

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

ПЯТИДЕСЯТИЛЕТИЕ
СОВЕТСКОЙ ПАЛЕОНТОЛОГИИ
И ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ
ДРЕВНИХ ОРГАНИЗМОВ

*ТРУДЫ XIII И XIV СЕССИЙ ВСЕСОЮЗНОГО
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА*



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Ленинград 1976

- ческое значение). Автореф. докт. дисс. Л., 1965.
- Alloiteau J. Monographie des Madreporaires fossiles de Madagascar. - Ann. geol. Madagascar, 1958, fasc. XXV, 216 p., 38pl.
- Bassler R.S. Faunal Lists and Description of Paleozoic Corals. - Mem. Geol. Soc. America, 1950, No 44.
- Cooper W. The fundamentals of vegetational change. - J. Ecol., 1926, 7, 4.

Л.А. Невеская

О ПЕДОМОРФОЗЕ КАК ОДНОМ ИЗ ВОЗМОЖНЫХ ПУТЕЙ ВИДООБРАЗОВАНИЯ У ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Адаптивное изменение организмов в процессе онтогенетического развития может закрепляться естественным отбором и привести к видообразованию. Эволюционные изменения, возникающие на ранних стадиях индивидуального развития, или отклонения в ходе этого развития на ранних стадиях называются педоморфозом.

Степень различия между „старым“ и „новым“ видом, возникшим путем педоморфоза, будет зависеть от времени появления нового признака в онтогенезе и степени выраженности этого признака.

Одним из типов педоморфоза является неотения, которая включает случаи сохранения признаков молодых стадий предка у взрослых форм потомка в результате относительного замедления развития этих признаков в течение онтогенеза. Неотения может быть полной или частичной, при которой неотенически развиваются только некоторые признаки, в то время как развитие других идет совершенно нормально.

Путем неотении могут возникать категории различного ранга: от видов, относящихся к одному и тому же роду, до видов, принадлежащих к другим родам, относящимся к разным семействам.

Явления педоморфоза, и в частности неотении, возможно, имели значительное распространение среди двустворчатых моллюсков. На это указывал в своей работе Каутский (Kautsky, 1939), который привел ряд примеров вероятного развития путем неотении некоторых родов, особенно подробно остановившись на представителях надсемейства *Leptonacea*.

Возникновение путем частичной неотении нового вида, относящегося к тому же роду, что и предковый вид, может быть прослежено на сарматских видах группы *Cardium plicatum* Eichw. (Невеская, 1967). Раковина раннесарматского вида *C. plicatum*

несла чешуйчатые ребра числом от 13 до 18. Молодые *C. plicatum* (при длине около 5 мм) имели число ребер значительно меньше (8-10), и ребра были покрыты шипиками и шиповидными чешуйками. По мере роста шипы на ребрах стирались, а общее число ребер увеличивалось за счет появления дополнительных ребер. Среднесарматский вид *C. fittoni* Orb. на ранних стадиях имел такую же раковину, как *C. plicatum*. По мере роста шипики и шиповидные чешуйки на ребрах сохранялись и число ребер увеличивалось очень незначительно (до 8-15). Сходство раковины взрослых *C. fittoni* с раковинкой молодых форм предкового вида скорее всего объясняется задержкой признаков молодых стадий до взрослого состояния, т.е. неотенией. Другие признаки (развитие замка, например) не испытывали задержки, неотенически развивалась лишь скульптура раковины. Задержка развития признаков произошла не резко, а постепенно, в течение определенного периода времени. Видообразование имело постепенный характер с возникновением промежуточных форм ограниченных во времени и в пространстве.

