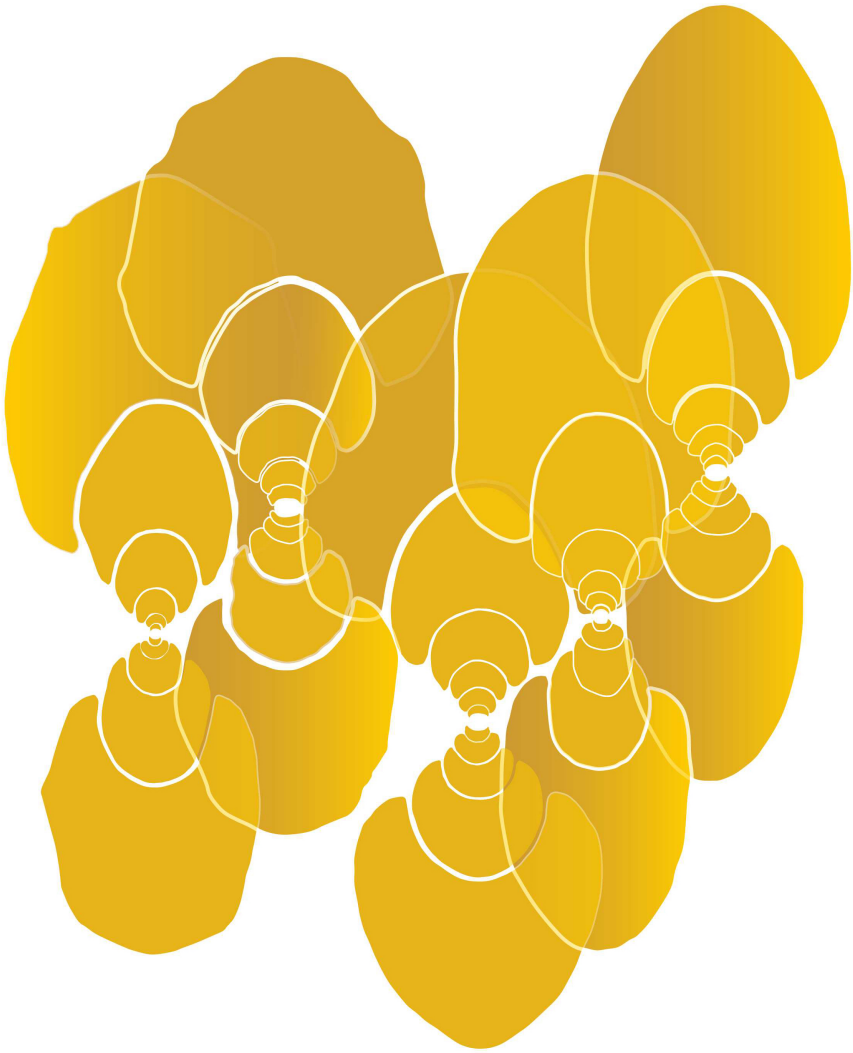
ТРУДЫ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА



Д. Н. КИСЕЛЕВ

НОМЕНКЛАТУРА И КЛАССИФИКАЦИЯ ГЕТЕРОХРОНИЙ

ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

Российская академия наук
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Геологический институт Российской академии наук



Russian Academy of Sciences
Geological Institute of the Russian Academy of Sciences

Министерство просвещения Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Ярославский государственный педагогический университет им. К. Д. Ушинского»

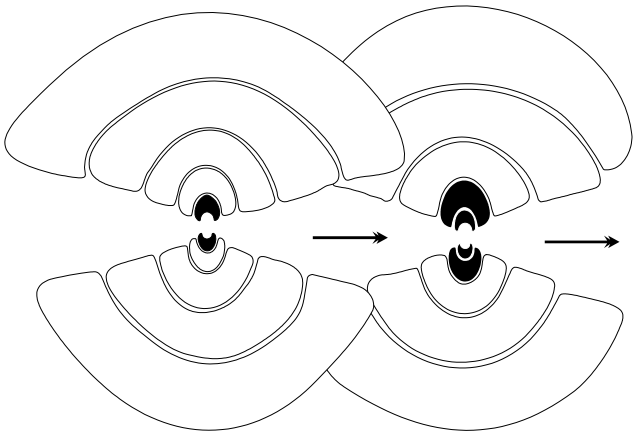


Ministry of Education of the Russian Federation
Yaroslavl State Pedagogical University named after K. D. Ushinsky

NOMENCLATURE AND CLASSIFICATION OF HETEROCHRONY

D. N. KISELEV

Yaroslavl State Pedagogical University
Geological Institute, Russian Academy of Sciences



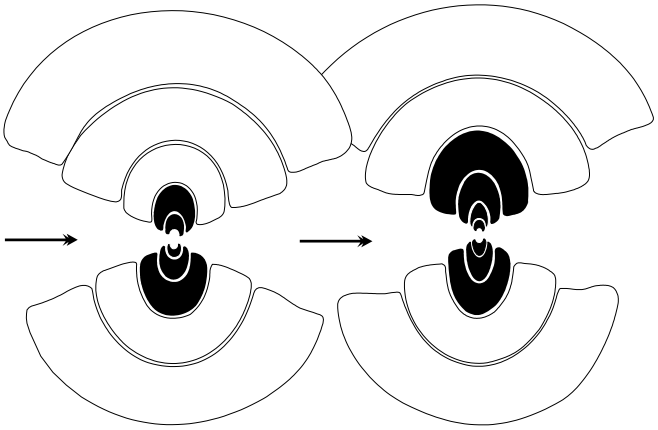
Transactions of the Geological Institute
Founded in 1932
Vol. 629

Yaroslavl
2023

НОМЕНКЛАТУРА И КЛАССИФИКАЦИЯ ГЕТЕРОХРОНИЙ

Д. Н. КИСЕЛЕВ

Ярославский государственный педагогический университет им. К. Д. Ушинского
Геологический институт РАН, Москва



Труды Геологического института
Основаны в 1932 году
Вып. 629

Ярославль
2023

УДК 575.87
ББК 28.42
К 44

Печатается по решению
редакционно-издательского
совета ЯГПУ им. К. Д. Ушинского

Серия основана в 1932 году
Ответственный редактор: М. А. Рогов
Редакционная коллегия серии:
К. Е. Дегтярев (главный редактор), Н. Б. Кузнецов (заместитель главного редактора),
Г. Н. Александрова (ответственный секретарь), Ю. О. Гаврилов, А. Б. Герман, В. Ю. Лаврушин,
Б. Г. Покровский, М. А. Рогов, С. Д. Соколов, С. Ю. Соколов, М. И. Тучкова, М. А. Федонкин,
М. Д. Хуторской, Н. П. Чамов

Рецензенты:
М. А. Рогов – доктор геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник Геологического института РАН
И. В. Новиков – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Палеонтологического института РАН

Киселев, Д. Н.
К 44 **Номенклатура и классификация гетерохроний: монография** / Д. Н. Киселев; отв. ред М. А. Рогов. – Ярославль : РИО ЯГПУ, 2023. – 260 с. – (Труды Геологического института, Вып. № 629).
ISBN 978-5-00089-663-1
DOI: 10.54896/00023272_2023_629_1

Современное доминирующее учение о гетерохрониях (или Каноническая модель) отличается высокой теоретической схематизацией. Оно не учитывает реальное разнообразие гетерохронных процессов, которое может быть намного выше, чем в принятых схемах классификации. На основе дополнительных признаков (широта, глубина, дефинитивное состояние, таксономическое значение) и принципов выделения гетерохроний (приоритета, первого ревизующего, лексического, ключевого таксона, семантического, используемости, таксономического) проведена ревизия понятий и соответствующих им исторически сложившихся наименований. Предложенный вариант классификации гетерохроний включает положительные и отрицательные, внутривидовые и межвидовые группы, объединяющие 31 разновидностей различного ранга. Эта система может быть расширена после описания новых гетерохронных феноменов, которые могут быть обнаружены при изучении некоторых таксонов. Пригодность предлагаемой классификации апробирована при изучении аммоноидей, у которых описано 17 частных разновидностей гетерохроний, соответствующие 7 категориям общего порядка. Приведены многочисленные примеры межвидовых и внутривидовых гетерохроний у аммоноидей (брадиморфия, тахиморфия, брадигеронтия, тахигеронтия, гиперперагенез, прогения, акселерация, неравная акселерация, ретардация, неравная ретардация, дезэмбрионизация, минификация, магнификация, гиперморфоз, прогенез, изоморфоз, изогенез). Их разнообразие существенно выше, чем в Канонической модели и это показывает практическую ценность частных разновидностей для анализа преобразований онтогенезов, как при внутривидовой изменчивости, так и филогенезе. Показано, что некоторые гетерохронии у аммоноидей (адультация, филетическая неотения и неотения) не могут быть выявлены из-за особенностей их жизненного цикла и морфогенеза.

Книга рассчитана на специалистов в биологических науках и палеонтологии, а также широкого круга лиц, интересующихся проблемами биологии развития и теории эволюции.

УДК 575.87
ББК 28.42

ISBN 978-5-00089-663-1

© ФГБОУ ВО «Ярославский государственный педагогический университет им. К. Д. Ушинского», 2023
© ФГБУН «Геологический институт Российской академии наук», 2023
© Киселев Д. Н., 2023

UDK 575.87
BBK 28.42
K 44

Printed by decision of YSPU editorial and publishing Council

The series was founded in 1932
R e s p o n s i b l e E d i t o r: M. A. Rogov
E d i t o r i a l B o a r d:
K. E. Degtyarev (Editor-in-Chief), N. B. Kusnetsov (Deputy Editor-in-Chief), G. N. Aleksandrova (Executive Secretary), Yu. O. Gavrilov, B. Herman, V. Yu. Lavrushin, B. G. Pokrovskii, M. A. Rogov, S. D. Sokolov, S. Yu. Sokolov, M. I. Tuchkova, M. A. Fedonkin, M. D. Khutorskoy, N. P. Chamov

R e v i e w e r s:
M. A. Rogov – Doctor of Geological and Mineralogical Sciences, Leading Researcher at the Geological Institute of the Russian Academy of Sciences
I. V. Novikov – Doctor of Biological Sciences, leading researcher at the Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences

K 44 **Kiselev, D. N.**
Nomenclature and classification of heterochrony / / D. N. Kiselev; resp. edited by M. A. Rogov. – Yaroslavl: RIO YSPU, 2023. – 260 p. – (Transactions of the Geological Institute, Issue No. 629).
ISBN 978-5-00089-663-1
DOI: 10.54896/00023272_2023_629_1

The modern dominant doctrine of heterochrony (or the Canonical model) is characterized by high theoretical schematization. It does not take into account the real diversity of heterochronous processes, which can be much higher than in the accepted classification schemes. On the basis of additional features (breadth, depth, definitive state, taxonomic value) and the principles of heterochrony identification (priority, first revision, lexical, key taxon, semantic, usage, taxonomic), the revision of concepts and their corresponding historical names was carried out. The proposed version of the classification of heterochrony includes positive and negative, intraspecific and interspecific groups, uniting 31 varieties of different ranks. This system can be extended after the description of new heterochronic phenomena that can be discovered by studying some taxons. The suitability of the proposed classification was tested in the study of ammonoids, in which 17 particular varieties of heterochrony were described, corresponding to 7 general categories. Numerous examples of interspecific and intraspecific heterochrony in ammonoids (bradymorphy, tachymorphy, bradygeronty, tachygeronty, hyperperagenesis, progeny, acceleration, unequal acceleration, retardation, unequal retardation, disembryonization, minification, magnification, hypermorphosis, progenesis, isomorphosis, isogenesis) are given. Their diversity is significantly higher than in the Canonical model, and this shows the practical value of particular varieties for the analysis of ontogeny transformations, both with intraspecific variability and phylogenesis. It is shown that some heterochrony in ammonoids (adultation, phyletic neoteny and neoteny) cannot be identified due to the peculiarities of their life cycle and morphogenesis.

