

Губинскому Владимиру Васильевичу

1960

Труды ВНИГРИ

Выпуск 154

Палеонтологический сборник, 2

он одобрил

А. А. САВЕЛЬЕВ

ВНУТРИВИДОВЫЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ

1. ВИД КАК СИСТЕМА. ЗНАЧЕНИЕ ВНУТРИВИДОВЫХ ПОДРАЗДЕЛЕНИЙ

Автор, в течение ряда лет изучая нижнемеловых пелеципод и аммонитов, старался применять различные внутривидовые подразделения, введение которых в практику палеонтологических исследований представляется ему необходимым. Постепенно выработались определенные представления*, которые необходимо было согласовать с критериями, существующими в биологии. Данная статья и представляет собой попытку (не вполне, конечно, удовлетворительную) осознания внутривидовых подразделений и связанных с ними вопросов на палеонтологическом материале. Пользуясь случаем, автор выражает глубокую благодарность профессору Д. Л. Степанову за весьма ценные советы по некоторым, затронутым в статье, вопросам.

В течение первой половины нашего столетия в биологической систематике ясно была осознана необходимость выделения различных мелких таксономических единиц ниже вида. В ряде областей биологии (особенно в энтомологии и ихтиологии) эти мелкие внутривидовые подразделения уже нашли применение и получили признание. При этом за термином *варietet* (*varietas*) было оставлено значение слова свободного пользования с широким содержанием. Это стремление дробить вид на более мелкие подразделения вполне естественно: оно оправдывается всем ходом развития биологической систематики. Вид вовсе не является чем-то цельным, монолитным, так же как он не является чем-то неизменным, постоянным. Напротив, в типичном случае он состоит из большого числа более мелких соподчиненных групп, образующих сложную систему, претерпевающую относительно большие изменения в пространстве и времени. Такое представление о виде является большим достижением биологической систематики, оно отображает быстрый успех естественных наук и, в частности, говорит о настойчивом стремлении передовых биологов понять, что такое вид, и каково в действительности внутривидовое разнообразие во всей сложности отношений внутри ряда соподчиненных категорий.

С целью иллюстрации понятия о виде как о системе, нами составлен чертеж (рис. 1), изображающий схему строения полиитического вида,

* Краткие выводы из изданных материалов, по работам 1954 г., были опубликованы автором (1956) в авторефератах научных трудов ВНИГРИ.

состоящего из двух подвидов, каждый из которых, в свою очередь, делится на две расы*.

Подвиды в типичном случае распадаются на негеографические расы либо на племена, последние же могут распадаться на морфы. Ядром морфы являются разнообразные ряды изменчивости основной массы особей, среди которых, кроме того, намечается еще две категории низшего ранга — формы и отклонения. Все перечисленные внутривидовые категории связаны между собой переходными обычно значительно менее многочисленными образованиями, что показано на схеме точечной штриховкой. Следует отметить, что на схеме даны лишь систематические категории и те из несистематических, которые близко связаны с первыми. В действительности картина внутривидового разнообразия еще более сложна.

В русской научной литературе в 1910 г. А. Семенов-Тяньшанский**, в своем классическом труде «Таксономические границы вида и его подразделений. Опыт точной категоризации низших таксономических единиц» дал замечательный по глубине образец четкого разграничения внутривидовых категорий на основе определенных, логически обоснованных принципов. Помимо подробной характеристики категорий и границ между ними, А. Семеновым-Тяньшанским введены были новые систематические единицы — племя и морфа***, из которых последняя имеет большое значение. Система внутривидовых категорий, детально разработанная А. Семеновым-Тяньшанским, и идеи, на основе которых она была создана, явились значительным шагом вперед в биологической систематике. В сравнительно недавнее время на ихтиологическом материале внутривидовая таксономия разбиралась академиком Л. С. Бергом в отдельной главе его книги «Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран» [1948]. Весьма ценно то, что Л. С. Берг в этом капитальном труде при описании фауны широко применяет охарактеризованные им внутривидовые таксономические единицы. Как и А. Семенов-Тяньшанский, он считает, что категория «варietet» может быть оставлена лишь как временная единица, значительно ограниченная в своем применении. Л. С. Бергом была введена и подробно охарактеризована категория раса (*infraspecies*), которую, как нам представляется, наряду с категорией морфа, следует считать основной негеографической единицей внутривидовой систематики.

Названные труды двух известных биологов с некоторыми дополнениями могут служить основой для дальнейшего развития и практического применения внутривидовой систематики в области палеонтологии.

* Остальные еще более мелкие категории также показаны преимущественно по две. Число «два», в данном случае, было принято лишь с целью упростить схему, в действительности, количество различных внутривидовых категорий у одного вида может быть разнообразным.

** Следует отметить, что взгляды А. Семенова-Тяньшанского не свободны от некоторых ошибочных положений. Так, он считает, что понятие о виде в зоологии и ботанике не применимо к понятию о виде в палеонтологии. Поскольку ошибочность таких представлений полностью доказана советскими палеонтологами, то и вывод А. Семенова-Тяньшанского о неприменимости внутривидовых подразделений в палеонтологии, естественно, отпадает. Кроме того, этот автор ошибочно допускает, что существуют «потерявшие способность изменения» виды, а пробел между видами понимает только лишь в смысле вторичного пробела. Эти заблуждения, однако, если их учитывать, не мешают воспользоваться всем тем ценным, что содержится в основной части цитированной работы А. Семенова-Тяньшанского, которая относится к числу классических сочинений по систематике.

*** Эта категория впервые была введена А. Семеновым-Тяньшанским несколько ранее — в 1906 г.

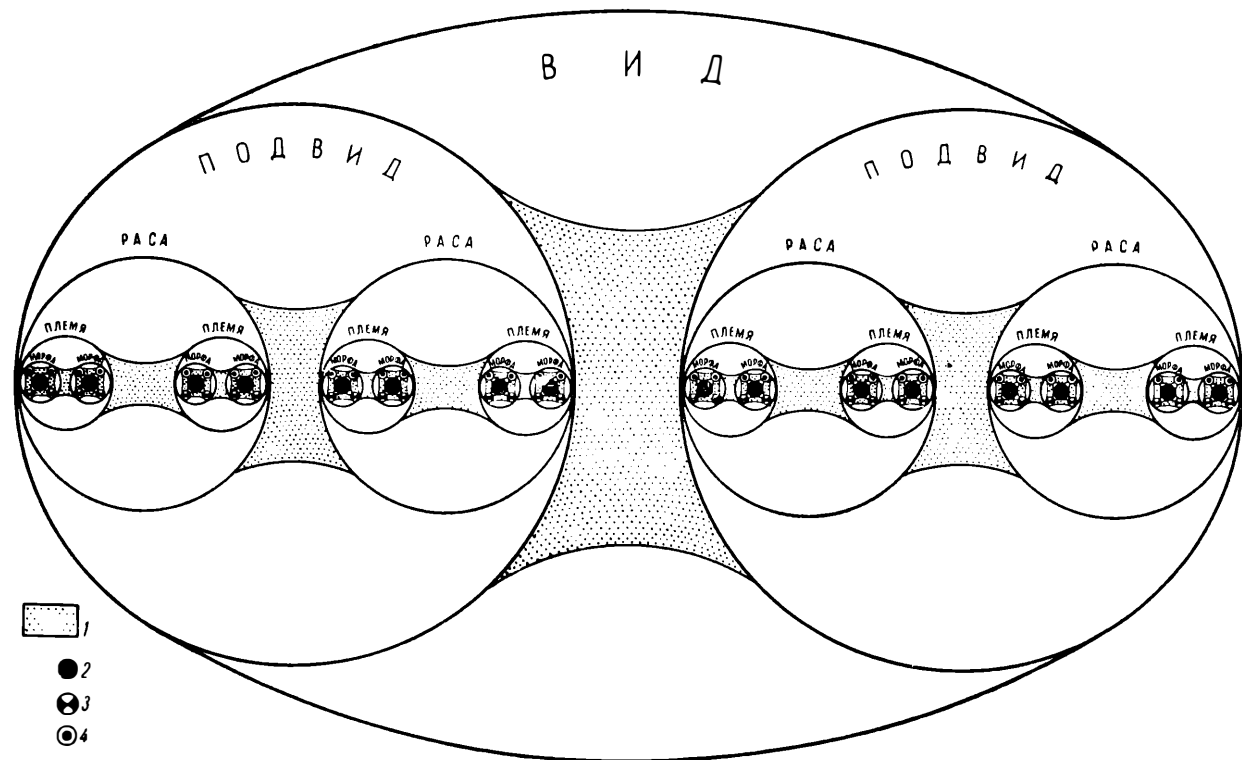


Рис. 1. Вид как система.

1 — постепенный переход морфологических и физиологических особенностей; 2 — ряды изменчивости основной массы особей; 3 — aberrации; 4 — формы.

До какой степени велики успехи современной биосистематики видно из того, что в настоящее время даже вирусы, эти во многом еще загадочные ультрамикроскопические организмы, не имеющие клеточного строения, оказалось возможным делить на виды (или на единицы к ним близкие) и прослеживать их изменчивость, причем в ближайшее время возможно удастся различать среди вирусов и разновидности [К. С. Сухов, 1953].