При происхождении рода *Dreissena* от рода *Congeria*, вероятно, также имел место случай педоморфоза через неотению. Данные о ходе онтогенетического развития представителей рода *Congeria* были получены на основании изучения возрастных изменений раковины трех видов: *C. panticapaea* Andrus., *C. novorossica* (Sinz.) из мезотических отложений и *C. moldavica* Sim. et Barb. из среднесарматских конгериевых слоев Молдавии. Для каждого вида было просмотрено более сотни раковин размером 0,6-0,7 мм. Раковина при этих размерах модиолусоподобная, с коротким, хорошо развитым передним краем. Под макушкой находится площадка в виде очень слабо развитой узкой пластинки, не видной при горизонтальном положении раковины. При высоте 0,8-1,1 мм эта площадка продолжает оставаться узкой и располагается в основном впереди макушки, вдоль передней ветви замочного края (Невеская, 1967, рис. 4а). При дальнейшем росте передний край редуцируется и площадка сдвигается назад. При 1,2-1,6 мм она еще в основном впереди макушки, но часть ее - сзади и слабо отогнута; единая площадка разделяется перегибом, что знаменует начальную стадию образования апофизы. Передний край развит до 1,5-1,6 мм высоты, затем он исчезает, и макушка становится конечной. На месте перегиба площадки возникает при высоте раковины больше 1,6 мм валиковидное поднятие, которое разделяет два углубления: переднее - для прикрепления переднего мускула-аддуктора и заднее - для прикрепления переднего ножного мускула.

У раковин высотой от 1,8-2,0 до 2,5 мм эти углубления хорошо развиты, но находятся еще в одной плоскости (Невеская, 1967, рис. 4б), а затем задняя часть площадки удлиняется и отгибается, образуя угол с плоскостью передней части площадки, т.е. септой. При 3,0-3,5 мм задняя часть площадки полностью формиру-

ется как апофиза (Невесская, 1967, рис. 4в), но иногда еще на раковинах 4.0 мм высоты видно единое происхождение апофизы и септы.

У всех трех изученных видов развитие в онтогенезе идет очень сходно и одинаковыми темпами до достижения раковиной высоты 1.6 мм. Затем возрастные изменения у *C. novorossica* происходят несколько медленнее: при высоте 2.0 мм пережим единой площадки у них слабо заметен, и только при высоте 2.5 мм два вдавления явно разделены возвышением, тогда как у *C. ranticaraea* и *C. moldavica* разделение углублений валиком видно уже при высоте 1.8 мм.

Формирование септы и апофизы заканчивается приблизительно при одних и тех же размерах раковины у всех изученных видов.

Если эту картину развития раковины сравнить с развитием четвертичных *Dreissena polymorpha* Pall. (Невесская, 1965), то видно, что до высоты 1.2 мм развитие у *Congeria* и *Dreissena* совпадает (Невесская, 1967, рис. 4г). При больших размерах у *Dreissena* площадка, ранее расположенная вдоль замочного края, по мере редукции переднего края сдвигается назад и расширяется, оставаясь единой. При высоте раковины около 3 мм высота септы становится такой же, как у взрослых форм (Невесская, 1965, с. 292, табл. XVII, фиг. 17-21, 32, 33; 1967, рис. 4д).

Материалы по историческому развитию дрейссенид дали возможность еще в 1897 г. Н.И. Андрусову указывать на то, что „безапофизные“ формы (*Dreissena*) возникли от „апофизоносных“ (*Congeria*). Однако до последнего времени не было возможности установить, как это происходило: постепенной ли редукцией апофизы или же каким-либо другим путем. В своей статье Панэ (Pană, 1962) приводит пример такого перехода между *Congeria novorossica* и *Dreissena rimestiensis*. К сожалению, автор не указывает, на какой стадии происходит редукция апофизы: имеются ли формы с редуцированной апофизой только среди взрослых экземпляров или же широкая изменчивость степени развития апофизы отмечается на всех возрастных стадиях.

Наш материал показывает, что в онтогенетическом развитии *Congeria* отмечалось разделение единой площадки на перегородку и апофизу так, что для начальных стадий видов *Congeria* была характерна цельная площадка.

В онтогенетическом развитии дрейссен (во всяком случае *Dreissena polymorpha*) разделения этой площадки не происходило, и стадия апофизы отсутствует. Можно предположить, что исчезновение этого признака произошло в результате потери способности к формированию апофизы на ранних стадиях развития раковины, т.е. у раковин высотой 1.2-3.0 мм. Признак, характерный для ранних стадий развития *Congeria*; стал признаком взрослых мол-

люсков рода *Dreissena*. Таким образом, мы встречаемся со случаем педоморфоза через неотению.

На нашем материале не наблюдались явления переходов, отмеченные Панэ для бескилевых конгерий. В то же время среди молды сарматских *S. moldavica* были найдены две раковины, которые при размерах, когда все другие экземпляры уже имели апофизу, были ее лишены. Среди взрослых *S. moldavica* безапофизных экземпляров не было встречено.