The book is intended for specialists in the biological sciences and paleontology, as well as for a wide range of people interested in the problems of developmental biology and the theory of evolution.

UDK 575.87
BBK 28.42

ISBN 978-5-00089-663-1

© Yaroslavl State Pedagogical University named after K. D. Ushinsky, 2023
© Geological Institute, Russian Academy of Sciences, 2023
© Kiselev D. N., 2023



ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ 11

ЧАСТЬ 1. ПРИНЦИПЫ ВЫДЕЛЕНИЯ, КЛАССИФИКАЦИЯ И НОМЕНКЛАТУРА ГЕТЕРОХРОНИЙ..... 15

Глава 1.1. Краткая история изучения разнообразия гетерохроний..... 21

1.1.1. Первый период (описательный): 1866-1926..... 21

1.1.2. Второй период (теоретический): 1927-1972..... 27

1.1.3. Третий период (ревизионный): 1977-1997..... 34

Глава 1.2. Условия установления и выделения гетерохроний..... 38

1.2.1. Основные признаки – время и возраст развития..... 38

1.2.2. Дополнительные признаки гетерохроний..... 43

1.2.3. Принципы выделения и наименования гетерохроний..... 47

Глава 1.3. Номенклатурное описание гетерохроний..... 50

1.3.1. Межвидовые гетерохронии..... 56

1.3.1.1. Геронтоморфоз..... 56

1.3.1.1.1. Тахигенез..... 57

1.3.1.1.1.1. Акселерация..... 58

1.3.1.1.1.2. Неравная (частичная) акселерация..... 60

1.3.1.1.1.3. Адультация..... 62

1.3.1.1.1.4. Эмбрионизация..... 63

1.3.1.1.2. Гиперморфоз..... 65

1.3.1.1.3. Минификация..... 67

1.3.1.2. Педоморфоз..... 72

1.3.1.2.1. Брадигенез..... 74

1.3.1.2.1.1. Ретардация..... 76

1.3.1.2.1.2. Неравная (частичная) ретардация..... 78

1.3.1.2.1.3. Фетализация..... 79

1.3.1.2.1.4. Дезэмбрионизация..... 81

1.3.1.2.2. Магнификация..... 82

1.3.1.2.3. Гипоморфоз..... 83

1.3.1.2.3.1. Филетическая неотения..... 84

1.3.1.2.3.2. Прогенез..... 87

1.3.1.3. Изоморфоз..... 90

1.3.2. Внутривидовые гетерохронии..... 92

1.3.2.1. Перагенез..... 92

1.3.2.1.1. Тахиморфия..... 92

1.3.2.1.2. Тахигеронтия..... 94

1.3.2.1.3. Гиперперагенез..... 97

1.3.2.2. Реювенация..... 100

1.3.2.2.1. Брадиморфия..... 101

1.3.2.2.2. Неотения..... 101

1.3.2.2.3. Брадигеронтия..... 104

1.3.2.2.4. Прогения..... 105

1.3.2.2.5. Протетелия..... 106

1.3.2.2.6. Ложный атавизм…… 107
1.3.2.3. Изогенез…… 110
1.4. Заключение по разделу…… 111
ЧАСТЬ 2. ТАКСОНОСПЕЦИФИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ГЕТЕРОХРОНИЙ (НА ПРИМЕРЕ АММОНОИДЕЙ)…… 113
Глава 2.1. Теоретические проблемы и ограничения в изучении гетерохроний у аммоноидей…… 128
2.1.1. Проблема морфогенетического хронометра…… 128
2.1.2. Проблема морфогенетической периодизации…… 130
2.1.3. Проблема выделения личиночной стадии в развитии аммонитов…… 132
Глава 2.2. Гетерохронии у аммонитов…… 140
2.2.1. Брадиморфия и тахиморфия…… 140
2.2.2. Брадигеронтия и тахигеронтия…… 161
2.2.3. Гиперперагенез…… 191
2.2.4. Прогения…… 194
2.2.5. Тахигенез и брадигенез…… 197
2.2.6. Минификация и магнификация…… 216
2.2.7. Гиперморфоз…… 227
2.2.8. Прогенез…… 236
2.3. Заключение по разделу…… 242
ЛИТЕРАТУРА…… 243

CONTENTS

FOREWORD…… 11
PART 1. PRINCIPLES OF ESTABLISHING, CLASSIFICATION AND NOMENCLATURE OF HETEROCHRONY…… 15
Chapter 1.1. A brief history of the study of heterochrony diversity…… 21
1.1.1. First period (descriptive): 1866-1926…… 21
1.1.2. Second period (theoretical): 1927-1972…… 27
1.1.3. Third period (revisionary): 1977-1997…… 34
Chapter 1.2. Circumstances for establishing and distinguishing heterochrony…… 38
1.2.1. Main features – time and age of development…… 38
1.2.2. Additional features of heterochrony…… 43
1.2.3. Principles of heterochrony identification and naming…… 47
Chapter 1.3. Nomenclatural description of heterochrony…… 50
1.3.1. Interspecific heterochrony…… 56
1.3.1.1. Gerontomorphosis…… 56
1.3.1.1.1. Tachygenesis…… 57
1.3.1.1.1.1. Acceleration…… 58
1.3.1.1.1.2. Unequal (partial) acceleration…… 60
1.3.1.1.1.3. Adultation…… 62
1.3.1.1.1.4. Embryonization…… 63
1.3.1.1.2. Hypermorphosis…… 65
1.3.1.1.3. Minification…… 67
1.3.1.2. Pedomorphosis…… 72
1.3.1.2.1. Bradygenesis…… 74
1.3.1.2.1.1. Retardation…… 76
1.3.1.2.1.2. Unequal (partial) retardation…… 78
1.3.1.2.1.3. Fetalization…… 79
1.3.1.2.1.4. Disembryonization…… 81
1.3.1.2.2. Magnification…… 82
1.3.1.2.3. Hypomorphosis…… 83
1.3.1.2.3.1. Phyletic neoteny…… 84
1.3.1.2.3.2. Progenesis…… 87
1.3.1.3. Isomorphosis…… 90
1.3.2. Intraspecific heterochrony…… 92
1.3.2.1. Peragenesis…… 92
1.3.2.1.1. Tachymorphy…… 92
1.3.2.1.2. Tachygeronty…… 94
1.3.2.1.3. Hyperperagenesis…… 97
1.3.2.2. Rejuvenation…… 100
1.3.2.2.1. Bradymorphy…… 101
1.3.2.2.2. Neoteny…… 101
1.3.2.2.3. Bradygeronty…… 104
1.3.2.2.4. Progeny…… 105
1.3.2.2.5. Prothetelie…… 106

1.3.2.2.6. False atavism 107
1.3.2.3. Isogenesis..... 110
1.4. Conclusion by the section..... 111
PART 2. TAXON-SPECIFIC DIVERSITY OF HETEROCHRONY (BY THE EXAMPLE OF AMMONOIDS)..... 113
Chapter 2.1. **Theoretical problems and limitations in the study of heterochrony in ammonoids**..... 128
2.1.1. The morphogenetic chronometer problem..... 128
2.1.2. The morphogenetic periodization problem..... 130
2.1.3. The problem of determining the larval stage in ammonite development..... 132
Chapter 2.2. **Heterochrony in ammonites**..... 140
2.2.1. Bradymorphy and tachymorphy..... 140
2.2.2. Bradygeronty and tachygeronty..... 161
2.2.3. Hyperperagenesis..... 191
2.2.4. Progeny..... 194
2.2.5. Tachygenesis and bradygenesis..... 197
2.2.6. Minification and magnification..... 216
2.2.7. Hypermorphosis..... 227
2.2.8. Progenesis..... 236
2.3. Conclusion by the section..... 242
REFERENCES..... 243

ПРЕДИСЛОВИЕ

Foreword

Основным мотивом для написания этой работы послужило чувство неудовлетворенности, вызванное оторванностью современной господствующей теории гетерохроний от задач практического изучения эволюции и систематики организмов. После появления во второй половине XX века новой парадигмы существующие подходы к классификации гетерохроний стали отличаться нарочитой упрощенностью, что отчасти было вызвано необходимостью снизить громоздкость исторически сложившейся системы названий.

Намеренное снижение сложности типологических конструкций призвано облегчить работу систематика, однако любой специалист, который профессионально занимается таксономическими описаниями и ставит перед собой задачу разобраться в механике филогенетических процессов, знает, насколько истинное, эмпирически наблюдаемое разнообразие проявленных в эволюции онтогенетических сдвигов превышает скудный набор названий гетерохроний, использующийся во многих теоретических работах. Не будет большим преувеличением, если сказать, что упрощенная классификация гетерохроний в той же степени удобна для регистрации и описания сложного разнообразия темпоральных изменений в онтогенезах реальных организмов, что и метровая линейка для измерения песчинок.

Есть ли необходимость в описании и обозначении специальными названиями всего букета наблюдаемых в природе гетерохронных сдвигов, или такую работу следует рассматривать как схоластическое терминотворчество, "интеллектуальный блуд", в котором часто (и в отдельных случаях заслуженно) упрекают создателей новых терминов? Учитывая, что гетерохронии нередко являются важнейшей составляющей эволюционных преобразований нужно признать, что такая необходимость существует. Она обусловлена еще и тем, что наблюдаемое в реальности качественное разнообразие онтогенезов и жизненных циклов существенно превышает сложность любой теоретической схемы. Было бы наивно считать, что его можно описать с помощью минимального набора понятий.

Проблема использования классификаций гетерохроний также состоит в том, что предписания, по которым регулируется номенклатура их названий, почти не разработаны. Отсутствие здесь строгих правил (подобно использующимся в биологической систематике) порождает терминологический хаос, при котором одни и те же названия соответствуют различным понятиям и имеют разную сущность. Несомненно, что создание жесткого и устойчивого кодекса правил для регуляции терминов является утопией, тем не менее принципы, на основе которых следует упорядочивать названия, должны быть хоть как-то разработаны. Несмотря на то, что анализу разнообразия исторически сложившейся системы названий гетерохроний посвящено немало исследований, напоминающих работу антиквара (по выражению С. Гулда: Gould, 1977), до сих пор не опубликовано ни одной работы, где была бы проведена с должной строгостью и на основе принципа приоритета ревизия всех названий. Не может не вызывать удивления или даже досады невозможность найти публикацию справочного характера, в которой можно было бы проверить в полном объеме авторские формулировки или указание на приоритетный источник. Такая работа необходима, чтобы избавить практических биологов и палеонтологов от сизифова труда регистратора названий. Поскольку у большинства специалистов нет возможности или необходимости держать под руками весь архив статей и монографий, касающихся гетерохроний, отсутствие обзорно-описательных работ приводит к появлению ошибок справочного характера, которые без проверки подлинности переписываются из публикации в публикацию.

Настоящая работа преследует цель в какой-то мере решить вышеперечисленные

проблемы. Настоящая монография состоит из двух частей. Первая часть монографии посвящена рутинному описанию номенклатуры гетерохроний, которая производится по тому же принципу, что и номенклатурная характеристика биологических таксонов. Такая форма является вынужденной и не рассматривается как обязательная. Тем не менее на первых порах ее применение удобно, поскольку она обеспечивает наименее двусмысленную форму передачи содержания, то есть то, что составляет дефицит во многих публикациях[1]. В качестве основного вывода предлагается классификация гетерохроний, основанная не на новой теории, а на отборе феноменов, реальность которых в той или иной мере подтверждается наблюдениями.

В работе ограничено обсуждение теоретических концепций о сущности, природе и методах изучения гетерохроний, которым посвящено множество обзорных публикаций (Gould, 1977; McKinney, McNamara, 1991; Hall, 1999; Шишкин, 2016; Озернюк, Исаева, 2016 и др.). Это сделано намеренно, в первую очередь для того, чтобы сократить объем публикации до разумных пределов. Также рассмотрение этих вопросов мало касается темы данного исследования.

Выяснение приоритета терминов часто приводит к неожиданным результатам, иногда к сюрпризам, поэтому в данной работе большое значение придается цитированию приоритетных источников. Для снижения разночтений цитируемая в переводе фраза сопровождается постраничной сноской, в которой приводится оригинальный текст.

Во второй части работы рассматривается разнообразие гетерохроний, эмпирически распознаваемое у аммонитов – ключевой группы организмов в изучении соотношений онтогенеза и филогенеза. Благодаря исследованиям аммонитов выделено около половины разновидностей гетерохроний начиная с 1866 года, когда закон акселерации был впервые описан и обоснован крупнейшим американским специалистом по ископаемым головоногим Алфеасом Хайаттом. Основная задача этой части работы – показать весь спектр гетерохроний, который может быть, по возможности, выявлен при изучении какого-либо таксона. Здесь же ставится задача оценить применимость используемой классификации гетерохроний.

В заключение хочется отметить, что эту работу я рассматриваю как дань традициям ярославской палеонтологической школы, которые были заложены выдающимся российским палеонтологом и экспертом в палеобиологии аммонитов Анатолием Николаевичем Ивановым (1910-1991 г.). Еще в 1939 г. ему удалось разрешить загадку так называемых "пророческих фаз" в эволюции аммонитов, явлений "предварения" филогении в онтогении и наметить контуры собственного учения о филонтогенезах. Использовавшаяся им методика изучения изменчивости скорости развития у аммонитов (внутривидовых гетерохроний) позволила найти не только тончайшие отличия в ходе морфогенеза раковин различных особей одного вида, но и выяснить, как эти различия могут стать материалом для эволюции, то есть перейти в категорию межвидовых гетерохроний. В дальнейшем А. Н. Иванов планировал провести ревизию понятий и терминов, относящихся к гетерохрониям, но работу в этом направлении завершить не успел. Ему посвящается эта книга.

Автор выражает благодарность М. А. Рогову (Геологический институт РАН) и И. В. Новикову (Палеонтологический институт РАН) за ценные замечания и комментарии, которые позволили существенно улучшить содержание этой работы.

Изучение гетерохроний у бореальных средне-верхнеюрских аммонитов проведено при поддержке гранта РНФ 21-17-00245 (https://rscf.ru/project/21-17-00245/).

[1] Подобные по форме описания терминов хотя и редки, но все же существуют в научной литературе, даже далекой от биологической таксономии, например, в геотектонике (Деннис, 1971).



Фото Ю. Л. Болотского, 1979 г.

Анатолий Николаевич Иванов (1910-1991 г.)

Палеонтолог, стратиграф, историк науки, краевед, просветитель; основоположник ярославской палеонтологической школы; крупный специалист в области биостратиграфии мезозоя, систематики и палеобиологии аммоноидей; один из основоположников изучения геологического и палеонтологического наследия М. В. Ломоносова и В. Н. Татищева. Автор более 400 научных и научно-просветительских публикаций. Профессор Ярославского педагогического института им. К. Д. Ушинского (с 1974 г).

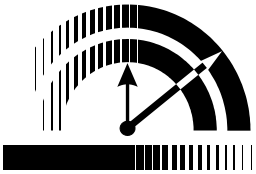
Anatoly Nikolaevich Ivanov (1910-1991)

Paleontologist, stratigrapher, historian of science, local historian, enlightener; founder of the Yaroslavl paleontological school; a prominent specialist in the Mesozoic biostratigraphy, taxonomy and paleobiology of ammonoids; one of the founders of the study of the geological and paleontological heritage of M. V. Lomonosov and V. N. Tatishchev. Author of more than 400 scientific and educational publications. Professor of the Yaroslavl Pedagogical Institute named after K. D. Ushinsky (since 1974).

ЧАСТЬ 1.

ПРИНЦИПЫ ВЫДЕЛЕНИЯ, КЛАССИФИКАЦИЯ И НОМЕНКЛАТУРА ГЕТЕРОХРОНИЙ

Part 1. Principles of Establishing, Classification and Nomenclature of Heterochrony



«...если вопрос касается широких проблем, находящихся в связи с разнообразными признаками, значение и оценка которых в отдельности требуют особого тщательного вдумчивого исследования, то от малейшего недочета в подобной частичной оценке может возникнуть такая путаница в стройном, само собой напрашивающемся построении, что разобрать ее лицам, не имеющим времени останавливаться на деталях, не легко... С переходом в учебники вред подобных недосмотров сильно увеличивается».

А. П. Карпинский (1927: 1945, с. 486)

«Когда источник новых концепций иссяк, можно всегда спорить о терминах, переставлять их значения и упорядочивать их во все более сложных классификациях. Я думаю, что пришло время провести некоторые различия и разделения. Мы должны прекратить попытки собрать в одну неудобную схему такую неоднородную совокупность процессов и результатов, поскольку общим свойством этих явлений является лишь то, что они описывают какой-то способ извлечения филетической информации из онтогенеза (где она пребывает, что вряд ли кто-либо будет отрицать). Должен быть более простой способ представить суть этой великой исторической темы в современном облике»[1].

С. Дж. Гулд (Gould, 1977, p. 212)

«По моему мнению, даже в теоретической биологии необходимо использовать термины только для тех явлений, для которых они изначально были созданы, и опасаться использования определенного термина для гомологизации других предметов, которые показывают лишь поверхностное согласие с ним...»[2].

Э. Й. Слайпер (Slijper, 1936, S. 519)

Введение

Introduction

Хорошо известно, что изучение биологической эволюции невозможно без анализа филонтогенетических процессов, определяющих соотношение между онтогенезом и филогенезом. Прогресс в данной области затруднен во многом из-за отсутствия единого понимания сущности, эволюционного значения и разнообразия гетерохроний. Последствия существующих разночтений в этих вопросах весьма значительны, поскольку господствующее учение о гетерохрониях представляет собой уже не просто теорию, а парадигму (Reilly et al., 1997), на основе которой разработаны методики документации индивидуального развития,

[1] "When the well of new concepts has dried up, one can always argue about terms, permute their meanings, and arrange them in ever more complex classifications. I think that the time has come to make some distinctions and divisions. We should cease trying to gather into one uncomfortable scheme such a heterogeneous collection of processes and results—for the common property of these phenomena is only that they describe some way of extracting phyletic information from ontogeny (where no one would deny it resides). There must be a simpler way to present the essence of this great historical theme in modern guise" (Gould, 1977, p. 212).

[2] "Meines Erachtens muss man auch in der theoretischen Biologie Begriffe nur fur diejemgen Erscheinungen verwenden, für die sie ursprünglich geschaffen wurden und sich angstlich davor hüten, mit einem bestimmten Begriff andere Dinge zu homologisieren, die damit nur eme oberflachliche übereinstimmung zeigen…" (Slijper, 1936, S. 519).

использующиеся для анализа эволюционных процессов. Фундаментальная природа гетерохроний может рассматриваться в разных моделях диаметрально противоположным образом, как причина эволюционных изменений или как их следствие (Hart, Wray, 1999; Hall, 1999; Шишкин, 2016), поэтому выбор того или иного подхода не может не сказаться на качестве филогенетического анализа. Это качество также зависит и от описательной методологии, недостатки которой не позволяют адекватно различать гетерохронные сдвиги разной природы и проводить эмпирические исследования филогенеза таксонов.

Цель настоящей работы – рассмотреть, в основном, номенклатурные проблемы систематики гетерохроний, которые, как и проблемы фундаментального характера, ничуть не уменьшились, несмотря на интенсивные исследования в этой области. Актуальность изучения этих проблем обусловлена, в первую очередь необходимостью разработки высокоразрешающей классификации для описания темпоральных изменений в онтогенезе. Такая типологическая конструкция не должна "объяснять" гетерохронии и содержать сущностные разновидности, которые, как правило, субъективны. Практическое значение такой классификации должно ограничиваться задачами технической регистрации гетерохроний.

За последние пятьдесят лет учение о гетерохрониях сильно изменилось и усложнилось, благодаря чему оно приобрело вид и свойства парадигмы – весьма популярной и широко растиражированной концепции, которую мы далее будем называть *Канонической моделью*. К её созданию привело, с одной стороны, рутинное изучение разнообразия гетерохроний и упорядочивание их номенклатуры (Gould, 1977; McNamara, 1986; Dommergues et al., 1986; McKinney, 1988), а с другой – разработка теоретической основы для количественного описания задержек и ускорений развития на основе нескольких взаимосвязанных параметров – размера, формы и возраста, с помощью которых можно фиксировать границы гетерохронных сдвигов (Alberch et al., 1979; McNamara, 1986; McKinney, McNamara, 1991 и др.).

Разнообразие наименований гетерохроний, сложившееся исторически, авторы Канонической модели нередко именуют не иначе как «терминологическое болото», которое привело к «тирании терминов» и создало «труднопреодолимые препятствия для изучения гетерохроний на многие годы» (McKinney, McNamara, 1991, p. 13). Крайне отрицательное отношение к такому разнообразию характеризует фраза С. Гулда: «Я был огорчен, обнаружив, что склонность к придумыванию новых терминов здесь почти так же распространена, как и среди тех главных виновников, которые изучают ископаемых гоминид. Количество терминов, характеризующих различные явления, составляющих педоморфоз, просто ошеломляет, – неотения, педогенез, прогенез, протерогенез, фетализация и эпистаз, и это лишь некоторые из них. Поскольку я не пишу как антиквар, я надеюсь, что мне будет прощено, если я откажусь от компиляции синомимии»[3] (Gould, 1977, p. 432).

Позиция авторов Канонической модели, вероятно, исходит из презумпции, согласно которой разнообразие гетерохронных процессов не может быть большим и должно описываться простой схемой. В итоге разработанная в ее рамках классификация гетерохроний содержит всего шесть видов (акселерация, предисплайсмент, гиперморфоз, неотения, постдисплайсмент и прогенез), объединяемых в две группы – пераморфоз и педоморфоз. Остальные разновидности (более 20 наименований) переходят в ранг синонимов, благодаря чему каждый принятый к употреблению термин понимается очень широко. Например, ретардация, брадигенез и фетализация рассматриваются как

[3] “I have been distressed to find that the penchant for coining new terms is almost as prevalent here as among those chief sinners, the students of fossil hominids. The number of terms available for the various phenomena included under paedomorphosis is simply staggering – neoteny, paedogenesis, progenesis, proterogenesis, fetalization, and epistasy to mention just a few. Since I am not writing as an antiquarian, I trust I will be forgiven if I forgo the compilation of a synomymy” (Gould, 1977, p. 432).

синонимы неотении, которая, в свою очередь, противопоставляется акселерации (McNamara, 1986, p. 7). Столь широкая трактовка терминов используется, в первую очередь, для снижения громоздкости системы гетерохроний, и в меньшей степени вследствие ревизии названий. Последняя проведена весьма условно и без глубокого анализа синонимии.

Несмотря на очевидные удобства такого подхода, предложенная система имеет изъяны, как общего, так и технического плана, некоторые из которых можно рассматривать как весьма существенные. К техническим недостаткам относятся формальные принципы наименования гетерохроний, из которых наиболее заметным можно считать игнорирование приоритета при выборе валидных названий, которое производится в угоду более точной формулировки понятия. Этот принцип открыто постулируется в одной из работ (Alberch et al. 1979, p. 315)[4] и, тем самым, получив статус "законности", при широком применении приводит к снижению стабильности научной терминологии и разработанной ранее номенклатуры. Такой подход создает благоприятные условия для накопления ошибок и путаницы в понятиях, которые неизбежно возникнут на очередном этапе ревизионных исследований.

С другой стороны, ряд понятий и наименований проигнорированы и даже не упоминаются в вышеперечисленных работах, несмотря на то, что среди них есть вполне пригодные для описания филонтогенетических процессов. Представляется, что упрощение, наблюдающееся в господствующей теории гетерохроний, является чрезмерным, поэтому эта парадигма не способна описать все разнообразие гетерохронных изменений. Использование только понятий с широким смысловым значением не позволяет различать тонкие явления и проводить описательные процедуры на более детальном уровне, что заметно снижает аналитические возможности обсуждаемой концепции. По этой причине отказ от терминов, которые уже зарекомендовали себя как вполне пригодные и рабочие, нельзя считать целесообразным.

Например, у аммонитов, чьи раковины представляют один из самых удобных объектов для изучения соотношений онтогенеза и филогенеза, неоднократно описывались различные гетерохронии, как филогенетически значимые, – ретардация, акселерация, неотения и прогенез, так и модификационные или внутривидовые, – бради- и тахиморфия, бради- и тахигеронтия. Их применение в практике исследования индивидуального и исторического развития аммоноидей хорошо себя зарекомендовало, поскольку все они характеризуются собственной сущностью и удобны для анализа филонтогенетических процессов.

Использованию этих терминов мешает отсутствие единства в понимании соответствующих им феноменов. Это проявляется в том, что для одних и тех же типов гетерохроний разными авторами используются различные наименования. Такая ситуация должна быть хорошо знакома специалистам по любому таксону. Например, для характеристики близких или идентичных по сущности задержек развития признаков у аммонитов применялись различные термины – брадигения или брадигенез (Schmidt, 1926, Иванов, 1945а,б; 1976), ретардация (Леонова, 2014; Киселев, 2020б), неотения (Marchand, Dommergues, 1988) и фетализация (Меледина, 1994; Гуляев, 2012). С другой стороны, нередки обратные случаи, когда одним и тем же названием обозначаются различные процессы. Из-за подобного употребления некоторые термины (например, неотения) находятся в состоянии, близком к девальвации, вследствие чего они даже выбраковываются (Reilly et al., 1997). Также, для некоторых эмпирически зафиксированных или теоретически возможных

[4] "Attention should be focused on rate parameters, timing, and direction of change rather than on the names used for the processes, expressions, and phenomena. We have mainly used existing terms to describe essentially mathematical phenomena, i.e. perturbations of the rate-controlling parameters along different axes in our α, β, k space. Accordingly, the terms as we have used them have more precise definitions than in the past" (Alberch et al. 1979, p. 315).

гетерохроний нет подходящих наименований. Всё это препятствует практическому использованию классификаций гетерохроний и требует разработки наименее противоречивой обобщающей концепции.

Отсутствие единства в понимании гетерохроний связано не только (и не столько) с теоретическими недостатками существующей парадигмы, но и с имеющимися подходами в их номенклатурном описании (например, с игнорированием принципов приоритета). В том числе и поэтому, несмотря на неоднократные попытки унифицировать номенклатуру гетерохроний, их классификация до сих пор неустойчива и противоречива (Webster, Zelditch, 2005). Существуют немногочисленные попытки ревизовать сложившуюся классификацию на основе принципа приоритета и введения новой терминологии (Shea, 1983; Dommergues et al., 1986; Reilly et al., 1997), однако и они не лишены противоречий. Предлагаемые в ревизионных публикациях трактовки того или иного термина, рассматриваемые как приоритетные, могут быть или неоднозначными, или являются очевидными синонимами. Нередко в таких работах полностью игнорируется терминология, разработанная в предшествующих работах. Все эти разночтения делают совершенно необходимой ревизию не только терминов, но и концептуальных основ теории гетерохроний.

Глава 1.1. Краткая история изучения разнообразия гетерохроний

Chapter 1.1. A brief history of the study of heterochrony diversity

После описания первой гетерохронии в 1866 г. прошло уже более 150 лет и за это время были выделены еще десятки подобных феноменов, создано несколько обобщающих концепций, одна из которых развилась до состояния главной теории или даже парадигмы. В задачу данной главы не входит детальное изложение этой истории, поскольку она многократно описана в специальных монографиях (Gould, 1977; 1988; 1994; McKinney, McNamara, 1991) и в ряде статей. Также, поскольку выяснение приоритета научных разработок или названий всегда имеет хронологический контекст, то часть исторических сведений будет изложена ниже в главе, посвященной описанию номенклатуры гетерохроний, и во второй части, где рассмотрено разнообразие гетерохроний у аммоноидей, – ведущего таксона в изучении этих феноменов развития.

Полное изложение истории изучения гетерохроний должно включать сравнение не только различных авторских схем разнообразия феноменов, но и концепций механики развития, генетических и физиологических механизмов гетерохроний. Также биологическое значение гетерохроний не может быть полноценно раскрыто без понимания экологических причин их формирования. Но, поскольку все эти составляющие непосредственно не связаны с типологизацией гетерохроний, то их обсуждение будет максимально опущено в данной работе.

Исторические данные здесь сведены к описанию трех основных периодов, отличающихся различным уровнем теоретических обобщений о разнообразии гетерохроний.

1.1.1. Первый период (описательный): 1866-1926

1.1.1. First period (descriptive): 1866-1926

Ранний, наиболее длительный (60 лет), период истории изучения начинается с первой выделенной гетерохронии, акселерации, и заканчивается датой последнего труда Луиса Болька (Bolk, 1926), в котором он завершил описание выделенного им феномена фетализации (**табл. 1**). Рассмотрим основные особенности данного периода.

1. Происходит массовое и относительно независимое выделение различных способов преобразования онтогенезов, которые в дальнейшем будут отнесены к гетерохрониям или родственным им явлениям (**рис. 1**). В общей сложности в это время выделено 33 феномена, из которых большая часть (около 67 %) имеет отношение к филогенезу:

Акселерация (acceleration: Hyatt, 1866)
Ретардация (retardation: Cope, 1868)
Прогенез (progenèse: Giard,1887)
Палеопедогения (Palaeo-Pädogenie: Hamann, 1892)
Филопедогения (Phylo-Pädogenie: Hamann, 1895)
Гетерэпистаз (Heterepistase: Eimer, 1897)
Тахигенез (tachygenesis: Hyatt, 1897)
Неравная акселерация и ретардация (unequal acceleration, retardation: Smith, 1898)
Филогенетическая акселерация (l'accélération phylogénique: Pavlow, 1901)
Прецессия отличительных черт (précession les caractéres: Pavlow, 1901)
Сальтативный палингенез (saltative palingenesis (part.): Buckman, 1909)
Задержанный палингенез (cunctative palingenesis: Buckman, 1909)
Опережающий палингенез (precedentive palingenesis: Buckman, 1909)
Брадигенез (bradygenesis: Grabau, 1910)
Липогенез (lipogenesis: Lang, 1919)

Липопалингенез (lipopalingenesis: Buckman, 1920)
Брадипалингенез (bradypalingenesis: Buckman, 1920)
Пропалингенез (propalingenesis: Buckman, 1920)
Фетализация (foetalisatie: Bolk,1922)
Педоморфоз (paedomorphosis: Garstang, 1922)
Брадигения (bradygenie: Schmidt, 1925)

Остальные феномены характеризуют внутривидовую изменчивость организмов:

Неотения (Neotenie: Kollmann, 1883)
Брадигеронтия (от Bradygerontes: Teisseyre, 1889)
Тахигеронтия (от Tachygerontes: Teisseyre, 1889)
Протетелия (prothetelie: Kolbe, 1903)
Эутелия (Eutelie: Martini, 1909)
Метателия (metathetely: Strickland, 1911)
Гистеротелия (hysterotelie: Schulze, 1922)
Брадиморфия (bradymorphie: Schmidt, 1925)
Тахиморфия (Tachymorphie: Schmidt, 1925)
Микрогеронтия (от mikrogerontisch: Schmidt, 1926)
Мегалэфебия (от megalephebisch: Schmidt, 1926)

Большинство из всех этих наименований рассматриваются как синонимы в современной Канонической модели, и только 5 названий (15 % от выделенных в данный период) признаны валидными. В настоящей работе приняты как валидные уже 17 названий (51 %).

2. Ведущее значение в изучении гетерохроний имела палеонтология и методы исследования ископаемых организмов, в первую очередь, аммоноидей. На основе сравнения онтогенезов аммонитов было описано 64 % феноменов этого периода (**рис. 1b**): акселерация, тахигенез, неравная акселерация и ретардация, филогенетическая акселерация, прецессия отличительных черт, сальтативный палингенез, задержанный палингенез, опережающий палингенез, липогенез, липопалингенез, брадипалингенез, пропалингенез, брадигения, брадигеронтия, тахигеронтия, брадиморфия, тахиморфия, микрогеронтия и мегалэфебия (из них 10 названий в данной работе считаются валидными). Это свидетельствует о том, что концепция гетерохроний сложилась во многом благодаря исследованию аммонитов. Наибольший вклад в изучение преобразований онтогенеза у аммонитов на данном этапе сделаны Альфеасом Хайаттом (Hyatt, 1866; 1889; 1897), Сиднеем Сэвори Бакменом (Buckman, 1909-1930), Джеймсом Перрином Смитом (Smith, 1904a,b; 1914), – ведущими представителями рекапитуляционистской "школы Хайатта", а также Лоренцом Тейсейром (Teisseyre, 1889), Алексеем Петровичем Павловым (Pavlow, 1901), Германном Шмидтом (Schmidt, 1925, 1926) (более подробно см. во второй части).

Из остальных групп организмов наибольшее значение при выделении гетерохроний имели хордовые и членистоногие. Изучение первых, в основном современных и ископаемых земноводных, позволило Эдварду Дринкеру Копу (Cope, 1868) выделить ретардацию (а также подтвердить ранее сформулированный Хайаттом закон акселерации), а Юлиусу Кольманну (Kollmann, 1883) – неотению. Позднее на основе изучения человекообразных обезьян и человека Луисом Больком (Bolk, 1922; 1926) выделен феномен фетализации.

По членистоногим, в основном насекомым и ракообразным, Альфредом Матье Жиаром (Giard, 1887; Giard, Bonnier, 1887) установлен феномен прогенеза. Только по насекомым выделено три родственных явления: Германном Юлиусом Кольбе (Kolbe, 1903), – протетелия; Эдгаром Гарольдом Стрикландом (Strickland, 1911), – метателия; и Паулем Шульце (Schulze, 1922), – гистеротелия.

Таким образом, палеонтология, в первую очередь в лице Хайатта и Копа, внесла основной вклад в изучение гетерохроний на данном этапе, что определило как положительные, так и отрицательные стороны в разработке теории гетерохроний и методов их изучения.

3. Теоретической основой в изучении гетерохроний на протяжении большей части данного периода являлся рекапитуляционизм – концепция, разработанная независимо тремя специалистами: Фрицем Мюллером (Müller, 1864), А. Хайаттом в "законе акселерации" (Hyatt, 1866) и Эрнстом Геккелем в виде "биогенетического закона" (Haeckel, 1866; 1868; 1874, 1877b). Основные положения рекапитуляционизма можно сформулировать следующим образом: 1) трансформации онтогенеза происходят в процессе эволюции; 2) в филогенезе эволюционная новизна появляется на последней стадии онтогенеза, что сопровождается механическим сдвигом всех стадий развития в проксимальную сторону (к началу онтогенеза); 3) ранние и средние стадии онтогенеза, передвигающиеся проксимально в процессе

Год выделения →		1866	1866	1868	1883	1887	1889	1889	1897	1903	1910	1922	1922	1925	1925	1927	1930	1930	1938	1939	1953	1972	1977	1977	1979	1979	1986	1997	1997	1997	2023
Автор приоритетной, ревизионной или уточняющей публикации ↓	Год публикования / Гетерохронии	Педогенез	**Акселерация**	**Ретардация**	Неотения	**Прогенез**	Тахигеротия	Брадигеротия	**ТАХИГЕНЕЗ**	Протетелия	**БРАДИТЕНЕЗ**	**Фетализация**	**ПЕДОМОРФОЗ**	Брадиморфия	Тахиморфия	**Филетическая неотения**	**Геронтоморфоз**	**Гиперморфоз**	**Эмбрионизация**	**ГИПОМОРФОЗ**	Дезэмбрионизация	**Адультация**	**Магнификация**	**Минификация**	**Постдисплэйсмент**	**Предисплэйсмент**	Гиперпрагенез	**Изоморфоз**, изогенез	ПЕРАТЕНЕЗ	РЕЮВЕНАЦИЯ	Прогения
		p	A	R	n	P	tg	bg	T	pt	B	F	Pm	b	t	N	Gm	Hr	E	H	De	Ad	M	M	P̄	P	hp	I	Pg	Rv	pn
Бэр	1866	p																													
Hyatt	1866		A																												
Cope	1868		A	R																											
Haeckel	1874		A	R																											
Kollman	1883				n																										
Camerano	1883				n																										
Kollman	1884				n																										
Camerano	1884				n																										
Giard	1887					P																									
Giard, Bonnier	1887					P																									
Cope	1887		A	R																											
Teisseyre	1889						tg	bg																							
Hamann	1892					pp																									
Boas	1896					n																									
Hyatt	1897								T																						
Smith	1898								T																						
Северцов	1899		A	R																											
Kolbe	1903									pt																					
Martini	1909					e																									
Buckman	1909								sp		cp																				
Grabau	1910		A	R					T		B																				
Арциховский	1911					p																									
Strickland	1911				mt																										
Smith	1914		A	R					T																						
Lang	1919								L																						
Buckman	1920								L		cp																				
Schulze	1922				gt																										
Bolk	1922			R								F																			
Garstang	1922								T				Pm																		
Schmidt	1925				n		mi	me	T		B			b	t																
Bolk	1926											F																			
Franz	1927					e										N															
de Beer	1930		A	R		p						n				n	Gm	Hr													
George	1933		A						T		B		Pm			n		Hr													
Кольцов	1936															n															
Slijper	1936			R	n	p						F				Pm															
Шмальгаузен	1938				n											n			E												
Северцов	1939		A	R												n															
Шмальгаузен	1939															N		Hr		H											
de Beer	1940		A	R		p						n				n	Gm	Hr													
Иванов	1945								T		B		p	b	t																
Захваткин	1949																		E												
Hцlder	1952						mi																								
Захваткин	1953																				De										
Remane	1956											F				n															
de Beer	1958		A	R		p						n				n	Gm	Hr													
Иванов	1969					n			T		B		p	b	t	n															
Расницын	1969																		E		De										
Jagersten	1972		A	R												n		Hr				Ad									
Хохряков	1973																		E												
Lovtrup	1974																			H											
Иванов	1976					n			T		B		p	b	t																
Gould	1977		A	n		P			A			n	Pm	n				Hr					G	D							
Alberch et al.	1979		A	n		P							Pm				Ꝑ	Hr					G	D	P̄	P					
Хохряков	1981																		E		De										
Shea	1983		A	n		th							Pm					h		H											
Mattei	1985		S																												
Dommergues et al.	1986		A	n		P			A				Pm				Ꝑ	Hr					G	Na	P̄	P	hp				
McNamara	1986		A	n		P			A		n	Pm	Pm				Ꝑ	Hr				Pm	G	D	P̄	P					
Митта	1990						tg	bg						b	t																
McKinney, McNamara	1991		A	n		P			A		n	Pm	Pm				Ꝑ	Hr				Pm	G	D	P̄	P					
Иванова-Казас	1995		A	n		P							Pm						E		De	Ad									
Reilly et al.	1997		A	d		th							Pm				Ꝑ	tHr		H			rHr	rh	P̄	P		I	Pg	p	
Настоящая работа			A	R	n	P	tg	bg	T	pt	B	F	Pm	b	t	N	Gm	Hr	E	H	De	Ad	M	M			hp	I	Pg	Rv	pn

Табл. 1. Историческое развитие концепции гетерохроний от времени установления первых разновидностей до разработки Канонической модели. Валидные разновидности гетерохроний (в головной строке) и авторы ключевых публикаций (в головной колонке) расположены в хронологическом порядке. Жирным шрифтом в головной строке обозначены межвидовые гетерохронии, обычным шрифтом – внутривидовые; прописными буквами – гетерохронии широкого ранга (типы), строчными – индивидуальные разновидности (виды). Обозначения валидных гетерохроний и их синонимов: A – акселерация; A – адультация; B – брадигенез ; b – брадиморфия; bg – брадигеронтия; cp – задержанный палингенез; D – карликовость (дварфизм); d – децелерация; D – дезэмбрионизация; E – эмбрионизация; e – эутелия; e – эпистаз; F – фетализация; G – гигантизм; G – геронтоморфоз; gt – гистеротелия; Hr – гиперморфоз; H – гипоморфоз; hp – гиперперагенез; I – изоморфоз; L – липогенез; L – липопалингенез; M – магнификация; M – минификация; me – мегалэфебия; mi – микрогеронтия; mt – метателия; N – филетическая неотения; N – нанизм; n – неотения; P – прогенез; Pm - педоморфоз; P – постдисплайсмент; P – предисплайсмент; Ꝑ – перагенез; ₱ – пераморфоз; p – педогенез; pn – прогения; pp – палеопедогения; pt – протетелия; R – ретардация; Rv – реювенация; rh – гипоморфоз скорости (rate hypomorphosis); rHr – гиперморфоз времени (rate hypermorphosis); S – синаптогенез; sp – сальтативный палингенез; T – тахигенез; t – тахиморфия; tg – тахигеронтия; th – гипоморфоз времени (time hypomorphosis); tHr – гиперморфоз времени (time hypermorphosis).

Table 1. The historical development of the concept of heterochrony from the time of the establishment of the first varieties to the development of the Canonical model. Valid varieties of heterochrony (in the head line) and authors of key publications (in the head column) are arranged in chronological order. Bold type in the head line denotes interspecific heterochrony, regular type indicates intraspecific ones; in capital letters – heterochrony of a wide rank (types), in small letters – individual varieties. Designations of valid heterochrony and their synonyms: A – acceleration; A – adultation; B – bradygenesis; b – bradymorphy; bg – bradygeronty; cp – cunctative palingenesis; D – dwarfism; d – deceleration; D – disembryonization; E – embryonization; e – eutelie; e – epistasis; F – fetalization; G – gigantism; G – gerontomorphosis; gt – hysterotelie; Hr – hypermorphosis; H – hypomorphosis; hp – hyperperagenesis; I – isomorphosis; L – lipogenesis; L – lipopalingenesis; M – magnification; M – minification; me – megalepheby; mi – microgeronty; mt – metathetely; N – phyletic neoteny; N – nanisme; n – neoteny; P – progenesis; Pm – paedomorphosis; P – postdisplacement; P – predisplacement; Ꝑ – peragenesis; ₱ – peramorphosis; p – paedogenesis; pn – progeny; pp – Palaeo-Pädogenie; pt – prothetelie; R – retardation; Rv – rejuvenation; rh – rate hypomorphosis; rHr – rate hypermorphosis; S – synaptogenesis; sp – saltative palingenesis; T – tachygenesis; t – tachymorphy; tg – tachygeronty; th – time hypomorphosis; tHr – time hypermorphosis.

эволюции, рекапитулируют[1] взрослые стадии предков, а признаки, которые отражают такую рекапитуляцию, называются палингенезами; 4) признаки, фальсифицирующие "правильную" последовательность палингенезов, называются ценогенезами; 5) изучение филогенеза любого таксона автоматически означает поиск последовательности палингенезов; 6) главный механизм, обеспечивающий рекапитуляцию – ускорение развития или акселерация, благодаря которому происходит концентрация палингенезов и повторение филогенеза в онтогенезе. Соответственно, в истории таксона продолжается постоянная трансформация онтогенезов, связанная с изменением времени закладки органа или границ стадий развития. Для такого рода

[1] Концепция рекапитуляции, отображающая явление сходства или параллелизма между индивидуальным и историческим развитием организмов, возникла задолго до появления методологии рекапитуляционизма Мюллера-Геккеля-Хайатта. Изначально она состоялась как слабо аргументированное эмпирическими наблюдениями натурфилософское предвидение, появившееся в период становления сравнительной анатомии животных и до зарождения эмбриологии. Впервые идея рекапитуляции формулируется в 1793 г. в публичной лекции Карлом Кильмейером, – основоположником сравнительной анатомии (Райков, 1947; 1952), после чего относительно независимо и с разной степенью обоснованности раскрывается у разных исследователей первой половины XIX века (Ежиков, 1940; Райков, 1951, 1969; Стрелковский, 1964; Gould, 1977): Лоренца Окена (1805-1811), Иоганна Фридриха Меккеля (1811), Якова Кайданова (1813), Мартина Генриха Ратке (1825, 1832), Григория Ефимовича Щуровского (1834), Луи Агассица (1841), Чарльза Дарвина (1844, 1859) и др. По мнению А. Хайатта полноценные доказательства рекапитуляции на основе сравнения эмбриологического и палеонтологического материала впервые продемонстрированы его учителем Л. Агассицем (Agassiz, 1949), из чего он делает вывод, что «так называемый геккелевский закон (‘закон биогенеза’) на самом деле является законом эмбриологической рекапитуляции Агассица, переформулированным в терминах эволюции» (Hyatt, 1897, p. 167).

временных сдвигов в индивидуальном развитии Геккель предложил название «гетерохрония» (Haeckel, 1874), сформулированное позднее, чем была выделена первая ее разновидность.

Рекапитуляционизм, направленный на поиск положительных гетерохроний, оказался удобной теоретической платформой для изучения соотношений онтогенеза и филогенеза и дал метод для создания филогенетической систематики организмов. Его расцвет приходится на предпоследнее десятилетие XIX века, когда создаются филогенетические реконструкции для самых разных групп организмов, в первую очередь, аммонитов. В то же самое время продолжают накапливаться наблюдения, противоречащие не только сути биогенетического закона, но и закону акселерации, что приводит к кризису рекапитуляционизма и отказу от его положений как неонтологами, так и палеонтологами. Одна из причин такого кризиса – построение систематиками того времени умозрительных филогенетических реконструкций, отражающих не столько историческую преемственность таксонов, сколько собственные, нередко ложные, представления о последовательности палингенезов (Zittel, 1894). При этом больше всего таких злоупотреблений допущено специалистами по аммонитам (Swinnerton, 1933; Donovan, 1973).

Также, данный кризис усугублялся вследствие постепенного нарастания числа открытий различных разновидностей задержек и остановок развития, то есть феноменов отрицательных гетерохроний. К первым из них, описанным до 1890 г., относятся явления ретардации, неотении, прогенеза и палеопедогении. После этого перечень новых видов отрицательных гетерохроний стал увеличиваться лавинообразно. Часто это были синонимы, предложенные независимо разными авторами (как правило, у специалистов по аммонитам были свои собственные наименования). К таким названиям, выделенным после наступления кризиса



Рис. 1. Частота и этапность выделения гетерохроний и близких к ним феноменов развития с новыми названиями, начиная с 1866 года. Феномены, выделенные на основе изучения аммоноидей (ключевого таксона), показаны отдельно.

Figure 1. The frequency and stages of establishing heterochrony and developmental phenomena close to them, starting from 1866. Phenomena identified by ammonoids (the key taxon) are shown separately.

рекапитуляционизма, относятся филопедогения, гетерэпистаз, неравная ретардация, брадигенез, филогенетическая акселерация и прецессия отличительных черт, задержанный и опережающий палингенез, брадипалингенез, фетализация, педоморфоз и брадигения. Все они характеризуют межвидовые отрицательные гетерохронии. В дополнение к ним можно добавить протетелию, эутелию, метателию, гистеротелию, брадиморфию и мегалэфебию, характеризующие внутривидовую изменчивость организмов. Такое обилие схожих по значению терминов только усугубило кризис и потребовало теоретического осмысления совокупности родственных явлений. Первые попытки обобщения феноменов, близких к неотении, сделаны Йоханом Боасом (Boas, 1896), описавшим их особенности у широкого круга организмов. С другой стороны подошел Вальтер Гарстанг (Garstang, 1922; 1928a,b), который подверг резкой критике биогенетический закон Геккеля и предложил новый обобщающий термин для отрицательных межвидовых гетерохроний – педоморфоз. Последний, с точки зрения Гарстанга, лежит в основе филогенетического преобразования онтогенезов, что определяет тезис «онтогенез не повторяет филогенез, а создает его» (Garstang, 1922, p. 82).

Антирекапитуляционизм также нашел много сторонников, в том числе и среди специалистов по аммонитам, включая такого авторитетного исследователя, как Леонарда Франка Спата (Spath, 1924; 1933 и др.), изначально относившегося к "школе Хайата".

Совсем иначе подошел к осмыслению гетерохроний и биогенетического закона крупный немецкий морфолог Эрнст Менерт (Mehnert, 1897; 1898), разработавший учение о "кайногенезе" и "биомеханике" на основе сравнительно-эмбриологического изучения позвоночных. Будучи сторонником биогенетического закона он утверждал, что противники этого закона его попросту превратно истолковали, поскольку не поняли, что из себя представляет предмет рекапитуляции. По Менерту, им является онтогенетическая стадия, выделяемая не по всем признакам организма, а по какой-то одной системе органов. Соответственно, рекапитуляция может наблюдаться лишь по отдельным органогенезам. Это связано с тем, что разные системы органов развиваются с разной скоростью и характеризуют два типа гетерохроний: акселерации и ретардации. При акселерации органогенез происходит быстрее, при ретардации медленнее, в результате чего одни органы развиваются прогрессивно, другие – регрессивно. Механизм гетерохроний состоит в сочетании трех процессов: времени закладки органа, скорости гистологической дифференцировки и скорости роста органов. Учение Менерта впервые раскрыло явление диссоциативности или мозаичности развития и обосновало выделение неравной (частичной, локальной, относительной) разновидности акселерации и ретардации – феноменов, неоднократно выделявшихся независимо и под разными названиями в течение будущего столетия. Менерт не ставил целью ревизию всех видов темпоральных процессов развития и использовал дуалистическую систему гетерохроний. Поэтому упоминаемые им названия "акселерация" и "ретардация" скорее следует понимать как синонимы положительной и отрицательной гетерохроний.

Однако в примерах Менерта, помимо истинных гетерохроний, описано немало случаев неравномерного и неодновременного развития разных органов в одном и том же организме, что также отнесено Менертом к гетерохрониям. На эту ошибку указал впоследствии С. Г. Крыжановский (Kryzanowsky, 1939), справедливо заметив, что такие примеры гетерохрониями не являются. Тем не менее понимание гетерохроний в таком ключе до сих пор встречается в литературе, чаще медицинско-антропологической тематики (см. ниже).

Эмпирические наблюдения дали немалый материал для критики рекапитуляционизма, тем не менее эта методология, выходящая из основного биогенетического закона Геккеля, вызвала замечания и общетеоретического плана уже в конце описательного периода (Hertwig, 1907, 1918; Garstang, 1922; Берг, 1922; Соболев, 1924; Naef, 1925 и др.). В рамках данной работы нет необходимости полноценного разбора таких возражений, поскольку эта тема непосредственно не связана с изучением разнообразия гетерохроний и многократно с разных сторон рассмотрена в литературе (Северцов, 1921; 1939; Ежиков, 1940; Руженцев, 1940; 1960; Gould, 1977 и др.). Отметим лишь, что теоретические изыскания в данном направлении не привели к оптимальному синтезу антагонистических концепций и подходов (рекапитуляционизма и антирекапитуляционизма) и созданию общей системы гетерохроний в первом, описательном, периоде. Попытки преодолеть конфликт между ними будут осуществлены позднее.

1.1.2. Второй период (теоретический): 1927-1972

1.1.2. Second period (theoretical): 1927-1972

Этот период начинается с выхода обобщающей работы Виктора Франца (Franz, 1927) и заканчивается выделением Гёстем Ягерстеном (Jägersten, 1972) последней специальной гетерохронии – адультации.

Основная особенность этого периода – существенное преобладание теоретического осмысления разнообразия гетерохроний над описаниями их разновидностей. В это время было выделено "всего" 14 феноменов, относящихся к гетерохрониям или родственным феноменам, из которых часть приняты здесь как валидные наименования:

Филетическая неотения (phyletische Neotenie: Franz, 1927)
Геронтоморфоз (gerontomorphosis: de Beer, 1930)
Гиперморфоз (hypermorphosis: de Beer, 1930)
Эмбрионализация (Шмальгаузен, 1938)
Гипоморфоз (гипоморфоз: Шмальгаузен, 1939)
Эмбрионизация (Захваткин, 1949)
Дезэмбрионизация (Захваткин, 1953)
Адультация (adultation: Jägersten, 1972)

Остальные можно отнести к синонимам ранее выделенных явлений:

Эпистаз (Epistase: Franz, 1927)
Относительная акселерация (relative acceleration: George, 1933)
Относительная ретардация (relative retardation: George, 1933)
Инфантилизм (Infantilismus: Slijper, 1936)
Имагинизация (Шаров, 1957)
Частичная брадигения (Иванов, 1969)

В работах теоретического плана проводится попытка создать общую теорию взаимоотношения онтогенеза и филогенеза, включающую также систему отрицательных и положительных гетерохроний. Однако общий интерес к гетерохрониям как таковым снижается, поскольку главное внимание специалистов (по большей части зоологов и сравнительных морфологов) было направлено на описание филогенетических способов изменения онтогенеза. К наиболее важным трудам этого направления можно отнести монографии Виктора Франца (Franz, 1927), Гэвина Райландс де Бира (de Beer, 1930; 1940; 1958), Алексея Николаевича Северцова (Северцов, 1921, 1931; 1935; 1939); Ивана Ивановича Шмальгаузена (Шмальгаузен, 1935а,б; 1938; 1939); Эверхарда Йоханнеса Слайпера (Slijper, 1936); Адольфа Ремане (Remane, 1956); а также статьи обобщающего плана Томаса Невилла Георга (George, 1933), Генри Хёрд Суиннертона (Swinnerton, 1938); Сергея Григорьевича Крыжановского (Kryzanowsky, 1939); Анатолия Николаевича Иванова (Иванов, 1945а,б; 1960; 1971; 1975) и др. Отличительной чертой большинства из этих работ является критика биогенетического закона и рекапитуляционизма, а также признание большего значения для эволюции отрицательных гетерохроний и (или) связанных с ними явлений (педоморфоз, брадигенез, протерогенез и пр.). Поэтому многие авторы этого периода особое внимание уделяли ревизии отрицательных гетерохроний, и нередко предлагали собственную систему феноменов, которая рассматривалась как часть филогенетических способов (модусов, режимов) преобразования онтогенеза.

Так, В. Франц описывает множество примеров явлений эволюционной задержки развития, которые подразделяет на филетическую неотению и эпистаз (внутри них он также выделяет свои разновидности). Такие феномены, по Францу, связаны с появлением ряда крупных таксонов ранга отряда, класса или типа в современном понимании: насекомые, коловратки, архианнелиды, гастрорихи, саламандры, оболочники и пр. Определение предков этих таксонов геккелевским биогенетическим методом приводит к инверсии филогенетического возраста предполагаемых предков и потомков (например, насекомые должны быть предками многоножек), то есть к биологической несуразице. Чтобы "исправить" недостатки рекапитуляционного метода, Франц в дополнение к нему, или даже "вместо биогенетического закона и теории ценогенеза" (Franz, 1927, p. 39) предложил четыре способа отношений между онтогенезом и филогенезом, которые назвал «биометаболическими модусами» (biometabolischen Modi). К ним относятся: 1. пролонгация (удлинение онтогенеза), при которой эволюционная новизна появляется в конце онтогенеза и формирует новую стадию развития; 2. аббревиация

(остановка онтогенеза), приводящая к эпистазу или неотении; 3. онтогенетически возрастающая девиация (ontogenetisch zunehmenden Deviation) – постепенное изменение признака (признаков) на средних стадиях онтогенеза; 4. онтогенетически кульминирующая девиация (ontogenetisch kulminierende Deviation) – быстрое формирование признаков в середине онтогенеза. Согласно Францу, из этих модусов истинной формулировке биогенетического закона соответствует только модус пролонгации. Любопытно, что кроме неотении и эпистаза автор не упоминает другие описанные к тому времени гетерохронные феномены, включая прогенез, сущность которого полностью соответствует филетическому эпистазу Франца. Также им ни разу не использовано слово «гетерохрония».

Концепция Франца объясняет, почему рекапитуляции не всегда (или часто) не наблюдаются при изучении онтогенезов. Это связано не только с ценогенезами (эмбриональными и личиночными адаптациями), которые, согласно Геккелю, искажают запись палингенезов, но и изменениями в онтогенезе, не являющимися ценогенезами. Аналогичное объяснение сделано еще раньше – в 1912 г. А. Н. Северцовым (Северцов, 1921) в теории филэмбриогенеза – учении, которое он развивал до более зрелого состояния и позднее (Северцов, 1939). Филэмбриогенез – «филогенетическое изменение хода эмбрионального развития», «...стоящее в той или иной связи с эволюцией органов взрослых животных и не связанное непосредственно с эмбриональными приспособлениями» (Северцов, 1921, с. 169, 193). Последние Северцов рассматривал как ценогенезы и эта трактовка вытеснила приоритетное определение Геккеля не только в русскоязычной, но и англоязычной литературе (Gould, 1977, p. 223). В общих чертах филэмбриогенезы Северцова соответствуют биометаболическим модусам Франца.