Следует отметить, что хотя биологи раньше палеонтологов стали говорить о внутривидовых категориях, а затем и применять их, в массе своей, однако, они и в настоящее время продолжают пользоваться устаревшим термином «варietet». С другой стороны некоторые палеонтологи сравнительно давно уже стали применять различные внутривидовые категории (помимо разновидности). Так, А. Д. Архангельский всего лишь несколько лет спустя [1916] после выхода в свет вышеупомянутой работы А. Семенова-Тяньшанского применял категорию *subspecies*. Десять лет спустя различные внутривидовые категории употребляет Г. Фредерикс [1926]. Можно привести и другие подобные же примеры из отечественной и иностранной литературы. В течение последних 10—15 лет применяли и применяют различные внутривидовые систематические единицы Д. Л. Степанов, Т. Г. Сарычева, Б. В. Милорадович, Б. К. Лихарев, Р. Л. Мерклин и др. В этот период необходимость перехода от расплывчатого термина «варietet» к более точно ограниченным категориям была полностью осознана отечественными палеонтологами. Об этом имеются высказывания в печати. Так, Д. М. Федотов в одной из своих статей [1940] пишет: «Вряд ли надо доказывать, что в палеонтологии можно применять не только линнеевский вид, но и все остальные более мелкие таксономические единицы» (стр. 8) и далее: «Кроме понятия линнеевского вида, в палеонтологии можно применять и более мелкие таксономические единицы (биотипы, или мутации, формы, варietetы, подвиды), но также с максимальным учетом всех их особенностей, условий их среды и с использованием опыта всех отраслей биологии в отношении современных форм» (стр. 9). Горячо высказывается в пользу выделения внутривидовых категорий Д. Л. Степанов [1952, стр. 128]: «Одной из насущных задач систематики в палеонтологии является ограничение употребления термина «варietet». В настоящее время этим безликим термином большинство палеонтологов обозначает совершенно неравноценные понятия от подвидов, с одной стороны, до чисто индивидуальных отклонений, с другой. Между тем палеонтолог нередко имеет возможность различать главные категории внутривидовых таксономических подразделений, принятых в зоологической и ботанической систематике, или во всяком случае обязан поставить перед собой эту задачу. Для ее решения большую помощь наряду с тщательным анализом индивидуальной изменчивости может оказать использование эколого-географического критерия, о чем уже сказано выше. С учетом этого принципа нам представляется возможным выделение в пределах видов, помимо подвидов, обладающих собственным географическим ареалом, таких негеографических единиц, как морфа (*morpha*), форма (*logma*) и отклонение (*aberratio*)». На палеонтологическом совещании по палеозою в Академии наук СССР [1953] некоторые палеонтологи [Н. П. Герасимов, стр. 49; Р. Л. Мерклин, стр. 50] в прениях по докладам также высказывались о необходимости изучения внутривидовых подразделений. В самое последнее время на материале ископаемых фораминифер поздние таксономические единицы весьма подробно были рассмотрены Д. М. Раузер-Черноусовой [1956].

Таким образом, интерес палеонтологов к дробному делению видов из года в год возрастает. Становится совершенно ясным, что применение одного лишь термина «варietet» для обозначения всех внутривидовых систематических категорий невозможно. Этот термин, с одной стороны лишен определенного биологического содержания, с другой — применяется недопустимо широко, настолько широко, что внутривидовое разнообразие в значительной мере теряется.

В настоящее время можно уверенно сказать, что разработка и применение внутривидовых категорий является наиболее важной неотложной задачей современной палеонтологической систематики.

Значение внутривидовой систематики весьма велико и в теоретическом, и в практическом отношении. Запимаясь этим вопросом, мы глубже познаем, что такое вид, и в то же время в значительной мере облегчаем себе решение труднейших и важнейших проблем палеонтологии — проблем разграничения видов и видообразования. В самом деле, можно ли быть уверенным в правильности проведения границ между теми или иными видами, если внутривидовое разнообразие последних не изучено? Конечно нет. С другой стороны, можно ли уверенно говорить о родственных связях тех или иных видов, выдвигать конкретные филогенетические построения, если границы между видами точно не установлены? Тоже нет. Если же у нас не будет ясности в вопросе о границах видов и их филогении, то мы не сможем построить стратиграфию с той степенью детальности, которая диктуется практической необходимостью.

При изучении внутривидовых подразделений на палеонтологическом материале следует избегать отрыва от биологии, что очень часто выражается введением множества новых систематических единиц, которые обычно являются либо нежизненными (неприменимыми на практике ввиду неясности формулировки и отсутствия определенного биологического содержания), либо совершенно лишними, так как при ближайшем рассмотрении часто оказывается, что под другими названиями они уже фигурируют в биологии и вовсе не являются специфически палеонтологическими. Нам представляется, что в палеонтологии можно допустить лишь очень небольшое число единиц, отсутствующих в биологии, единиц таких, которые действительно отображают специфику палеонтологического материала. При этом, однако, эти единицы должны быть вполне соизмеримыми (хотя бы по рангу) с единицами, применяемыми в зоологии и ботанике, а биологическая сущность вполне ясна. Только при этом условии специфические стороны этих единиц не породят нежелательного барьера между пониманием внутривидовых категорий в палеонтологии и в биологии.

В палеонтологии известно немало космополитных, часто встречающихся видов, описанных в десятках монографий. Многие из этих видов имеют большое стратиграфическое значение. Для примера можно указать такие виды (из меловой системы), как *Inoceramus lamarcki* P a r k., *Ostrea vesicularis* L a m., *Exogyra conica* S o w., *Pterotrigonia aliformis* (P a r k.), *Hoplites dentatus* (S o w.).

Даже при беглом просмотре длинных списков синонимии этих видов и их варietetов, а затем и соответствующих описаний и изображений, можно убедиться в том, что виды эти являются в высшей степени неоднородными. При этом нас поразит также большой разноречивостью в понимании границ вида и варietetов. Станет очевидным, что эти виды включают разнообразные внутривидовые географические и негеографические категории, такие как подвид, раса, морфа и др.; может также оказаться, что

под названиями этих видов и их вариететов в действительности скрывается несколько самостоятельных видов. Одной из задач внутривидовой систематики является выяснение действительного объема и внутренней разнокачественности таких видов. В будущем должны появиться работы, специально посвященные систематике такого рода видов, как они того заслуживают. На основе критического пересмотра всего накопленного описательного материала, с глубоким анализом экологического фактора, данных стратиграфии и фациальных особенностей, необходимо выделить внутри этих видов и их вариететов различные внутривидовые категории, а также подробно обосновать исключения из синонимии, если они окажутся необходимыми. Ясно, что такую ревизию необходимо проводить не только в специальных монографиях, но при всех описаниях, когда это позволяет материал.

Подчеркивая важность изучения внутривидовых категорий и, особенно, тех из них, которые являются систематическими единицами, мы вовсе не считаем возможным выделять эти категории во всех случаях и на любом материале. Напротив, выделение их представляется нам возможным только при наличии обильного материала хорошей сохранности, хорошо документированного и привязанного к дробной стратиграфии. Выделение некоторых категорий требует, кроме того, хорошего знакомства с фациями (морфы) или послойного изучения стратиграфической последовательности слоев (мутации). Если такого рода благоприятные условия действительно имеются, то, как нам представляется, палеонтолог обязан дать не обычное описание видов, а детальное, с дробным разграничением внутривидовых систематических и несистематических категорий, с изучением индивидуальной изменчивости, возрастных изменений, иллюстрациями, показывающими ряды последовательных морфологических изменений, и статистическим цифровым материалом, приводимым как можно более полно. В тех же случаях, когда материал скудный, плохой сохранности, а возраст слоев не вполне ясен, выделение большинства внутривидовых категорий становится невозможным.

В науке в тех случаях, когда какой-либо вопрос начинает воплощаться в нечто конкретное и определенное, требующее ясных практических выводов, особенно ожесточенно разгорается борьба против речивых мнений. Так обстоит дело и с вопросом о внутривидовых подразделениях в палеонтологии. Пока он отражался в литературе лишь в виде редких пожеланий отдельных авторов и высказываний общего порядка, противникам дробной разработки внутривидовой систематики легко было от него отмахнуться. В настоящее же время это становится невозможным. Из высказываний таких противников выяснилось, что одни из них упрости-ваются по существу только лишь в силу привычки к старому. Другие пугают получающиеся, по их мнению, слишком длинные списки фауны, третьи же останавливаются перед трудностями выделения внутривидовых подразделений как перед непреодолимой преградой. Возражения первых не заслуживают внимания, вторым можно возразить, что лучше иметь длинные списки, отвечающие достижениям современной систематики, чем короткие, но устаревшие. Что касается третьих, то следует прежде всего сказать, что трудности выделения внутривидовых категорий ими сознательно или бессознательно преувеличиваются. В основном эти трудности те же, что и при разграничении видов. Если эти палеонтологи способны разграничивать виды, то они могут и даже обязаны выделять другие, более мелкие единицы. Одно дополняет другое, одно без другого почти невозможно. Основным методом палеонтологии, широко приме-

нящимся и при проведении границ между видами, является метод морфологический. Этот метод, безусловно, может быть использован и при выделении внутривидовых подразделений, при условии дополнения его другими методами и критериями (эколого-географическим, стратиграфическим, статистическим и др.). Кроме того, следует помнить, что как бы ни были велики трудности, они не в состоянии остановить и никогда еще не останавливали движения науки вперед.

2. ВНУТРИВИДОВЫЕ КАТЕГОРИИ

Те категории внутривидовой изменчивости*, которые, как нам представляется, имеют наибольший интерес для палеонтологии, сведены нами в специальную таблицу (рис. 2), текстовым пояснением которой и является данный параграф.

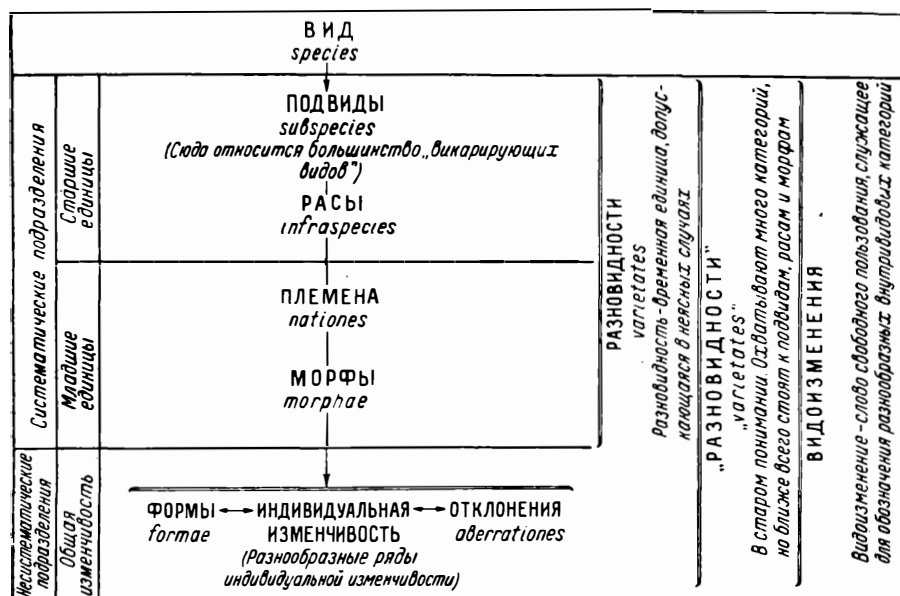


Рис. 2. Внутривидовые подразделения.

В основу приводимых ниже характеристик различных категорий положены критерии, изложенные в вышеупомянутых трудах А. Семенова-Тяншанского и Л. С. Берга (с некоторыми изменениями и дополнениями). но прежде чем к ним приступить, следует подчеркнуть некоторые особенности внутривидовых подразделений общего порядка.

Внутривидовые категории можно разделить на систематические (подвиды, племена, морфы и мутации) и несистематические (формы, отклонения, изменчивость, уродства и др.), а также на географические (подвиды и племена) и негеографические (все остальные категории более

* Выражение «внутривидовая изменчивость» или просто «изменяемость» употребляется нами иногда вместо распространенного выражения «внутривидовое разнообразие», ввиду того, что последнее не обладает достаточной гибкостью, необходимой для термина.

низкого ранга). Систематические подразделения, кроме того, могут быть подразделены на старшие (подвиды, расы, мутации) и младшие (племена, морфы).

Систематические подразделения должны иметь значение тех единиц, на которые распространяется закон приоритета, на несистематические же подразделения этот закон формально не распространяется*.

Необходимо стараться очищать язык палеонтолога от неправильного употребления различных терминов внутривидовой систематики. Это особенно касается термина «форма», который неправильно употребляется в качестве синонима слова вид** и слова «разновидность», применяющегося чрезмерно широко. Слово «форма» есть определенный термин внутривидовой систематики совершенно иного содержания. Широкое применение слова «разновидность» для обозначения всех вообще внутривидовых категорий не может быть одобрено (об этом подробнее говорится ниже). В качестве слова свободного пользования для обозначения внутривидовых категорий всех рангов здесь предлагается слово «в и д о и з м е н е н и е», которое и применяется нами ниже.

Для внутривидовых систематических и некоторых несистематических (формы и отклонения) видоизменений, в отличие от единиц надвидовой систематики, характерна необязательность присутствия их всех в системе того или иного вида: единицы низкого ранга могут существовать при отсутствии категорий более высокого ранга и наоборот. Например, подвиды, минуя расы и племена, могут разделяться непосредственно на морфы или, минуя последние, на формы, причем и сами подвиды могут отсутствовать. Виды, однако, бывают разные — например молодой монотипический вид, занимающий малый ареал, может не иметь весьма многих дробных подразделений. В дальнейшем такой вид может не подвергнуться большим изменениям — если среда неизменна, а расселение невозможно, он не будет интенсивно расщепляться; если же далее среда изменится, но миграция по-прежнему затруднена, такой вид может более или менее целиком перейти в другой вид (при этом стадиями видообразования явится цепь негеографических видоизменений) или же исчезнуть, не дав никаких последующих ветвей.

Следующей важной особенностью внутривидовых таксономических подразделений, отличающей их от видов, является отсутствие между ними первичного пробела; вторичный пробел в большинстве случаев также отсутствует, но иногда он все же имеется. Под первичным пробелом, в данном случае, понимается пробел, обусловленный скачкообразным переходом одной единицы в другую (он характерен для видообразования), под вторичным пробелом понимается отсутствие переходных связующих звеньев, обусловленное их вымиранием. Действительно, между внутривидовыми подразделениями обычно можно наблюдать переход, характеризующийся постепенностью изменения морфологических и физиологических особенностей. Значит ли это, что все внутривидовые таксономические подразделения образуются без скачка, путем лишь количественных изменений? Большинство биологов, по-видимому, на этот вопрос склонно отвечать утвердительно.

* На подразделения «форма» и «отклонение» может быть следовало бы распространить закон приоритета, однако вопрос этот пока неясен. Во всяком случае, при описании видов следует учитывать формы и отклонения, отмеченные предыдущими исследователями.

** Писут, например, «данный вид представляет собой распространенную форму» или почему-то подменяют слово «видообразование» словом «формообразование».

Автор изучал внутривидовые подразделения на ископаемых пелециподах (главным образом на нижнемеловых тригониидах), причем оказалось, что переходные образования между подразделениями во всех случаях менее многочисленны, чем типичные экземпляры самих единиц. Нечто подобное имеет место и при видообразовании, сопровождающемся появлением серий мутаций (которые указывают на скачкообразный характер этого процесса): количество экземпляров мутаций, как правило, уступает количеству типичных представителей видов, связанных этими мутациями. Эта аналогия, как нам представляется, может служить косвенным указанием о возможности присутствия скачков (значительно меньшей, однако, амплитуды, чем при видообразовании, — скачков второго порядка) и при образовании внутривидовых таксономических единиц. Такая возможность не может быть исключена, если учесть, что образование большинства внутривидовых таксономических единиц является следствием смены условий существования — здесь наблюдается, следовательно, тот же стимул, что и при видообразовании. Таким образом, наличие постепенности перехода морфологических особенностей между внутривидовыми подразделениями несомненно, что же касается вопроса о наличии или отсутствии скачка между ними, то он требует дальнейшего изучения.

Есть и еще одна характерная черта внутривидовых подразделений — это возникающая во многих случаях неясность взаимоотношений рангов единиц. Так, например, иногда бывает трудно решить, что старше — мутация или раса, раса или племя.

Не вполне ясны также взаимоотношения категорий индивидуальной изменчивости, формы и отклонений. Нам представляется, что все эти категории можно было бы объединить в понятие о некой «общей изменчивости», из которой индивидуальная характеризуется наличием множества разнообразных рядов (в зависимости от тех или иных признаков) и охватывает главную массу особей, формы же и отклонения — особые случаи индивидуальной изменчивости (их можно было бы назвать «обособленной изменчивостью»), как бы выносимые за скобку последней. Правда, у форм и отклонений можно различать индивидуальную изменчивость и, таким образом, считать их рангом выше ее, но сами по себе эти категории имеют настолько низкий ранг и, кроме того, редко бывают представлены большим количеством экземпляров, что практически в этом нет необходимости. Из этих соображений на наших схемах (рис. 1 и 2) всем этим категориям придан одинаковый ранг.

Если выделяется подвид, раса, племя, морфа или мутация, то вид тем самым разделяется на подвиды, племена, морфы и мутации, из которых типичными условно будут считаться те, которые были описаны первыми. При выделении форм и отклонений вид не делится на соответствующие единицы ввиду того, что последние представляют собой нечто обособленное от основной массы особей и, кроме того, строго говоря, они не являются систематическими единицами. Подвиды и племена должны иметь географические названия. Транскрипция внутривидовых подразделений, по мнению автора, должна быть такой, какая применяется при обозначении вариеетов (это касается и подвидов).

Педантичность в практике номенклатурного обозначения внутривидовых подразделений должна соблюдаться столь же строго, как и при обозначении видов. Для внутривидовых подразделений, как и для видов, следует указывать типичные экземпляры. В качестве термина для обозначения типичного видоизменения автор предложил [1958] слово «эндотип» (endotype). Эндотипы следует указывать для всех систематических внутри-

видовых категорий, начиная с морфы и выше (таким образом указываются: «эндотип морфы», «эндотип подвида», «эндотип варьетета» и т. д.).

В пределах геологического понятия об одновременности все внутривидовые подразделения в подавляющем большинстве случаев являются одновозрастными. Если вид является руководящим для каких-либо слоев, то и все его подразделения руководящие. Исключения в некоторых случаях могут составлять только подвиды и мутации. Подвид, переживший другие подвиды, обычно превращается в самостоятельный вид, однако в отдельных случаях могут быть и исключения (теоретически это можно допустить), выявить которые может только практика стратиграфических исследований. Мутации также могут составить исключения, так как они представляют собой специальные единицы, отображающие изменения видов в вертикальном разрезе, связывающие родственные виды, которые могут значительно отличаться по возрасту. Однако нам представляется, что такие исключения должны быть редкими.

Несмотря на одновременность большинства внутривидовых подразделений, палеонтологи обязаны давать стратиграфам списки фауны, возможно более полно отображающие внутривидовую систематику. Это необходимо с целью накапливания данных об изменчивости видов в вертикальном разрезе. Факты эти со временем могут дополнить или даже изменить оценку палеонтологами тех или иных внутривидовых категорий.

Ниже приводятся краткие характеристики внутривидовых категорий, которые можно использовать в палеонтологии. Примеры приводимых внутривидовых подразделений из области зоологии можно найти в цитированных выше трудах А. Семенова-Тяншанского и Л. С. Берга. Некоторые примеры из области палеонтологии взяты из работы автора «Нижнемеловые тригониды Мангышлака и Западной Туркмении» [1958].

Подвид (subspecies, мн. ч. subspecies). Подвиды наблюдаются у многих политипических видов, обычно относительно древних, занимающих сравнительно большой ареал обитания, разделяющийся на различные эколого-географические области. Специфические условия обитания каждой из таких областей накладывают определенный отпечаток на совокупность обитающих в ее пределах особей вида.

Подвид — это совокупность особей вида, занявших определенный, обычно относительно большой ареал обитания, связанная постепенным переходом с другим подвидом (или подвидами) и обладающая способностью наследственной передачи своих характерных особенностей.

Обычно ареалы обитания подвидов соприкасаются, причем переходные образования (их всегда относительно немного) наблюдаются в местах соприкосновения. Ареалы обитания различных подвидов по величине могут значительно отличаться друг от друга. Может быть и такой (исключительный) случай, когда область распространения одного подвида окажется полностью включенной в те или иные занятой другим подвидом, и напротив того, подвиды, слабо соприкасающиеся, с удаленными друг от друга ареалами обитания, в некоторых случаях могут оказаться совершенно разобщенными какой-либо географической преградой, что в дальнейшем способствует превращению этих подвидов в самостоятельные виды. А. Семенов-Тяншанский различает первичные подвиды (отчленившиеся непосредственно от главного ствола вида) и вторичные — производные первичных подвидов [1910; стр. 19].

Обычно подвиды обладают относительно значительными или же, если и небольшими, то во всяком случае постоянными и вполне определенными отличиями. Нужно сказать, что подавляющее большинство описан-

ных в палеонтологии географических вариантов, обладающих одинаковым или весьма близким возрастом, представляют собой подвиды.

На Палеонтологическом совещании по палеозою при Академии наук СССР, в прениях по докладам, Н. П. Гересимов (1951; стр. 49) и Р. Л. Мерклин (1951; стр. 51, 52), высказали мнение, что подвид следует считать основной внутривидовой категорией. Мы считаем, однако, более правильной несколько иную формулировку: подвид является наиболее старшей по рангу внутривидовой категорией и, одновременно, основной географической единицей внутривидовой систематики.

В качестве иллюстрации подвидов в палеонтологии можно воспользоваться теми примерами, которые были приведены Р. Л. Мерклиным в его выступлении на Палеонтологическом совещании. В практике автора был выделен подвид *Trigonia (Trigonia) carinata* A g. subsp. *caspia* S a v e l. [1958] из нижнего валанжина Мангышлака. Типичный подвид (его теперь следует именовать как *T. (T.) carinata* A g. subsp. *typica* или *carinata*) был описан Л. Агассисом в 1940 г. из неокома Невшателя; в Западной Европе он распространен в неокоме (преимущественно в готериве), реже в нижнем апте, Средиземноморской зоогеографической провинции, но возможно встречается и на Кавказе. Подвид *caspia* отличается от типичного подвида рядом морфологических особенностей, не выходящих, однако, за пределы видовых признаков. Кроме названных подвидов, внутри рассматриваемого вида следует различать еще один, южноамериканский подвид, характерный для австралийской зоогеографической области: *T. (T.) carinata* A g. subsp. *argentinica* S a v e l., описанный Вивером из нижнего мела Аргентины как *T. carinata* A g. [Weaver, 1931], который также обладает характерными особенностями.

Раса (intraspecies, мн. ч. intraspecies). Л. С. Берг [1948; стр. 13] выдвинул в качестве внутривидовой единицы выше морфы категорию «раса», которая совпадает с понятием экотипа и близка к объему морфы в понимании А. Семенова-Тяншанского.

Раса, по Л. С. Бергу, географически не обособлена, иногда бывает приурочена к определенным экологическим условиям (глубине, температуре, времени нереста, грунту и пр.); к расе относятся все породы домашних животных и культурных растений.

Раса отличается от морфы большой редкостью морфологических изменений, большей длительностью существования и, следовательно, более значительным вертикальным распространением, что является важным критерием расы для выделения ее на основе палеонтологического материала. Кроме того, раса отличается от морфы большим ареалом распространения и способностью передавать свои признаки по наследству и при изменении внешних условий. Морфа передает свои признаки в потомстве главным образом при сохранении внешних условий, причем большая или меньшая стойкость в передаче наследственных свойств морфы зависит от длительности воздействия тех внешних условий, которые ее вызывают. При весьма длительном воздействии этих условий морфа переходит в расу, которая представляет собой уже более долговечную единицу, в меньшей степени зависящую от временных колебаний условий жизни и более способную к переселению. Переход морфы в расу, как мы увидим ниже, является важным моментом в видообразовании.

Весьма подробно, на примере рыб, внутривидовая дифференциация, приводящая к различным изменениям и образованию рас, была рассмотрена Н. И. Гербильским [1957]. Хотя этот автор придает наибольшее значение биологическим различиям, входящим в содержание понятия

расы, он, однако, полагает, что биологические различия приводят к морфологическим изменениям. Последний вывод подтверждает возможность выделения рас на основе палеонтологического материала.

На палеонтологическом материале точно провести границу между расой и морфой иногда бывает затруднительно; в таких случаях лучше избегать выделения расы, заменяя ее морфами, на которые раса в типичном случае распадается. Это тем более допустимо, что многие виды, образующие морфы, вообще не имеют рас — такого рода выпадение систематики, как уже подчеркивалось выше, характерно для внутривидовой систематики.

Расы обычно отличаются друг от друга различной комбинацией нескольких существенных и притом разнородных (например, форма и скульптура) морфологических особенностей или даже одним признаком, представляющим, однако, в систематическом отношении, особую важность.

Подобно тому как подвид является главной географической категорией внутривидовой систематики, раса, наряду с морфой, является главной негеографической единицей.

Примером на палеонтологическом материале может служить вид *Pterotrigonia tatianae* Savel., описанный автором из верхнеальбских отложений Мангышлака [1958]. Этот вид разделяется на две расы, встреченные совместно и связанные друг с другом переходными экземплярами (число последних значительно уступает количеству типичных экземпляров каждой из рас). Типичная раса (*infrasp. typica* или *tatianae*) по количеству образцов значительно преобладает над другой расой (*infrasp. incava*), которая отличается от первой комбинацией разнородных и весьма важных признаков — более овальным очертанием, отсутствием предареального прогиба и менее резкой ребристостью.

Мутация (*mutatio*, мн. ч. *mutationes*). Палеонтолог, в тех случаях, когда он имеет первичный материал, показывающий изменение фауны в вертикальном разрезе отложений, не прерывающихся крупными перерывами седиментации, часто имеет возможность проследить некоторые связующие звенья между родственными видами. Понятие о таких звеньях давно уже было сформулировано палеонтологом В. Ваагеном [1869], который, обозначая их мутациями,* понимал под ними «разновидности во времени», в отличие от разновидностей в пространстве. Что представляют собой последние, понять нетрудно — это, очевидно, все то, что с давних пор обозначается палеонтологами термином «вариетет» (т. е. разнообразные географические и пегеографические видоизменения, обычно одновозрастные с типичными представителями вида), но что представляют собой разновидности во времени, или мутации? Ранг их, по-видимому, различными палеонтологами понимается по-разному. Автор полагает, что мутации следует считать внутривидовыми категориями. Они представляют собой новообразование, возникающие под влиянием изменения среды обитания и подготавливающиеся медленными количественными изменениями, которые затем проявляются в виде скачкообразного возникновения новых качеств; свойства и признаки мутаций безусловно передаются по наследству. Такое содержание понятия мутации ближе всего стоит к категории раса, и мутации, по-видимому, представляют

* Термин «мутация» впоследствии употреблялся ботаником де Фризом в ином смысле — в смысле внезапных появлений новых наследственных свойств, которые по его мнению возникают независимо от влияния среды обитания. Мутации в понимании В. Ваагена иногда называют ваагенопами.

собой расы во времени. Ввиду этого можно было бы пользоваться лишь одним термином, например расой, обозначая этим словом как изменения в пространстве, так и изменения во времени. Однако это нежелательно, так как в этом случае теряется специфика изменений во времени, которую, наоборот, с точки зрения палеонтолога, следует подчеркивать. Рассматриваемые изменения во времени еще слабо изучены и термин «мутация» дает возможность выделять их среди явлений другого порядка.

Поскольку мутация в нашем понимании есть не что иное как раса во времени, то ясно, что между этими категориями нет принципиального различия; здесь нет, следовательно, того противопоставления таксономических единиц в зоологии таковым в палеонтологии, которое характерно для взглядов В. Ваагена. В равной мере мы не разделяем также идеалистических взглядов последнего о том, что развитие мутаций управляется каким-то внутренним законом. Возникновение и развитие мутаций имеют вполне материалистическое объяснение.

Помимо известных работ В. Ваагена, М. Неймайра и др., посвященных вопросу о мутациях, большой интерес представляет работа Д. М. Раузер-Черноусовой [1929] о мутациях вида *Cardium edule* L. Автор выделяет ряд мутаций этого вида, отличающихся от типичных его представителей. Эти мутации по своему рангу неравноценны друг другу, причем одна из них уже почти достигла значения самостоятельного вида. Автор определенно высказывается в пользу взгляда о том, что причиной образования данного ряда мутаций являются изменения характера среды обитания.

Те трудности, которые в некоторых случаях встречается выделение рас в палеонтологии, на мутации распространяются в значительно меньшей степени. Мутации в большинстве случаев легко узнаются даже по мелким, но постоянным морфологическим отличиям, благодаря тому, что они обычно прослеживаются в разрезах в виде определенных серий, члены которых легко можно сравнивать между собой, и при этом обычно палеонтолог может учесть фактор относительного времени и установить ход экологических изменений. Подобно расам, мутации могут развиваться на морфы. В тех случаях, когда переход между видами морфологически постепенный, можно предполагать наличие ряда мутаций, отражавшихся лишь в строении мягкого тела животного. В таких неясных случаях (аналогично тому, как это рекомендовано в отношении рас) вместо мутаций лучше выделять морфы. В типичных же случаях, когда есть возможность выделять мутации, дальнейшее более дробное деление последних (на морфы, формы и аберрации) лучше не давать, так как оно встречает большие затруднения и вряд ли может быть оправдано необходимостью. Дело в том, что существование мутации в типичном случае весьма кратковременно и, кроме того, количество особей мутации, в сравнении с особями рас невелико. Палеонтолог обычно имеет в своем распоряжении относительно небольшой в количественном отношении материал для характеристики той или иной мутации, который не позволяет ему уверенно различать особенно мелкие внутривидовые подразделения.

Мутация в понимании В. Ваагена представляет собой весьма важную внутривидовую единицу, которую следует широко применять при построении конкретных филогенетических отношений.

П л е м я (natio мн. ч. nationes). Л. С. Берг дает следующее определение категории племени. «Чем подвид является в отношении вида, тем племя является в отношении подвида; другими словами, племя есть как бы подвид второго порядка» [1948, стр. 13].

Если подвиды обычно характерны для огромных зоогеографических областей или для больших частей последних, то племена имеют более узкие участки распространения. Между этими участками на палеонтологическом материале во многих случаях нелегко бывает провести границы, вследствие чего выделение племен становится затруднительным. Затруднения возникают при выделении племен у политипических видов широкого горизонтального распространения, в тех случаях, когда подвиды не установлены; в таких случаях лучше временно отказаться от выделения категории племени. Напротив того, в случае вида сравнительно узкого горизонтального распространения, например ограничивающегося Кавказской областью, выделение племен становится возможным.

Племена в типичном случае (при наличии полной серии соподчиненных подразделений) должны разбиваться на морфы.

В качестве примера рассматриваемого подразделения можно привести вид *Linotrigonia (Oistotrigonia) alekseitschiki* S a v e l., описанный автором из верхнего альба Мангышлака (за пределами этой области данный вид пока не встречен). Этот вид разбивается на два племени, из которых одно, более многочисленное и типичное [*L. (O.) alekseitschiki* S a v e l. natio *alekseitschiki* S a v e l. или natio *typical*], характерно для Северного Мангышлака, другое же, отличающееся от первого главным образом массивностью и большей выпуклостью раковины, характерно для Южного Мангышлака; это племя отмечено как *L. (O.) alekseitschiki* S a v e l. natio *kelemburdyensis* S a v e l.