Очень большой материал по мезотическим конгериям (более 1000 раковин *Congeria novorossica* и более 3000 - *S. panticapaea*), просмотренный в отношении развития апофизы, показал, что *S. novorossica* очень изменчивы в отношении этого признака, но до полной редукции ни у одной раковины дело не дошло. Что касается группы килеватых форм, то среди них были найдены 50 раковин, которые по форме не отличаются от *S. panticapaea*, но совершенно лишены апофизы, тогда как среди остальных раковин отмечается очень различная степень развития апофизы, но она всегда присутствует. Эти 50 раковин относятся к роду *Dreissena* и не отличимы от вида *Dr. polymorpha*. Время появления дрейссен понижается таким образом до верхнего миоцена.

Полиморфное происхождение (если принимать монофилию как происхождение нового рода от одного вида) килеватых дрейссен от килеватых конгерий и бескилевых дрейссен - от *Congeria*, лишенных килевого прогиба, предполагалось Н.И. Андрусовым (1897) и, вероятно, будет подтверждено дальнейшими исследованиями. Возможно, что и потеря апофизы - родового признака *Congeria* - шла разными путями.

Материал по онтогенетическому развитию изученных *Congeria* (двух килеватых и одного вида из группы бескилевых) и наличие среди выборок мезотических килеватых форм безапофизных форм, не отличающихся другими признаками от *S. panticapaea*, скорее говорят за переход от *Congeria* к *Dreissena* путем неотении. Задержка развития площадки, из которой образовывалась у конгерий апофиза, была резкой, и апофиза совсем перестала развиваться. Видообразование произошло скачкообразно, причем возникли виды, относящиеся к другому роду. Неотения была частичной, так как затронула лишь один признак - образование апофизы, тогда как другие признаки (форма раковины, например) развивались нормально.

С неотенией связаны и некоторые случаи наличия рудиментарных признаков. Признаки, характерные для форм предка, у взрослых форм потомка недоразвиваются из-за медленного их развития и становятся рудиментарными. Это явление можно рассмотреть на примере кардийд родов *Monodacna* и *Adacna*, у которых на молодых стадиях хорошо развиты боковые зубы, а затем из-за замедленного развития они превращаются в рудименты у взрослых форм (Невесская, 1962, 1965, 1967). В этом случае можно предпола-

гать рекапитуляцию, но возможно, что ранние стадии потомков (*Monodacna* и *Adacna*) проходят не взрослую стадию предка (*Cardium*), а ранние стадии его развития.

На этом примере видно, что не всегда заметна разница между эволюцией через изменения на поздних стадиях онтогенеза (геронтоморфоз) и эволюцией через изменения на ранних стадиях онтогенеза (педоморфоз).

Изучение онтогенеза показывает, что качественные новообразования могут возникать на всех стадиях онтогенеза. Кроме того, время и порядок появления признаков в онтогенезе потомка могут измениться по сравнению с онтогенезом предка. Все эти изменения могут вести к видообразованию.

Л и т е р а т у р а

- А н д р у с о в Н.И. Ископаемые и живущие *Dreissensidae* Евразии. - Тр. Петербургского об-ва естествоиспыт., 1897, т. 25, отд. геол. и минерал.
- Н е в е с с к а я Л.А. Об онтогенетическом развитии замка у некоторых видов черноморских двустворчатых моллюсков. - Палеонт. журн., 1962, № 2.
- Н е в е с с к а я Л.А. Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология. М., 1965.
- Н е в е с с к а я Л.А. Вопросы видообразования в свете палеонтологических данных. - Палеонт. журн., 1967, № 4.
- К а u t s k y F. Die Erycinen des niederösterreichischen Miozäns.- Ann. naturhist. Mus. in Wien, 1939, Bd. 50.
- Р а н ă J. Contributii la cunoasterea molustalor de talie mica din depozitele pliocene. Congariile din grupa modioliformes. - Anal. univ. Bucuresti, 1962, ser. stiint. nat., geol.-geogr., 31, an. XI.

Н.П. Пармонова

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И МЕЖВИДОВЫЕ ОТНОШЕНИЯ НЕКОТОРЫХ САРМАТСКИХ КАРДИУМОВ

Особенности режима сарматского бассейна обусловили развитие своеобразной эндемичной фауны моллюсков, значительно отличающейся от нормально морской фауны более древних водоемов: