 и др.). Палеонтолог должен быть особенно осторожен в своих объяснениях, так как именно на этой почве легко рождается та вульгаризация, которая дискредитирует палеонтологическую филогенетику, он должен сугубо помнить, что основной его задачей на данном этапе является прежде всего восстановление фактического материала эволюции.

Точно так же, привлекая для объяснения рисуемой им картины эволюции дисциплины, изучающие современный органический мир, он на каждом шагу обязан проверять принимаемые толкования своими фактическими данными.

Итак, в тех случаях, когда имеется массовый материал, при особенно благоприятных условиях, возможно восстановление отдельных филогенетических ветвей. В случае разрозненного материала не могут быть восстановлены целые ветви, но филогенетические взаимоотношения, в смысле степени большей или меньшей близости отдельных форм, тщательным исследованием и в данном случае могут быть установлены (соответственно имеющимся данным) возможно точно. Только графически эти взаимоотношения выразятся не линией (ветвью), а точками, расположенными под известными координатами друг к другу, в совокупности занимающими известную площадь, которая может быть обведена контуром (Борисяк, 1940, с. 33 и др.)¹⁷.

Чем больше будет накапливаться таких точек, тем больше их расположение будет намекать на те ветви, частицы которых они представляют; но нецелесообразно было бы торопиться их восста-

новлять, так как одни точки, с общим контуром, как уже указывалось, будут полнее выражать фактические взаимоотношения, чем без достаточных оснований проведенные линии. Построение «филогенетического дерева» не может быть результатом изучения ограниченного материала. Но это не значит, что изучение остатков единичной формы не может иметь задачей выяснение конкретных филогенетических ее отношений к другим, ранее известным, то есть и в этом случае речь может идти о «конкретном филогенезе».

Графическое изображение того или иного характера, в виде ли древа или ветви, или только контура, представляет условное изображение фактических филогенетических отношений. Являясь завершением построения конкретных филогенезов, оно, в свою очередь, является тем фактическим материалом, на котором изучается фактический эволюционный процесс и его закономерности.

III

Недостатки палеонтологического материала, и в особенности недостатки его подготовительной обработки, ведут за собой несовершенство филогенетических построений и вместе с тем неудовлетворительность обобщений, страдающих обычно упрощенностью, схематичностью и нередко открывающих путь для механистических и автогенетических толкований эволюционных процессов.

Тем не менее среди имеющихся обобщений можно выделить некоторые закономерности, которые в настоящее время следует считать утвердившимися как основные закономерности эволюционной истории. Таков прежде всего закон неспециализованного, закон адаптивной радиации и закон необратимости эволюции.

Эти три закона, тесно связанные между собой, дают четкую, хотя и самую общую, схему эволюционного процесса, построенную на фактических исторических данных. Они могли быть установлены только на палеонтологическом материале и потому представляют крупнейший вклад палеонтологии в учение об эволюции.

Эти законы были установлены в разное время тремя различными учеными, стоявшими на различных философских платформах; порой им придавалось идеалистическое толкование, но это не меняет ценности их как важнейших обобще-

ний, вытекающих из анализа фактических соотношений.

Закон неспециализованного был сформулирован Копом как одно из обобщений обширной главы его «Основных факторов органической эволюции», посвященной рассмотрению филогении растений и животных (Cope, 1904, p. 74, 75)¹⁸.

Констатируя, что эволюция не образует одной непрерывной линии, но может быть представлена в виде дихотомической системы, Коп выводит заключение, что прогрессивные формы (линии) данного периода берут начало не от конечных форм линий предшествующих веков, но от более ранних (Cope, 1904, p. 172), менее специализованных. Этот факт отмечался уже Агассисом и Дана. Коп же формулирует его как особый закон и поясняет далее, что этот закон обуславливается тем, что специализованные формы мало способны приспособляться к изменяющимся условиям. Это не значит, что новая ветвь данного периода может получить начало только от самых примитивных форм предшествующих эпох: и специализованные формы могут прогрессировать, но не самые специализованные, а только те, которые еще сохранили известную долю пластичности.

Своим законом Коп отметил лишь один элемент в общей схеме эволюционного процесса.

¹⁷ Борисяк А.А. Палеонтология и дарвинизм // Журн. общ. биол. 1940. 1, № 1.

¹⁸ Cope E.D. The primary factors of organic evolution. Chicago, 1904.

Полнее эту схему изображает закон адаптивной радиации Осборна¹⁹. Этот закон выработывался постепенно в ряде работ Осборна и окончательно сформулирован им в специальной статье (Osborn, 1902)²⁰. Законом адаптивной радиации Осборн предполагал уточнить на основании ископаемых остатков представление о дивергентной эволюции (*embranchements* Ламарка, дивергенции Дарвина, Копа) как дифференциации образа жизни в различных направлениях, исходя из примитивного типа; при этом при сходных условиях различные группы животных (например, сумчатые и плацентарные млекопитающие) дают аналогичные радиации. В этом – основное содержание закона. В последующих работах на конкретных примерах Осборн неоднократно возвращается к этой теме, показывая, как известная область, достаточно обширная и разнообразная в топографическом, почвенном, климатическом и ботаническом отношении, дает начало все более разнообразящимся формам млекопитающих.

В самой общей форме («общая радиация») радиация млекопитающих изображается следующим образом: от примитивных «типов» (всеядные, насекомоядные) во всех направлениях расходятся ветви, различающиеся строением зубного аппарата и кистей конечностей, приспособляющихся к различным условиям: зубы – к различной пище (всеядные, травоядные, плотоядные, муравьедные), кисти конечностей – к различному образу жизни (роющие, плавающие, бегающие, древесные). Так как одинаковая диета, например травоядных, может быть связана с различной стацией обитания, то специализация зубного аппарата и кистей идет независимо. Ископаемые остатки млекопитающих позволяют наметить начиная с мезозоя ряд таких последовательных радиаций.

Общая радиация на площади целых континентов или зоогеографических областей в течение длительного времени образует различные отряды, как, например, Арктогея (Северная Америка + Европа) дала начало 14 отрядам, Неогей (Южная Америка) – 4 отрядам и т.д. Таким же образом части областей, или регионы, изолированные на более короткое время, стали центрами развития (адаптивной радиации) семейств мле-

копитающих²¹. И, наконец, еще меньшие пространства дали начало «местной радиации», вызвавшей образование слабо разнящихся местных форм или различных родов.

Закон адаптивной радиации дает гораздо более полное, чем закон Копа, представление о ходе процесса эволюции. Наконец, дальнейшую детализацию картины представляет закон необратимости эволюции Долло. Он изложен кратко в протокольной заметке о докладе Долло «*Les lois de l'évolution*» 1890 года (Dollo, 1893)²²; затем Долло неоднократно возвращается к нему в ряде специальных своих работ. Скучные слова Долло, как всегда, заключают большое содержание. «Организм не может вернуться хотя бы частично к предшествовавшему состоянию, которое было уже осуществлено в ряду его предков <...> даже в том случае, если он оказывается в условиях существования, тождественных тем, через которые он прошел. Но вследствие неразрушимости прошлого, он всегда сохраняет какой-нибудь след промежуточных этапов, которые были им пройдены» (Dollo, 1893). Эволюция необратима, потому что невозможно представить себе вмешательство причин, точно противоположных вызвавшим вариации, из которых получилась первоначальная серия трансформаций, притом действовавших в обратном порядке (Давиташвили, 1940, с. 132–135)²³.

Закон Долло изображает не только механизм эволюционного процесса, но и роль в этом процессе двух его основных элементов – структуры организма, с одной стороны, и условий его существования, с другой. Воздействие среды закрепляется структурой организма, которая есть результат повторных воздействий такого рода, другими словами – результат приспособления организма к сменяющейся среде в течение всего исторического его развития. Когда организм переходит в новые условия, в его строении сохраняются черты его прошлого строения, но новые условия, в свою очередь, оставляют свой след; таким образом, если организм переходит вторично в условия, в которых он уже однажды был, он

²¹ Центры развития не надо смешивать с ареалами: образовавшиеся соединения между континентами или регионами имели результатом переселение развившихся в данной области групп в другие области.

²² Dollo L. *Les lois de l'évolution* // Bull. Soc. Belge de Géol. 1893. 7, p. 164–166.

²³ Давиташвили Л.Ш. Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940.

¹⁹ Как уже приходилось отмечать (Борисяк, 1928, 1930), до Осборна об «иррадиации копытных» говорит В.О. Ковалевский.

²⁰ Osborn H.F. *The Law of adaptive radiation* // Amer. Naturalist. 1902. 36, N 425, May 1902.

не возвращается к прежнему строению (так как в нем закрепились те изменения, которые он претерпел), а достигает приспособления новыми средствами.

Таким образом, обобщениями Долло четко выявляется роль в эволюционном процессе и среды (перемена среды вызывает перемену приспособлений – перестройку структуры), и структуры организма (она сохраняется, несмотря на приспособление к новым условиям), а в совокупности дается механизм процесса эволюции, движущей силой которой являются взаимоотношения организма и среды.