Морфа (morpha, мн. ч. morphae). Автор придает большое значение применению в палеонтологии негеографических внутривидовых единиц ввиду того, что они, как правило, более многочисленны и более часто встречаются, чем географические. Вид может не иметь ни подвидов, ни племен, но он всегда почти включает целую гамму негеографических подразделений, заставляющую задумываться стратиграфа и палеонтолога. Изучение этих подразделений имеет большое значение для правильного понимания границ вида. В качестве основных негеографических единиц следует принять категорию «раса», а также очень удобное для этой цели подразделение «морфа» (в понимании А. Семенова-Тяншанского). Такого рода единицы не могут быть понятиями чрезмерно узкими*, и морфа как раз удовлетворяет таким требованиям.

А. Семенов-Тяншанский следующим образом формулирует понятие морфы: «это — охватывающее обширные группы индивидов или — периодически — целые генерации, более или менее резкое отклонение основного типа вида или расы (расами данный автор называет подвиды — *A. C.*), вызванное резким изменением некоторых специальных условий существования, как, например, субстрата, отдельных элементов климата, пищи и т. д., — отклонение, более или менее стойко держащееся, пока действуют указанные измененные условия» [1910; стр. 21, 22].

Объективный критерий морфы, по мнению А. Семенова-Тяншанского, сводится к следующему.

1) Наличие свойственных отдельным генерациям или последовательным рядам генераций постоянных, но не всегда наследственных отличительных признаков (или признака), постоянных только при непрерыв-

* Здесь следует учесть наличие разнообразной специфики организмов различных классов, но несмотря на такое разнообразие таксономическое значение признаков должно оцениваться в одинаковых единицах.

вающемся или периодически регулярно повторяющемся воздействии определенных физических или химических факторов (климатических, почвенных, орографических, пищевых и др.).

2) Легкая возвращаемость видоизменения вне этих условий к родоначальной форме.

3) Отсутствие определенного ареала обитания; спорадичная повторимость видоизменения в области распространения родоначальной формы, т. е. вкрапленность мест его обитания в ареал распространения основной формы (вида или расы), или же приуроченность его к определенному сезону в виде периодически повторяющейся формы [1910; стр. 22].

По мнению А. Семенова-Тяншанского морфа является как бы первообразом подвида, еще не окрепшего и не достигшего стойкости в передаче своих особенностей по наследству.

В зависимости от характера факторов, вызывающих образование морфы, последняя может быть «почвенной или эдафической» (*morpha edaphica*), термической (*m. thermica*), холодовой (*m. frigida*), горной (*m. montana*), альпийской (*m. alpestris*), высокогорной (*m. alticola*), водяной (*m. lacustris*), теневого (*m. umbratilis*), сезонной (*m. periodica*) и т. д.» [1910; стр. 23]. Данная терминология, разработанная главным образом для наземных животных, показывает разнообразие типов морф. В палеонтологии, главным образом в палеозоологии беспозвоночных, которая имеет дело в основном с остатками морских животных, можно выделить ряд других типов, например морфы особых фаций, различных глубин, различной солености бассейнов и др. Д. Л. Степанов, давая характеристику морфы, указывает: «Палеонтолог в качестве морф может выделять серии отклоняю ихся от типа особей, при оченных к о п е е л е н н ы м а ц и я м. ак, например, среди некоторых видов верхнепалеозойских брахиопод на Урале отчетливо выделяются морфы, приуроченные к рифовым фациям, отличающиеся от форм того же вида из нормальных слоистых известняков более крупными размерами» [1952; стр. 129].

Однако подробная разработка градаций морф и соответствующей терминологии, применительно к палеонтологии — дело будущего. Важно отметить наличие среди морф двух различных группировок (в данном случае подразумеваются морфы одного вида): одни морфы совместно не встречаются, являясь как бы антагонистами (например, морфы фаций), другие* же встречаются совместно и могут быть встречены в одном однородном слое одного обнажения или даже в одном образце. Как в том, так и в другом случае, на палеонтологическом материале отнюдь не всегда можно определить тип морфы, т. е. выяснить связь образования данной морфы с теми или иными условиями обитания; в особенности трудно установить тип совместно встречающихся морф. Могут возразить, что если мы не в состоянии на каком-либо этапе полностью выяснить происхождение тех или иных морф, то мы тем самым лишаемся права их выделять. Неправильность такой точки зрения видна уже из следующих соображений, основанных на аналогии: виды в палеонтологии (да и вообще в биологии) в подавляющем большинстве случаев выделяются

* Причины образования этих морф пока неизвестны. Они обособляются в силу таких различий условий обитания, которые могут проявляться в одном пункте и сравнительно быстро сменять друг друга во времени. Возможно, например, что данные морфы принадлежат различным поколениям, условия существования которых были несколько различными в силу изменившегося пищевого, температурного или какого-либо другого фактора.

независимо от вопроса о причинах их образования. Этот вопрос почти всегда возникает после выделения вида или же вообще не ставится. Его откладывают в связи с недостатком или отсутствием данных. Такая практика, несмотря на ее недостатки, имеет уже то положительное значение, что позволяет накопить огромный материал по систематике организмов. Таким образом, исходя из этой аналогии, следует допустить возможность выделения морф в палеонтологии даже в тех случаях, когда вопрос о причинах их образования еще не вполне ясен, отодвигая окончательное его решение на будущее.

В качестве критериев морфы в палеонтологии можно выделить ряд факторов и соображений:

- 1) морфологические особенности, являющиеся, как и при выделении других систематических единиц, главным критерием;
- 2) фациальные особенности отложений и другие данные, которые могут служить указанием о характере среды обитания;
- 3) отсутствие сплошного ареала распространения (вкрапленность мест обитания в область распространения географических категорий или вида в целом).

К этому следует добавить, что выделение морф только тогда становится убедительным, когда оно сопровождается подробным изучением нижестоящих категорий, т. е. индивидуальной изменчивости, форм и аберраций. Как и раса, морфа характеризуется значительным изменением* комбинации разнородных признаков (например, формы раковины и скульптуры), либо одного особенно существенного признака, в то время как формы и аберрации характеризуются в основном отклонением лишь одного признака, причем, если это отклонение касается важного признака, оно имеет незначительную амплитуду, если же изменяется второстепенный признак, то изменение это может достигать значительных размеров.

Примером может служить альбский вид *Inoceramus sulcatus* P a g k., много раз описывавшийся на материале различных областей Западной Европы; он часто встречается также в Советском Союзе. Как показали исследования автора [1956], этот вид существовал в виде двух резко выделяющихся и одинаково часто встречающихся в ископаемом состоянии антагонистических морф. Типичная из этих морф (*morpha typica*)** отличается от другой морфы (*morpha aequaliplicata* S a v e l.)*** неправильными радиальными складками, неглубоким луночкообразным углублением впереди макушки и более резко неравносторонней раковинной. Характерно для этих морф то, что они совместно либо не встречаются, либо встречаются исключительно редко; экземпляры с переходными признаками также встречаются редко. Каждая из этих морф была отмечена автором во многих небольших и как бы перемежающихся районах Мангышлака, но никогда эти морфы не отмечались совместно. Каждое из этих видоизменений имеет свои ряды изменчивости и отклонения, почти не распространяющиеся на признаки другого видоизменения. Эти данные, если их сопоставить с вышеназванными отличиями, охваты-

* Следует отметить, что морфологические изменения морфы обычно несколько менее резки по сравнению с изменениями расы.

** Эта морфа, к которой относится и голотип вида, была до автора описана как *I. sulcatus* P a g k. многими палеонтологами, в том числе: Parkinson, 1918, стр. 59, табл. 1, фиг. 5; Sowerby, 1821, стр. 343, 344, табл. 306; Deshayes, 1831, стр. 62, табл. 12, фиг. 7; Семенов, 1899, стр. 61, табл. 1, фиг. 17.

*** Эта морфа была описана как *I. sulcatus* P a g k. многими авторами, в том числе: Orbigny, 1846, стр. 504, табл. 403, фиг. 3—5; Goldfuss, 1866, стр. 55, табл. CX, фиг. 1; Wollleman, 1903, стр. 273, табл. VI, фиг. 10.

вающими комбинацию разнородных признаков, дают возможность относить эти видоизменения к категории морфы. Выделенные морфы, поскольку они являются антагонистами, связаны с какими-то несовместимыми в одном пункте различиями условий обитания, какими именно — осталось невыясненным.

Отклонение (aberratio, мн. ч. aberrationes). Как уже указывалось выше, отклонения и формы представляют собой понятия, настолько близкие к изменчивости вообще, что их можно считать частными случаями последней.

Объективный критерий отклонения и формы, по А. Семенову-Тяньшанскому, состоит в следующем [1910; стр. 24]:

«1) Присутствие одного или нескольких несущественных (обыкновенно цветowych, реже скульптурных или других), но иногда и очень резких структурных признаков, неодинаково развитых у разных особей даже из потомства одной самки; полная, следовательно, неустойчивость этих признаков в рядах индивидов и генераций.

2) Отсутствие прямой наследственности в передаче, в природных условиях этих признаков, часто зависящих от случайных влияний в разных стадиях развития (как яйцо, личинка, нимфа у насекомых) на часть или на единичных особей данного потомства.

3) Независимость или слабая зависимость их от географических условий, так как aberrации наблюдаются в одно время и в одном месте с типичной формой вида, расы или морфы».

Собственно отклонения отличаются от так называемой индивидуальной изменчивости тем, что они касаются признаков, не входящих в состав изменений, на основании которых устанавливаются наиболее выделяющиеся ряды индивидуальной изменчивости основной массы особей морфы или другой более старшей единицы. Отклонения наблюдаются у видов с особенно интенсивной и разносторонней изменчивостью, которая не может быть выражена лишь обычными рядами индивидуальной изменчивости. Крайние типы изменений, выходящие за пределы наиболее выделяющихся рядов индивидуальной изменчивости, и обозначаются в качестве отклонений. Обычно количество экземпляров отклонений бывает ничтожно по отношению к количеству экземпляров основной массы особей вида. Еще большую редкость представляют переходные экземпляры между отклонениями и типичными экземплярами.

Отклонения можно обозначить либо буквами греческого алфавита, как предлагает А. Семенов-Тяньшанский, или же при помощи латинских названий, отображающих характер изменений.

Примером может служить отклонение *Korobkovitrigonia korobkovi* S a v e l. aberr. *aviformis* S a v e l., выделенное автором [1958]. Данное отклонение отличается от экземпляров основной массы имевшихся в нашем распоряжении створок незначительными, но резко бросающимися в глаза оригинальными особенностями скульптуры: первое заднее ребро описывает два малых полукруга (в противоположность типичным экземплярам, у которых все задние ребра, в том числе и первое, описывают один шпорообразный полукруг), обращенные выпуклостью в сторону окончания киля. Из числа 135 экземпляров вида *Korobkovitrigonia korobkovi* S a v e l., имеющихсЯ в коллекции автора, только три экземпляра относятся к данному отклонению.