Измененение последней стадии онтогенеза путем надставки (пролонгации, по Францу), названное Северцовым анаболией, приводит к смещению предыдущих стадий вглубь онтогенеза и их акселерации, плоть до эмбриональной стадии. Такие изменения ранних стадий, косвенно связанные с анаболией, относятся к вторичным филэмбриогенезам, являющимся результатом разного рода акселераций. Наоборот, первичные филэмбриогенезы происходят в том случае, если эволюционные изменения способствуют появлению новых стадий морфогенеза или (и) органогенеза на средних стадиях развития (девиация) или самых ранних, эмбриональных (архаллаксис). Таким образом, из трех модусов филэмбриогенеза (анаболия, девиация и архаллаксис) только один, – анаболия, делает возможной рекапитуляцию.

Перечисленные выше филэмбриогенезы Северцов назвал положительными (Северцов, 1939, с. 483). В группу отрицательных филэмбриогенезов он отнес выделенные им отрицательные анаболию, девиацию и архаллаксис – модусы, в той или иной степени отвечающие аббревиации Франца и в меньшей степени отрицательным гетерохрониям (лучше всего им соответствует отрицательная анаболия). Несмотря на это, гетерохрониям Северцов не придавал большого филогенетического значения (Северцов, 1939, с. 528), поэтому не разработал собственную классификацию. Он упоминал только три разновидности: акселерацию, ретардацию (которые часто рассматривал в трактовке Менерта) и неотению. Они различаются по времени закладки органа и (или) скорости его развития. Для Северцова гетерохронии представляли интерес, в первую очередь, в отношении их полезности для эволюционирующего организма.

Аналогично, хотя и с использованием собственной терминологии, трактовал "морфологические модусы эволюции" один из известных представителей "школы Северцова" С. Г. Крыжановский, разработавший "формальную систему рекапитуляций" (Kryzanowsky, 1939). Под рекапитуляциями он понимал любое отражение в онтогенезе филогенетических событий, не обязательно имеющее вид последовательности палингенезов. По Крыжановскому, филогенетический возраст стадий морфогенеза может быть как одинаковым (гомогенная полифазная рекапитуляция), так и различным (гетерогенная полифазная рекапитуляция), причем последовательность изменения филогенетического возраста стадий в последнем случае может быть любой. Основным механизмом изменений в онтогенезе является замещение одних стадий другими. Вытеснение стадий может осуществляться ранее существовавшей соседней стадией (аутогенное замещение – autogene Substitution) или эволюционно новой, вновь возникшей стадией (гетерогенное замещение –

heterogene Substitution). Первый способ происходит по механизму гетерохроний, второй – через филэмбриогенезы Северцова. Таким образом, гетерохронии в концепции Крыжановского имеют значение как один из механизмов онтогенетической субституции, но сам автор не видел необходимости различать больше разновидностей, чем две: акселерацию и ретардацию.

Наоборот, высокую ценность гетерохроний для изучения механики филогенеза признавал Г. Р. де Бир. Он полагал, что для эволюционного преобразования онтогенеза гетерохронии имеют не меньшее значение, чем инновации, поскольку управляют их перемещением в любую часть онтогенеза. Также, в отличие от Северцова, он отрицательно относился к биогенетическому закону, хотя и соглашался, что повторения, или "репетиции", филогенетических событий в онтогенезе существуют. Но, согласно его утверждению «Сходство в онтогенезе между любыми животными является доказательством их родства, а не свидетельством взрослой структуры предка»[2] (de Beer, 1940, p. 97). Поэтому понимание им сущности акселерации другое, нежели у сторонников рекапитуляционизма.

Гетерохрониям посвящен основной объем двух близких по содержанию монографий де Бира, одна из которых выдержала два издания (de Beer, 1930; 1940; 1958). Несмотря на разные названия, структурно и содержательно это один и тот же текст, незначительно дополненный в каждой из трех версий. В главе 5 двух версий монографии «Embryos and Ancestors» (de Beer, 1940; 1958) он рассматривает разнообразие феноменов, имеющих отношение к гетерохрониям и предлагает их упорядоченную классификацию. Последующие десять глав, составляющие основное содержание монографии, посвящены описанию примеров каждого феномена в отдельности. Подход де Бира к пониманию взаимоотношений онтогенеза и филогенеза, по выражению С. Дж. Гулда «доминировал в английской мысли о взаимосвязи между онтогенезом и филогенезом более 40 лет» (Gould, 1977, p. 222), а его классификация гетерохроний и родственных явлений была наиболее упорядоченной и обоснованной на тот момент времени. Тем не менее она несет ряд противоречий как содержательного, так и формально-логического порядка, что требует специального обсуждения. Содержательные противоречия были обстоятельно разобраны Гулдом (Gould, 1977), поэтому ниже большее внимание будет уделено формально-логическим.

Глава 5 трех упомянутых изданий является экстрактом всего учения де Бира. В первом издании она называется “Heterochrony and Its Effect in Phylogeny”, во второй “Heterochrony and Phylogeny”, а в третьем просто “Heterochrony”. Соответственно, предлагаемая им система явлений должна представлять классификацию гетерохроний, как утверждается в том числе и его биографами (Zou, 2018). К этим феноменам относятся:

A. ценогенез (caenogenesis);

B. девиация (deviation);

C. педогенез и неотения (paedogenesis and neoteny);

D. редукция признака до состояния рудимента (reduction of the character to a vestige);

E. вариации взрослого состояния (adult variation);

F. ретардация (retardation);

G. гиперморфоз (hypermorphosis);

H. акселерация (acceleration).

Далее де Бир предлагает группировку этих вариантов: «Случаи B и C, которые производят филогенетические эффекты путем введения признаков молодости в линию взрослых признаков, могут быть объединены термином *педоморфоз*. Случаи E, G и H, которые производят филогенетические эффекты путем модификации признаков, которые уже присутствовали в линии взрослых особей, могут быть удобно включены в термин *геронтоморфоз*»[3] (de Beer, 1940, p. 29).

Рассмотрим противоречия предложенной системы. К ним относятся:

[2] “Similarity in ontogeny between any animals is a proof of their affinity, and no evidence as to the adult structure of the ancestor” (de Beer, 1940, p. 97).

[3] “Cases B and C, which produce phylogenetic effects by introducing youthful characters into the line of adults, may be combined under the term paedomorpkosis. Cases E, G, and H, which produce phylogenetic effects by modifying characters which were already present in the line of adults, may conveniently be included under the term gerontomorphosis” (de Beer, 1940, p. 29).

1. *Первое формально-логическое противоречие*. В тексте всех работ де Бира нет ни единого указания, что перечисленные феномены относятся к гетерохрониям, за исключением названия соответствующей главы. Сам автор их обозначает по-разному, например как «восемь возможностей вариации того, как структуры могут проявляться в онтогенезе по сравнению с онтогенезом предка»[4] (de Beer, 1940, p. 28). Причем, по словам автора эти "возможности вариации" обеспечиваются гетерохрониями, следовательно, данные феномены не относятся к гетерохрониям. В другой части той же работы есть второе, явно косвенное, указание на природу феноменов: «каждый из теоретически возможных эффектов гетерохронии в создании филогенеза...» (“each of the theoretically possible effects of heterochrony in producing phylogeny…”) (de Beer, 1940, p. 78). Судя по контексту фразы, рассматриваемые феномены не гетерохронии, а их "эффекты". Однако в другом месте той же страницы автор указывает, что типы гетерохроний все-таки существуют: “different types of heterochrony” (ibid.), но не перечисляет, какие именно. Удивительно, что де Бир старательно избегает строгих определений, словно полунамеками стараясь подвести читателя к тому, что он понимает под гетерохрониями, но при этом нигде прямо не утверждает, что указанные категории A-H *не* являются гетерохрониями.

В последнем издании той же работы (de Beer, 1958) автор конкретизирует свое отношение к описанным явлениям и обозначает их в подзаголовке к главе 5 "морфологические модусы (способы) эволюции" (Morphological modes of evolution). Тем не менее, в тексте он также продолжает их называть "возможностями вариации", повторяя фразу из второго издания, а в другом месте (de Beer, 1958, p. 173) – как "типы отношения между онтогенезом и филогенезом" (“eight possible types of relation between ontogeny and phylogeny”). Таким образом, остается загадкой, что именно понимал де Бир под сущностью объектов его классификации. Усугубляет эту неясность следующее противоречие.

2. *Сущностное противоречие*, которое впервые детально разобрал С. Дж. Гулд (Gould, 1977). Среди восьми перечисленных де Биром феноменов часть может быть отнесена к гетерохрониям, а другая, без всякого сомнения, нет. К последним принадлежит:

A. ценогенез (caenogenesis);

B. девиация (deviation);

E. вариации взрослого состояния (adult variation);

D. редукция признака до состояния рудимента (reduction of the character to a vestige).

Случаи A, B, E являются инновациями, материалом и, одновременно, результатом эволюции, меняющими стадии онтогенеза вплоть до появления новой стадии. Случай D не характеризует появление новых признаков и относится к конечному результату отрицательных гетерохроний. Гетерохрониями можно считать только следующие случаи:

C. педогенез и неотения (paedogenesis and neoteny);

F. ретардация (retardation);

G. гиперморфоз (hypermorphosis);

H. акселерация (acceleration).

Каждый из них, кроме гиперморфоза, в трактовке де Бира несколько отличается от приоритетного значения (Gould, 1977, p. 223-228), что будет разобрано при описании соответствующих феноменов. Отметим лишь, что де Бир не указывал, что они являются гетерохрониями, несмотря на то, что контекст нередко свидетельствовал об этом.

3. *Второе формально-логическое противоречие*. Кроме восьми "морфологических способов эволюции", де Бир выделяет педоморфоз и геронтоморфоз. Их определения в разных частях текста различны. Согласно определению, цитированному выше (de Beer, 1940, p. 29), это, без всякого сомнения, классификационные категории общего порядка, объединяющие частные разновидности. В соответствии с ним педоморфоз объединяет как таксономический класс феномены B (девиация) и C (педогенез и неотения), а геронтоморфоз –

[4] “Heterochrony, therefore, provides eight possibilities of variation in the way in which structures may appear in an ontogeny as compared with the ontogeny of the ancestor” (de Beer, 1940, p. 28).

E (вариации взрослого состояния), G (гиперморфоз) и H (акселерация). При такой разбивке возникает несколько вопросов: а) к какой категории следует отнести случаи A (ценогенез), D (редукция), F (ретардация), поскольку они не отнесены ни к одной из этих групп; б) почему акселерация отнесена к геронтоморфозу, а альтернативная ей ретардация в педоморфоз не включена?