Так, на основе филогенезов, построенных на фактических и исторических документах (ископаемых остатках), выводится общая схема эволюционного процесса, приводящая к познанию основной движущей силы эволюции.

Изучение ископаемых остатков могло дать эти результаты только потому, что эти остатки были освещены, истолкованы и поняты как живые организмы, некогда жившие: все три названных автора – биологи, не только палеонтологи, но и сравнительные анатомы, и Долло, осветивший наиболее интимные стороны эволюционного процесса, был основателем палеобиологии. Этим, однако, нисколько не умаляется руководящее значение в этих обобщениях палеонтологических данных²⁴.

Изложенные законы дают общую основную схему всякого эволюционного процесса. Помимо них, из установленных на палеонтологическом материале обобщений может быть указан еще ряд закономерностей, дополняющих и развивающих общую картину в отдельных ее частях; из них некоторые также имеют широкое, если не всеобщее значение.

Направленность эволюции. На первом месте должно быть поставлено это обобщение, подтверждаемое всякой филогенетической ветвью, которую удастся проследить на палеонтологическом материале в течение сколь угодно продолжительного времени; в то же вре-

²⁴ Сравнительная анатомия не только помогает осветить (истолковать) палеонтологические данные, но и дает метод их изучения и выявления на них факторов эволюции. Как пример может быть приведена работа Е.А. Ивановой (О проявлениях естественного отбора на распространение и развитие некоторых брахиопод // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1940. № 1), в которой констатируется изменение генотипа на том же фенотипе, а также мобилизация скрытых мутаций при изменении среды.

мя детальная разработка всякой такой ветви – безразлично, относится ли она к позвоночным или беспозвоночным животным, – свидетельствует об ортоселекционном, а отнюдь не ортогенетическом характере этой направленности (Борисяк, 1940, с. 35), а это, в свою очередь, подтверждает, что основным фактором направленности эволюции являются взаимоотношения организма и среды.

П а р а л л е л и з м. Очень многие группы животных развиваются в виде ряда параллельных ветвей (наиболее яркий пример представляет развитие хоботных, как оно изложено в известной монографии Осборна). Другими словами, представители этих групп после небольшой радиации, ослабившей между ними борьбу за существование, далее продолжают развиваться в сходных условиях, хотя иногда и на различных континентах (таково, например, параллельное развитие в Старом и Новом Свете примитивных безрогих носорогов: ветвь *Coenopinae* в Северной Америке и ветвь *Aceratheriinae* в Евразии; то же, вероятно, имеет место для лошадей и т.д.), и при большой близости строения дают очень сходные параллельные ветви (кактусообразное филогенетическое древо), то есть одинаково направленные, как об этом говорилось выше.

В практике построения конкретных филогенезов, при недостаточном материале, формы, принадлежащие различным параллельным ветвям, легко могут быть приняты за генетически непосредственно связанные между собою. С другой стороны, параллельные ветви, при невыясненности их начальных стадий, дают повод утверждать полифилетический характер эволюции.

Увеличение роста. У огромного большинства филогенетических ветвей наблюдается постепенное увеличение размеров их представителей (закон Депере).

Переживание предковых форм. Предковые формы продолжают существовать в течение ряда эпох, в более или менее неизменном виде, наряду с гораздо более дифференцированными их потомками. Это говорит о том, что формы различной дифференцировки биологически могут быть равнозначны (классический пример – *Lingula* среди других брахиопод).

Независимая изменчивость органов, коррелятивно не связанных между собой и координируемых лишь в процессе эволюции (*chèvauchement de la spécialisation* Долло) условиями внешней среды. Это очень важное обобщение хорошо иллюстрируется примерами из

эволюции млекопитающих: при адаптивной радиации, как мы это видели, адаптация у отдельных ветвей осуществляется путем комбинаций независимо идущих изменений в ступнях и зубах. И те и другие изменения представляют приспособления, обусловленные потребностью питания: кисти конечностей приспособляются к перемещению для нахождения пищи, а зубы – для размалывания пищи. Как уже говорилось, каждая диета (насекомоядная, травоядная, плотоядная) может встречаться у животных, связанных с разными средами (суша, вода, воздух), поэтому комбинации специализаций названных органов (ступни и зубы) могут быть крайне разнообразны и ими (комбинациями) и характеризуются различные ветви радиации; каждая ветвь вырабатывается в особый «биологический тип», в котором органы, независимо приспособившиеся к своим функциям, координированы на почве отношения организма к внешней среде.

С другой стороны, зубной аппарат и ступня топографически связаны с соседними органами (первый с черепом и шеей, вторая с конечностями и строением тела), координированно с ними изменяющимися.

Эта картина взаимоотношений различных органов в процессе приспособления, построенная эмпирически на палеонтологических данных, превосходит учение о корреляциях, ныне так успешно развиваемое школой морфологов Северцова – Шмальгаузена.

Учение о корреляциях в палеонтологии, как оно только что изложено, тесно связано с учением об адаптивной радиации, представляя детализацию эволюционного процесса отдельных ветвей. Оно вводит нас в механизм образования биологических типов, механизм образования структуры организмов и является важнейшим обобщением в основной области исследования палеонтолога – области изменчивости организмов. Важно отметить, что при конкретных исследованиях начинают попадаться указания, что далеко не все изменения в этом процессе образования структуры организма могут быть объяснены как адаптивные (Osborn, 1929)²⁵, это свидетельствует об углублении палеонтологического исследования, его постепенном отходе от упрощенных толкований.

Сюда же должно быть отнесено констатированное В.О. Ковалевским наличие «адаптивной»

и «инадаптивной» эволюции конечностей копытных как выражение характерного для селекционного процесса нащупывания различных путей эволюции, лишь частично удачных.

Различная скорость эволюции отдельных признаков. Это обобщение тесно связано с наличием независимой изменчивости органов; в широком масштабе она выражается в различных темпах эволюции различных филогенетических ветвей.

Нетрудно видеть, что приведенные главнейшие эмпирические обобщения, полученные на палеонтологическом материале, большей частью совпадают с представлениями о различных моментах эволюционного процесса, высказанными Дарвином на основании его теоретических положений или анализа его известного графика. Представления Дарвина получают, таким образом, подтверждение фактом в эмпирических обобщениях палеонтолога, притом обобщениях, полученных независимо от дарвиновского учения и иногда авторами, отнюдь не разделяющими концепций Дарвина (Борисяк, 1940, с. 27). В свою очередь, эмпирические обобщения палеонтологии связываются в стройную систему и освещаются теорией Дарвина.

Все изложенное подтверждает огромное значение палеонтологических обобщений для восстановления основных законов, управляющих эволюционными процессами, и вместе с тем для проверки на фактическом материале различных теоретических концепций. Так, подтверждая дарвиновскую теорию, они одновременно отвергают как не отвечающие фактическим отношениям ортогенетические и различные другие автогенетические концепции.

Необходимость восстановления фактической картины филогенетических отношений для дальнейшего развития эволюционного учения делается тем более очевидной; чем точнее восстанавливаются филогенезы, тем более четки и обобщения. Перечисленные выше закономерности касаются филогенетических отношений крупных таксономических групп вымерших животных. Взаимоотношения мелких таксономических единиц, непосредственные взаимоотношения между видами, становление новых видов через образование биотипов, разновидностей и т.д. фактически построены в очень немногих исследованиях. Отдельные детальные работы, с применением онтогенетического метода, не только позволили восстановить подробную от вида к виду историю изучаемой формы, но и воочию наблюдать на

²⁵ Osborn H.F. The Titanotheres of ancient Wyoming, Dakota and Nebraska // U.S. Geol. Surv. Monogr. 1929. 55, vol. 2.

препаратах самые интимные стороны эволюционного процесса, как ускорение или замедление в онтогенезе отдельных признаков, скачкообразные их изменения и т.п.

Резюмируя изложенное, можно сказать, что палеонтология как биологическая наука, строящая совместно с другими биологическими дисциплинами историю органического мира, имеет задачей восстановление конкретных филогенетических отношений ископаемых животных (и растений) по их остаткам, сохранившимся в пластах земной коры.

Основная проблема палеонтологии – проблема филогенезов: разработка проблем взаимоотношения организма и среды, отношения онтогенеза и филогенеза и проблемы вида имеют подсобное значение для освещения основной про-

блемы дарвинизма. Работа палеонтолога должна состоять: 1) из предварительной проработки ископаемых остатков на основе данных сравнительной анатомии и эмбриологии современных животных и сравнительно-литологического изучения заключающей их породы для восстановления физико-географических условий их существования и 2) из последующего филогенетического сопоставления их в виде графика, который будет изображать фактический эволюционный процесс и анализ которого должен осветить закономерности этого процесса. Особое внимание должно быть обращено там, где это возможно, на детальное изучение взаимоотношений мелких таксономических единиц, как области, наименее освещенной и обещающей пролить свет на самые интимные стороны эволюционного процесса.