Форма (forma, мн. ч. formae). Л. С. Берг следующим образом определяет понятие формы [1948; стр. 14]: «Под именем форм (forma) понимаются такие отклонения, которые закономерно появляются у раз-

ных таксономических единиц, иногда принадлежащих даже разным видам». Эта повторяемость у разных таксономических единиц и является свойством, отличающим форму от отклонения. Ранг форм и отклонений следует считать более или менее одинаковым, поэтому выделение одного из этих подразделений внутри другого нежелательно.

Интересные соображения в отношении категории «форма» приводит Д. Л. Степанов [1952; стр. 129]: «Термином «форма» представляется целесообразным обозначать явления диморфизма или полиморфизма, проявляющиеся среди особей, происходящих из одного и того же биотопа. Такие отклонения нередко возникают параллельно в пределах различных видов одного рода. Так, в ряде видов продуктид можно выделить параллельные серии крупных и карликовых или широких и узких форм, которые соответственно и могут обозначаться как *forma major* и *f. minor* или *f. lata* и *f. angusta*. У многих видов ринхонеллид наблюдается диморфизм, проявляющийся в наличии форм со вздутой и уплощенной раковиной».

«Интересной задачей, возникающей перед палеонтологом, имеющим дело с подобными проявлениями диморфизма, является биологическое их истолкование. Обращаясь к приведенным примерам, можно видеть, что мы встречаемся при этом с явлениями различного порядка. Диморфизм у некоторых продуктид (маргинифер), проявляющийся в совместном нахождении индивидов нормального размера и карликовых экземпляров, имеющих раковину, геометрически подобную таковой взрослых форм, пытались объяснять половыми различиями (Гарвуд, Мюир-Вуд). Такое объяснение едва ли может быть принято, и это явление, по-видимому, правильнее связывать с воздействием факторов внешней среды».

Формы, подобно отклонениям, можно обозначать латинскими словами.

Уродство (*monstrositas*, мн. ч. *monstrositates*) или аномалия (*abnormites*, мн. ч. *abnormitates*). Этим термином следует обозначать разнообразные незакономерные отклонения от нормы патологического или травматического характера. При палеонтологическом описании те из аномалий, которые являются единичными и носят чисто индивидуальный характер, следует отмечать, не давая им, однако, специальных латинских названий. Напротив, последние желательно применять для обозначения аномалий или уродств, которые имеют, или могут иметь массовое распространение. Следует отметить, что строгое соблюдение правила приоритета в отношении этих названий весьма затруднительно, ввиду большого разнообразия уродств, не позволяющего точно отождествлять даже изменения более или менее сходного характера.

Примером аномалии, которая может иметь массовое распространение (т. е., которая может оказаться не единичной) может служить аномалия *Korobkovitrigonia korobkovi* S a v e l. *abnormites neotenica* S a v e l., отмеченная автором [1958]. Раковина данной аномалии, по возрасту относящаяся к третьей стадии роста (стадии роста выделялись автором на основании определения возраста экземпляров по годовым кольцам роста), по ряду важнейших признаков (форма, толщина, скульптура и внутреннее строение) сходна с экземплярами первой и второй стадий роста.

Разновидность (*varietas*, мн. ч. *varietates*). Это наиболее старая, но в то же время и наиболее неопределенная внутривидовая категория. Длительное время она употреблялась в биологии и, особенно, в палеонтологии в столь широком смысле, что фактически охватывала чуть ли не все видоизменения. В лучшем случае ею обозначались подвиды, племена, расы, мутации и морфы, в худшем же все остальные кате-

гории, включая не только проявления изменчивости, но даже возрастные изменения и уродства. В настоящее время термин разновидность или вариетет почти утратил определенное биологическое содержание и таким образом в значительной мере потерял научное значение, в силу чего дальнейшее его применение в прежнем широком значении может принести не пользу, а вред. Этот взгляд (выше он не раз уже нами подчеркивался) разделяется большинством передовых современных биологов и палеонтологов. Отчасти он нашел свое отражение в Большой советской энциклопедии, где категория «вариетет» охарактеризована в качестве термина устаревшего. После сделанного обзора внутривидовых категорий становится очевидным, что термину «вариетет» (если рассматривать этот вопрос с принципиальной точки зрения) нет места во внутривидовой систематике. Несмотря на это и в настоящее время находятся защитники термина «вариетет» в прежнем понимании, мотивирующие свою точку зрения «удобством» данного термина. Это удобство, однако, на деле имеет весьма двусмысленный характер — оно позволяет отмахнуться от действительно научной разработки внутривидовой систематики.

Несмотря, однако, на все недостатки устаревшего термина «вариетет», полностью от него в настоящее время отказываться пока не следует. Термин этот необходимо сохранить, сильно ограничив его содержание и применение употреблением в тех неясных случаях, когда по ряду причин (плохая сохранность или ограниченность материала, недостаточно четкая геологическая документация) точное определение внутривидовой категории затруднено. При таких обстоятельствах термин «вариетет» может временно заменять внутривидовые подразделения от подвида до морфы; его, однако, следует стараться не распространять на категории формы и отклонения (в противном случае возникает несоответствие: категории «форма» и «отклонение» не являются систематическими единицами, поэтому формально правило приоритета на них не распространяется, в то время, как на категорию «вариетет» это правило распространяется). В связи с таким ограничением применения термина *varietas* следует отказаться от широкого употребления его русского синонима («разновидность») для обозначения самых разнообразных внутривидовых подразделений, как это принято у палеонтологов. Такое употребление слова «разновидность» делает его неопределенным, значение его как термина теряется. В качестве слова свободного пользования (потребность в таком слове в языке палеонтолога ясно ощущается), служащего для обозначения внутривидовых подразделений всех рангов, как систематических, так и несистематических, мы предлагаем употреблять слово «видоизменение». Таким образом, язык палеонтолога очистится от неправильного употребления термина «разновидность».

Палеонтолог должен стремиться выделять вполне определенные внутривидовые категории, если же это затруднительно, он может выделить вариетет, причем желательно, чтобы он дал при этом хотя бы провизорные указания о том, к какой внутривидовой таксономической единице этот вариетет приближается. Старые вариететы (описанные предшественниками), в тех случаях, когда характер материала это позволяет, необходимо переописывать, относя их к тем внутривидовым категориям, которым они соответствуют.

Индивидуальная изменчивость. Изменчивость или, точнее, индивидуальная изменчивость в настоящее время является обязательным пунктом палеонтологического описания. К сожалению, однако, изучение изменчивости в большинстве случаев сводится к весьма лако-

ничной фиксации характера колебаний различных признаков без количественного учета и систематизации фактов. В этом по-прежнему сказывается недооценка значения изменчивости.

Особенно велика роль изучения изменчивости при установлении внутривидовых подразделений. При выделении последних следует идти от низшего к высшему, и началом должно служить изучение индивидуальной изменчивости, которое дает палеонтологу определенное представление о внутривидовом разнообразии вида, позволяет правильно оценивать различные видовые признаки и дает дополнительный критерий к установлению форм и отклонений, после чего можно уверенно приступить к выделению других внутривидовых категорий более высокого ранга.

При изучении индивидуальной изменчивости следует точно учитывать колебания различных признаков, производя многочисленные измерения, на основании которых выводить средние данные и пределы колебаний различных величин и их отношений. Но вместе с тем необходимо установить главные черты изменчивости того или иного вида, что достигается путем построения так называемых рядов индивидуальной изменчивости. Таких рядов можно было бы построить очень большое число в зависимости от разнообразия признаков, которые можно положить в их основу, но задача состоит в выявлении главных рядов, таких рядов, которые, с одной стороны, дают ясное представление об изменении главных видовых признаков, с другой — позволяют резче оттенить различия между внутривидовыми категориями. Для пелеципод, например, очень полезно выделять ряды изменчивости по форме раковины, причем параллельно следует изучать и возрастные изменения. Форма раковины у пелеципод обычно является важным видовым признаком, но в то же время она подвержена большой изменчивости. Построение рядов изменчивости по данному признаку выясняет пределы его колебаний и намечает закономерности изменения формы раковины. Такого рода ряды изменчивости желательно иллюстрировать схематическими рисунками.

В о з р а с т н ы е и з м е н е н и я. Наряду с изучением изменчивости и всегда параллельно с нею следует изучать возрастные изменения. Известно, что в результате пренебрежения последними нередко возникают грубые ошибки: даются неправильные диагнозы, один вид часто описывается как ряд видов, разные виды отождествляются. Возрастные изменения интересны также и в том отношении, что нередко проливают свет на филогенетические отношения видов.

В процессе палеонтологических исследований с целью разграничения видов или внутривидовых таксономических единиц палеонтолог сравнивает различные экземпляры; эти сравнения, однако, только тогда дают эффективные результаты, когда сравниваются одновозрастные экземпляры. Для того, чтобы следовать этому правилу, палеонтолог должен уметь хорошо различать фазы возрастных изменений.

Ценных результатов можно достичь путем выделения определенных стадий роста, обоснованных четким критерием. Так, автор, изучая возрастные изменения нижнемеловых тригониид [1955, 1958], на основании определения возраста экземпляров по годовым кольцам выделял у разных видов стадии роста. Эти стадии были подробно описаны, охарактеризованы цифровыми данными и иллюстрированы рисунками и графиками, показывающими корреляцию признаков. Для каждой стадии был указан этастип (возрастной тип). Термин этот введен автором [1955] для обозначения типичного экземпляра определенной стадии роста, выделенной на основании точных данных (по годовым кольцам). Этастип подобно

голотипу, как правило, избирается из числа экземпляров, относящихся к преобладающему ряду изменчивости, если такие ясно намечаются внутри вида. Эта стадия вполне взрослой стадии (но без резких старческих признаков) одновременно является и голотипом вида. Выделенные стадии дают ясное представление об изменении признаков в зависимости от возраста и устанавливают возрастные признаки, характерные для отдельных видов. Тем самым был получен ясный критерий для оценки видовых признаков, что дало возможность более уверенно проводить границы между видами, а также выделять различные внутривидовые категории. Изучение возрастных стадий производилось автором в неразрывной связи с изучением индивидуальной изменчивости и внутривидовых подразделений.

3. ВНУТРИВИДОВЫЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ И ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Вопросы внутривидовой систематики нельзя рассматривать в отрыве от других общих вопросов биологии, в частности, от проблемы видообразования. Это вполне естественно, ибо, как писал Ч. Дарвин: «Всякая правильная классификация есть классификация генеалогическая». Это в основном, правда, относится к надвидовой систематике, но совершенно ясно, что и внутривидовые категории необходимо рассматривать с точки зрения их динамики, движения во времени.

Какова же роль внутривидовых категорий при видообразовании? Вопрос этот был поднят Т. Д. Лысенко [1952], мнение которого в основном сводится к следующему: разновидность* — есть форма существования вида, ступенью в видообразовании она служить не может, ибо при видообразовании старый вид непосредственно переходит в новый вид, причем тот и другой разделены скачком, который отвечает первичному пробелу; этот скачок является особым рода красной чертой — какие бы изменения не происходили по обе ее стороны с внутривидовыми категориями, они, по-видимому, не имеют никакого отношения к видообразованию.

Итак, один вид переходит в другой без каких бы то ни было промежуточных образований и предшествующих явлений, отражающихся на видоизменениях. Этот пример и эти выводы, кстати требующие проверки, как известно, получены на материале изучения культурных растений. Если же попытаться найти некоторую аналогию в естественной природе, то такой пример до некоторой степени (однако, не вполне!) соответствует видообразованию в случае монотипического вида, не имеющего географических категорий. Переход монотипического вида в другой вид вполне возможен, но это, во-первых, частный случай, а, во-вторых, и здесь видообразованию предшествует развитие различных внутривидовых категорий, часть которых, с точки зрения развития, безусловно следует считать стадиями видообразования. Кроме того, нельзя выводы, полученные на основании исследования биологии культурных растений, механически переносить на биологию вообще.

Общие вопросы видообразования, несомненно, удобнее всего рассматривать на примере политипических видов, ибо в этом случае мы сталкиваемся с большим разнообразием явлений и с более типичными чертами

* Под разновидностью упомянутый автор понимает то, что мы предлагаем обозначить словом «видоизменение».

динамики развития, наблюдающейся в естественной природе. Рассмотрим же некоторые вопросы видообразования на примере большого полиморфического вида. Пример этот иллюстрируется рис. 3, на котором схематически представлены наиболее существенные черты изменений вида в пространстве и времени.

Самые низшие из внутривидовых категорий, такие как формы, отклонения и крайние члены рядов индивидуальной изменчивости, не могут непосредственно (без промежуточных образований) давать начало новым видам, так как они растворяются в огромной массе остальных (типичных)

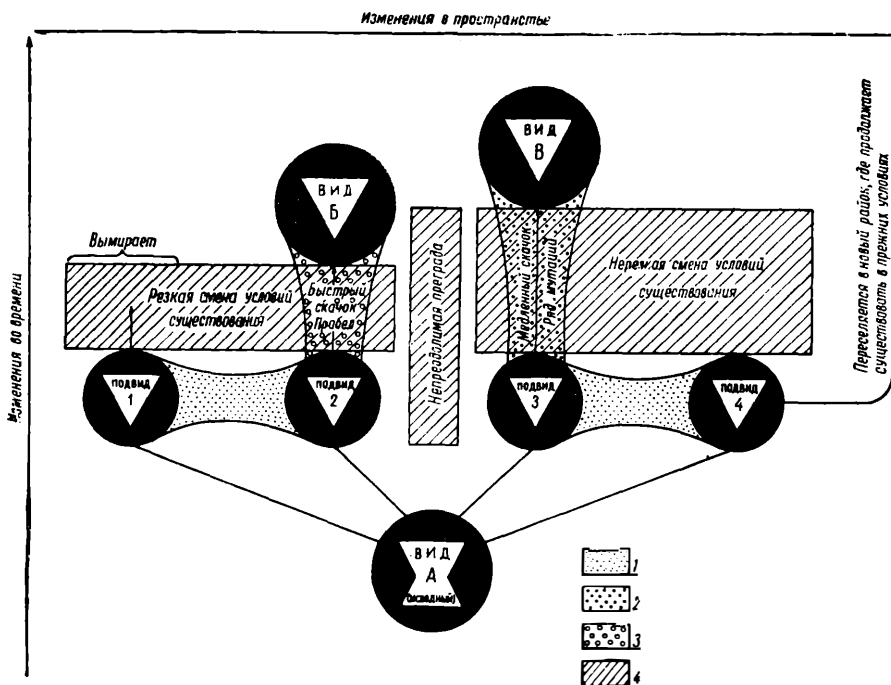


Рис. 3. Вид в пространстве и времени. Схема видообразования.

1 — постепенный переход морфологических и физиологических особенностей; 2 — переход с образованием ряда мутаций; 3 — переход с пробелом (переходные образования отсутствуют); 4 — смена условий существования.

особей. Связывать непосредственно видообразование с этими категориями так же невозможно, как полагать, что путем добавления капель раствора соли в большой бассейн проточной воды можно изменить соленость последнего. Видообразование только тогда начинает идти быстрыми шагами, когда изменения охватывают более или менее значительные массы особей, что имеет место уже при образовании морф. Однако и морфы до тех пор, пока они прочно не закреплены наследственностью, не могут дать начало новому виду. Таким образом, только лишь расы и племена, а также мутации (в понимании В. Вагаена) и подвиды, образуя последовательные ряды, могут переходить в новые виды. Образование нового вида из старого мономорфного вида, как нам представляется, также возможно только лишь с помощью стадии расы или нескольких рас (мутаций). Однако типичным случаем видообразования следует считать образование вида через подвид, т. е. через географическое видоизменение. На рис. 3 представлен полиморфный вид А, разделившийся на четыре подвиды, каждый

из которых в дальнейшем может подвергнуться особым изменениям. Все подвиды вначале связаны друг с другом и дают промежуточные образования (это показано на рисунке точечной штриховкой). Предположим, однако, что в дальнейшем подвиды 1 и 2 оказались отделенными от подвидов 3 и 4 некоторой непреодолимой географической преградой. Эта преграда, во-первых, не позволяет названным парам подвидов смешиваться, что уже в значительной мере благоприятствует их обособлению, во-вторых, она может способствовать возникновению совершенно различных условий существования для каждой пары видов. Предположим, что условия существования подвидов 1 и 2 резко изменились; при этом один из подвидов, который не смог приспособиться к этим изменениям, полностью вымирает, другой же подвид переходит в вид Б, причем образование этого вида сопровождается быстрым скачком. Теперь возьмем вторую пару подвидов (подвиды 3 и 4). Предположим, что здесь имело место очень постепенное изменение условий существования. При этом один из подвидов переходит в вид В, причем это видообразование сопровождается медленным скачком с образованием ряда мутаций. Другой подвид переселяется (медленность изменений это позволяет) в новый район, где продолжает существовать в прежних или более или менее сходных условиях; вид А, следовательно, продолжает существовать только в форме этого подвида. Понятно, что при превращениях последних трех подвидов участие всех их категорий в процессе видообразования не обязательно. Некоторые категории могут исчезнуть, не дав никаких родичей.

Таким образом, мы видим, что теоретически легко можно допустить, что судьба разных подвидов политипического вида может быть различной. Напротив, совершенно невозможно допустить непосредственный и полный переход политипического вида со всеми его географическими и негеографическими категориями в новый вид. Ни в условиях существования на нашей планете, ни в свойствах органического живого вещества мы не знаем таких сил, которые бы оправдывали подобное допущение. Мы должны сделать и еще один важный вывод из разобранного примера: образование нового вида всегда предшествует образованию различных внутривидовых категорий, которые с точки зрения развития можно рассматривать в качестве стадий или этапов видообразования. Чем больше вид имеет видоизменений, в особенности географических, тем лучше он приспособлен к жизни, тем больше у него шансов одержать победу в борьбе за существование, дать начало другому виду (или нескольким видам) либо, наконец, мигрировать в случае наступления неблагоприятных условий.

Следует подчеркнуть, что процесс видообразования, вызывающийся изменением среды обитания, усиливается фактором естественного отбора наиболее приспособленных, который в разнообразных формах постоянно действует в природе. Обратной стороной воздействия этого фактора является быстрое или постепенное вымирание более пассивных по темпам своей эволюции популяций вида.

Одним из наиболее важных и в то же время наименее изученных сторон видообразования является вопрос о скачке. В настоящее время многие передовые зоологи, ботаники и палеонтологи полагают, что видообразование сопровождается скачком, который мыслится как переход медленных количественных изменений в быстрые качественные. Действительно, имеются все основания считать этот взгляд правильным. Скачок соответствует первичному пробелу (переходные образования отсутствуют), который в дальнейшем может усилиться так называемым вторичным пробе-

лом, объясняющимся вымиранием тех внутривидовых категорий двух родственных видов, которые показывают их близость.

До сих пор, к сожалению, работ, посвященных изучению скачка на конкретном материале видообразования в естественных условиях сравнительно мало, что объясняется весьма большими трудностями, с которыми сопряжены такого рода исследования. Что же касается экспериментальных данных и выводов, полученных на основании изучения биологии культурных растений и домашних животных, то их, во-первых, не всегда возможно переносить на естественную природу, а, во-вторых, они часто возбуждают различные сомнения. Это, в частности, касается очень интересных работ Т. Д. Лысенко [1948, 1952], показавших скачкообразный переход (под влиянием изменений условий существования) различных видов культурных растений в другие виды (твердая пшеница переходит в мягкую пшеницу или рожь, пшеница переходит в ячмень, овес и овсюг; есть и другие примеры). Если даже эти факты правильны, то все же остается сомнительной законность аналогии, которая здесь проводится между данными фактами и видообразованием в естественных условиях. В самом деле, возьмем пример: пшеница переходит в рожь, причем рожь может обратно перейти в пшеницу. Во-первых, в данном случае мы не получаем действительно нового вида, нап отив, здесь и во всех других случаях такого рода «видоо разовании» среди культурных растений образуются старые, давно культивируемые человеком виды, свойства которых (очевидно еще слабо изученные агробиологами) могут сильно отличаться от свойств дикорастущих растений. Во-вторых, «видообразование» здесь происходит так быстро, что если бы в естественных условиях существовало хотя бы слабое подобие таких темпов видообразований, мы постоянно бы видели в природе бесчисленные переходы одних видов в другие, чего однако не наблюдается. Кроме того, в приведенных примерах оказывается возможным развитие вспять: вид А переходит в вид Б, но последний с такой же легкостью может вновь перейти в вид А. Таким образом, здесь «видообразование» идет по схеме песочных часов, для которой нет и не может быть прямой аналогии в естественных условиях, в особенности же в мире животных. Следует, кроме того, подчеркнуть, что если бы подобные явления действительно происходили в естественных условиях, то именно палеонтолог первым должен был бы на них натолкнуться, констатируя в ряде случаев перемежаемость каких-то видов А и Б в вертикальном разрезе отложений. Однако палеонтология не знает ни одного факта подобного рода. Упомянутые работы Т. Д. Лысенко, однако, по-видимому, могут служить косвенным подтверждением скачкообразности развития органического мира и первенствующей роли в процессе эволюции изменений условий существования.

Большой интерес представляют исследования Г. А. Шмидта [1947], посвященные изучению скачка при видообразовании в естественных условиях. Этот автор, изучая видообразование у немертин и рыбных плязок, пришел к выводу о скачкообразности данного процесса и полной его зависимости от перемен условий обитания. Автор формулирует свои выводы следующим образом: «Размер скачка определяется, в основном, различием между прежними и новыми экологическими отношениями. В каждом отдельно взятом этапе образования нового вида следует различать три основных фазы: а) период накопления внутривидовых изменений, б) период перехода от прежних экологических отношений к новым, в) период совершенствования морфо-физиологических особенностей соответственно новым экологическим отношениям вида. Первая и

третья фазы характеризуются длительностью и постепенностью, вторая — скачкообразным характером изменений» [1947; стр. 99].

Весьма интересно, что изучая образование одного вида немертин (*Lineus ruber*), Г. А. Шмидт склоняется к мысли, что в данном случае имели место два скачка [Г. А. Шмидт, 1947, стр. 85]. Нам представляется, что промежуточное видоизменение, ограниченное этими двумя скачками, с полным правом можно считать мутацией в понимании В. Ваагена. Легко можно допустить, что в природе многочисленность скачков и, следовательно, мутаций, при видообразовании является вовсе не исключением, а скорее правилом.

На основании некоторых данных биологии, подобных приведенным в работе Г. А. Шмидта, а также палеонтологических материалов, необходимо допустить возможность существования в природе по крайней мере двух типов скачков при видообразовании: скачков быстрых и скачков медленных. Примером быстрого скачка может служить образование вышеназванного вида немертин, по Г. А. Шмидту, которое очевидно сопровождается образованием некоторой промежуточной мутации. Быстрый скачок, объясняющийся быстрой сменой условий существования, показан на рис. 3 на примере образования вида Б. По мысли автора, он может сопровождаться образованием одной или нескольких последовательных мутаций, разделенных скачками, которые соответствуют первичным пробелам. На такие представления наводят отличия (зачастую очень большие), замечающиеся между двумя родственными видами, из которых один возможно является предковым. В таких случаях трудно представить себе видообразование, сопровождающееся только лишь одним скачком.

Труднее всего, однако, доказать наличие скачка, в особенности быстрого, на палеонтологическом материале, так как отвечающий скачку первичный пробел противники скачков всегда могут объяснить наличием вторичного пробела, т. е. несовершенством геологической летописи. Палеонтология располагает огромным количеством фактов, которые следует истолковывать в смысле видообразований, сопровождающихся медленными скачками. В данном случае имеются в виду факты «постепенного» перехода одного вида в другой. Постепенность эта в одних случаях имеет ярко выраженный прерывистый характер, в других же случаях она характеризуется действительно постепенными морфологическими изменениями. В первом случае мы имеем дело с сериями последовательно сменяющих друг друга мутаций (или рас во времени), хорошо проявляющимися в морфологическом строении, во-втором же случае следует предположить наличие аналогичных серий мутаций, отражающихся лишь в строении мягкого тела животного; последний случай можно назвать скрытым скачком. Скрытый скачок, впрочем, можно допускать как при медленном, так и при быстром видообразовании. На существование «скрытого скачка», не применяя однако употребленного здесь выражения, указывают В. Е. Руженцев [1953; стр. 32] и Д. Л. Степанов [1952; стр. 124].

Медленный скачок иллюстрируется нами на примере образования вида В (рис. 3). Существование такого скачка, подтверждающееся данными палеонтологией, можно обосновать и путем некоторых логических построений: медленность его всецело зависит от медленности и постепенности смены условий существования; более быстрый темп видообразования в данном случае был бы вреден для животного, да он и невозможен, так как стимул для быстрых изменений здесь отсутствует. Мутации,

образующиеся при медленном скачке, также отделены друг от друга скачками, соответствующими первичным пробелам. Таким образом, медленный скачок в сущности представляет собой более или менее длинный ряд мелких скачков, амплитуды которых значительно уступают амплитудам при быстрых скачках.

Следует подчеркнуть, что видообразование, в особенности при медленном скачке, процесс длительный; он, несомненно, в большинстве случаев охватывает десятки и сотни тысяч лет.

Изучение медленных и скрытых скачков на палеонтологическом материале сопряжено с большими трудностями. Здесь на помощь исследователю может прийти вариационная статистика, так как экземпляры мутаций, как правило, менее многочисленны, нежели типичные экземпляры тех видов, которые эти мутации связывают.

Процесс видообразования представляет собой одну из сложнейших проблем биологии. Естественно, что здесь еще много неясного, проблематичного. Многие стороны этой проблемы, безусловно, могут быть освещены благодаря изучению внутривидовых подразделений. Только изучив во всей полноте внутривидовые подразделения, можно составить себе ясное представление о границах того или иного вида и о его изменениях в пространстве и времени. Занимаясь внутривидовыми подразделениями, палеонтолог сталкивается со многими неясными вопросами видообразования, для решения которых может быть получен новый интересный материал. Изучение внутривидовой систематики, как это следует из всего вышеизложенного, сопряжено с применением разнообразных методов, помимо чисто морфологического, и методы эти необходимо всячески совершенствовать.

ЛИТЕРАТУРА

Архангельский А. Д. Моллюски верхнемеловых отложений Туркестана. Вып. 1, Тр. ГК, нов. сер., вып. 152, Петроград, 1916.

Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Часть 1, 1948.

Гербильский Н. Л. Внутривидовая биологическая дифференциация и ее значение для вида в мире рыб. Вестн. Лен. гос. ун-та, сер. биол., № 21, вып. 4, 1957.

Лысенко Т. Д. О положении в биологической науке. Доклад на сессии Академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина, 1948.

Лысенко Т. Д. Новое в науке о биологическом виде. Сельхозгиз, 1952. Материалы палеонтологического совещания по палеозою. АН СССР. Палеонтологический институт и Институт геологических наук, 1953.

Раузер-Черноусова Д. М. Об одном ряде мутаций *Cardium edule* L. Изв. Асс. науч.-исслед. ин-тов при физ.-мат. ф-те МГУ, т. 11, № 1, 1929.

Раузер-Черноусова Д. М. О низших таксономических единицах в систематике фораминифер. Вопросы микропалеонтологии. АН СССР. Отдел. геол.-географ. наук, Геологический институт, т. I, 1956.

Руженцев В. Е. Основные вопросы палеозоологической систематики в свете мичуринской биологии. Материалы палеонтологического совещания по палеозою. АН СССР. Палеонтологический институт и Институт геологических наук, М., 1953.

Савельев А. А. К изучению фауны и стратиграфии нижнемеловых отложений Мангышлака. Авторефераты научн. тр. ВНИГРИ, вып. 14, 1955.

Савельев А. А. О нижнемеловых пелециподах Мангышлака и Южной Эмбы. Авторефераты научн. тр. ВНИГРИ, вып. 15, 1956.

Савельев А. А. О внутривидовых подразделениях в связи с проблемой видообразования. Авторефераты научн. тр. ВНИГРИ, вып. 16, 1956.

Савельев А. А. Нижнемеловые тригонииды Мангышлака и Западной Туркмении (с очерком систематики и филогении семейства) Труды ВНИГРИ, вып. 125, 1958.

Сарычева Т. Г. Морфология, экология и эволюция подмосковных каменноугольных продуктид. Тр. ПИН АН СССР, т. XVIII, 1949.

Семенов - Тяньшанский А. Русское энтомологическое обозрение. Т. VI. 1906, стр. 78, 109.

Семенов - Тяньшанский А. Таксономические границы вида и его подразделений. Опыт точной каталогизации названий таксономических единиц. Зап. Импер. АН, сер. VIII, отдел. физ. - мат., т. XXV, № 1, СПб. 1900.

Семенов В. П. Фауна меловых образований Мангышлака и некоторых других пунктов Закаспийского края. СПб, 1899.

Степанов Д. Л. Некоторые важные вопросы палеонтологической систематики. Вестн. ЛГУ, № 10, 1952

Степанов Д. Л. Некоторые важные вопросы палеонтологии. Вестн. ЛГУ, № 7, 1953.

Сухов Н. С. Видообразование у вирусов. Изв. АН СССР, сер. биол., № 3, 1953.

Федотов Д. М. О проблеме вида в палеонтологии и зоологии. Палеонтол. обозрение. Прилож. к трудам Пал. института АН СССР, вып. 2, 1940.

Фредерикс Г. Хориститы и хориститоподобные спириферты из Мичкова. Изв. АН СССР, 1926.

Шмидт Г. А. К проблеме скачка в эволюции. Журн. общ. биол., т. VIII, № 2, 1947.

Dehayes. Description des Coquilles caractéristiques des terrains . Paris, 1931.

Geldfuss A. Petrefacta Germaniae. Vol. II, Düsseldorf, 1866.

Orbigny A. Paleontologie Française. Terrains crétacés. Vol. III, Lamellibranches, Paris, 1844-1847.

Parkinson T. Remarks on the Fossils collected by Mr. W. Phillips near Dover and Folkestone. Transactions of the Geological Society. Ser. I, vol. V, 1819.

Sowerby J. Mineral Conchology of Great Britain. London, 1812 - 1846.

Waagen W. Die Formreihe des Ammonites subradiatus. Benecke's geognost. Paleontol. Beiträge, Bd. II, 1869.

Wellmann A. Die Bivalven und Gastropoden des norddeutschen Gault (Aptien und Albien). Jahrb. d. Königl. Preuss. Geolog. Geolog. Landesanst. und Bergakademie. Bd . XIVII, Heft 2, 1909.