Частично ответ содержится в другой, поясняющей, фразе: «*Ценогенез, девиация и неотения* могут быть сгруппированы вместе, поскольку они связаны с признаками, появляющимися в начале онтогенеза, и могут быть противопоставлены *вариации взрослого состояния, гиперморфозу и акселерации*, которые связаны с признаками, появляющимися в конце онтогенеза. Производство филогенетических изменений путем введения во взрослое потомство признаков, которые были юношескими (*ценогенетическими*) у предка, путем *девиации* и *неотении*, может быть названо педоморфозом. Филогенетическое изменение в результате модификации уже взрослых признаков путем *вариации взрослого состояния*, *гиперморфоза* и *акселерации* может быть названо геронтоморфозом»[5] (de Beer, 1940, p. 80, курсив автора). Получается, что ценогенез – это результат девиации и неотении (т. е. неравноценных феноменов), а процесс, который приводит к появлению ценогенезов – педоморфоз. Соответственно, девиация и неотения, согласно определению, являются механизмами педоморфоза, а не его разновидностями. То же самое относится и к геронтоморфозу. В этом определении педоморфоз и геронтоморфоз – не класс явлений, объединяющий феномены, а явления с другой сущностью, чем случаи A-H. Впоследствии именно эта, вторая, трактовка, в несколько модифицированном виде, была использована сторонниками Канонической модели.

Таким образом, несмотря на то, что рассмотренная классификация внешним образом вносила некий порядок в разнообразие явлений, на самом деле она привела к путанице, что не позволило ее полноценно использовать как рабочую модель для изучения соотношений онтогенеза и филогенеза. Тем не менее неоспоримым вкладом де Бира в изучение разнообразия гетерохроний можно считать выделение двух феноменов – гиперморфоза и геронтоморфоза. Первый общепризнанно принят как разновидность положительных гетерохроний, второй в Канонической модели используется под другим названием (пераморфоз).

Всестороннюю ревизию разновидностей отрицательных гетерохроний провел известный шведский зоолог Э. Й. Слайпер (Slijper, 1936). В своем фундаментальном труде о морфологии и систематике китообразных он выделил специальный раздел для обсуждения феномена фетализации, который, по его мнению, широко встречается не только у китов, но и у млекопитающих в целом. Для того, чтобы строго определить сущность этого феномена и его границы, Слайпер описал несколько «явлений, гомологичных фетализации», таких как неотения Колльманна, педоморфоз Гарстанга, педогенез Бэра (=прогенез Жиара), эутелия Мартини, гистеротелия Шульце, гетероморфная ассимиляция Бока, атавизмы, карликовость и инфантилизм. Большинство из них относятся к гетерохрониям в современном понимании. При ревизии этих явлений Слайпер использовал два опорных правила, которые редко применялись раньше и чаще всего игнорируются до сих пор: следование принципу приоритета в выборе названий и правило ключевого таксона. Последнее состоит в необходимости переизучения таксона, с помощью которого впервые был выделен феномен с авторским названием, при условии, что его первое описание недостаточно раскрывает его сущность. Правило ключевого

[5] “Caenogenesis, deviation, and neoteny may then be grouped together since they are concerned with characters which appear early in the ontogeny, and they may be contrasted with adult variation, hypermorphosis, and acceleration, which are concerned with characters which appear late in ontogeny. The production of phylogenetic change by the introduction into the adult descendant ofcharacters which were youthful (caenogenetic) in the ancestor, by means of deviation and neoteny, may be termed paedomorphosis. Phylogenetic change as a result of modification of characters which were already adult, by means of adult variation, hypermorphosis, and acceleration, may be termed gerontomorphosis” (de Beer, 1940, p. 80).

таксона было применено Слайпером при анализе фетализации и неотении: в первом случае он рассмотрел проявления фетализации у человека, во втором – у хвостатых амфибий. Основной результат этого анализа позволил обосновать валидность фетализации, которая, по мнению Слайпера, была не понята многими современниками Болька, в том числе из-за ошибок, допущенных самим Больком. Согласно уточненной трактовке, фетализация никогда не образуется по всем признакам или множеству признаков, чаще по нескольким или единичным. Для феномена, который соответствует, судя по единственному предложению одного абзаца (Slijper, 1936, S. 519), общей фетализации, было предложено название «инфантилизм». Также Слайпер отметил, что фетализация проявляется не только как филогенетический феномен, но и во внутривидовой изменчивости. Это предполагает выделение особого внутривидового аналога фетализации.

Все вышерассмотренные концепции во многих позициях взаимно дополняют друг друга, поэтому могут быть объединены в виде одной теории. Попытка ее создания принадлежит известному немецкому зоологу и сравнительному морфологу Адольфу Ремане (Remane, 1956). Используя терминологию Франца, он выделил биометаболические режимы (модусы) или филогенетические модификации онтогенеза (phylogenetischen Abänderungen der Ontogenese), которые можно отчасти рассматривать как филэмбриогенезы Северцова. При описании каждого режима Ремане давал указание на автора названия и приводил синонимику. Всего было выделено 6 таких модусов (Remane, 1956, S. 177-194: написание, скобки и авторство сохранены как у автора):

1. Prolongation (V. Franz, 1927) Anabolie Sewertzoff, 1931;
2. Abbreviation (V. Franz, 1927);
   a) Aphanisie (Negative Anabolie) Sewertzoff
   b) Foetalisation;
3. Deviation (V. Franz 1927);
4. Mesobolie;
5. Archibolie;
6. Archallaxis (Sewertzoff, 1931).

Система Ремане является комбинацией модусов Франца и некоторых (то есть не всех) филэмбриогенезов Северцова, при этом один из последних (отрицательная анаболия) рассматривается как разновидность более общего феномена. Также автор выделяет и собственные биометаболические модусы – мезоболию и архиболию, которые относит к морфологическим отклонениям (Ablenkung) типа девиаций, возникающих на средних и базальных стадиях развития. Соответственно, под девиацией в узком смысле Ремане понимает отклонение на поздних стадиях онтогенеза.

Биометаболические режимы Ремане – это результат четырех процессов изменения онтогенеза – добавления (Addition), вычитания (Subtraktion), отклонения (Ablenkung) и общего смещения (Totale Verschiebung), которые происходят на разных стадиях развития: терминальной (terminal); средней (mitte) и базальной (basal). Их сочетания реализуют все мыслимые возможности преобразования онтогенеза (Remane, 1956, S. 194).

Обсуждение особенностей, достоинств и недостатков этой модели не входит в задачи данного раздела. Отметим лишь, какое место в ней занимают гетерохронии. К ним можно отнести только один феномен – фетализацию, которая в системе модусов рассматривается как разновидность аббревиации. Между тем, из 17 страниц, отведенных под описание биометаболических модусов в работе Ремане, целых 7 страниц выделено для обсуждения фетализации. Это свидетельствует о том, что автор придавал особое значение этому феномену. В первой половине текста, посвященного фетализации, Ремане описывает особенности феномена, чаще всего по Слайперу, и приводит довольно много примеров из животных и растений. Вторая половина текста отведена для сравнения фетализации и неотении, также со ссылками на Слайпера. Автор приходит к выводу, что оба феномена имеют значительное сходство, но не являются синонимами. При этом они образуются как результат гетерохронии при вычитании (Subtraktion) онтогенеза, но сами гетерохрониями не являются. По Ремане их следует рассматривать как разновидности аббревиации (тем не менее неотению он, почему-то, не относит к биометаболическим модусам).

Сами гетерохронии Ремане не систематизирует и даже не упоминает такие названия, как акселерация и ретардация. Это свидетельствует о том, что он не придавал им значения как механизмам изменения онтогенеза.

Создание рассмотренных выше наиболее известных теоретических концепций не привело к упорядочиванию системы гетерохроний. В основном, они разрабатывались для анализа способов формирования новых признаков и морфогенетических стадий, нежели их темпорального преобразования. В одних случаях гетерохрониям не придавалось большого значения, поскольку полагалось, что ведущую роль в филогенезе имеет процесс появления морфологической новизны (школа Северцова, Ремане). В других случаях авторы смешивали разноплановые феномены (гетерохронии и морфологическую новизну), что приводило к появлению весьма противоречивых концепций (де Бир). В третьих, интерес к гетерохрониям был выборочный, обусловленный необходимостью решения специфических задач, например, реконструкции филогенеза определенных групп животных. Поэтому систематизации подвергались особые категории гетерохроний, чаще отрицательных (Слайпер, Франц).

Другой немаловажной особенностью данного периода является отсутствие среди создателей ведущих обобщающих теорий палеонтологов и, в частности, специалистов по аммонитам. Это сказалось не только на выборе показательных примеров гетерохроний (в основном, среди позвоночных), но и характере выводов, в которых, как правило, результаты исследований аммонитов не учитывались. Например, приоритетные работы Хайатта и других представителей рекапитуляционистов-аммонитологов даже в публикациях крупных морфологов, таких как Северцов, Франц, Крыжановский, Слайпер, Ремане, обычно не цитируются. Поэтому на основании их трудов рекапитуляционизм обычно связывают с биогенетическим законом Мюллера-Геккеля, но не с законом акселерации Хайатта. Эта "традиция" сохраняется и в современной эволюционной биологии развития (evo-devo), включая наиболее заметных ее представителей, таких как Брайан Холл (Hall, 1999; 2012). Такая "акселерация" истории науки, исключающая какой-либо вклад аммонитологов в биологию развития, в настоящее время нарастает и выражается даже в признании того, что создание первой схемы классификации гетерохроний следует начинать с работ де Бира (Minelli, 2015).

Между тем аммонитологи внесли определенный вклад в изучение гетерохроний не только в первом, но и во втором периоде. В это время происходит создание макросистематики и схем филогенеза аммоноидей, в первую очередь благодаря исследованиям Л. Ф. Спата, Дж. П. Смита, О. Шиндевольфа, В. Е. Руженцева, что позволило на многочисленных примерах и по различным признакам оценить разнообразие филогенетических способов изменения онтогенеза в данной группе головоногих. Наблюдение эмпирических свидетельств изменения онтогенезов в геологическом времени определило создание палеонтологами собственного стиля (включая терминологию) решения конфликта между рекапитуляционизмом и антирекапитуляционизмом. При этом одни специалисты отрицали практическое значение биогенетического закона (Спат, Шиндевольф), а другие объединяли конфликтующие модели в единую систему, например, в концепции протерогенеза и дейтерогенеза Г. Х. Суиннертона (Swinnerton, 1938).

Параллельно проводилась ревизия некоторых гетерохроний. Английским палеонтологом Т. Н. Георгом (George, 1933) в очередной раз, но под собственными названиями, были описаны феномены неравной акселерации и ретардации. Во многом благодаря трудам российских аммонитологов А. Н. Иванова (Иванов, 1945а,б и др.) и В. Е. Руженцева (Руженцев, 1940; 1960 и др.) были почти что заново открыты феномены брадигенеза и тахигенеза, брадиморфии и тахиморфии, почти забытые уже к началу 1930-х годов специалистами стран Западной Европы и Америки, то есть мест, где они были впервые описаны. В практике изучения онтогенеза у аммоноидей эти названия прижились и до сих пор используются российскими специалистами (более подробно см. ниже, во второй части).

1.1.3. Третий период (ревизионный): 1977-1997

1.1.3. Third period (revisionary): 1977-1997

Если в предыдущем периоде гетерохрониям отводилось скромное место в системах филогенетических способов преобразования онтогенеза, то третий период отличается созданием концепций, объясняющих механику и разнообразие только гетерохроний. Не последнюю роль в этом сыграло широкое участие палеонтологов, сводившееся к минимуму в теоретических разработках второго периода. Также в данное время наблюдается всплеск выделения новых феноменов (**рис. 1**), многие из которых образованы не на основе эмпирических наблюдений, а в соответствии с теоретическими представлениями:

Пропорциональный гигантизм (proportioned giantism: Gould, 1977)

Пропорциональная карликовость (proportioned dwarfism: Gould, 1977)

Упреждающее включение старта (pre displacement: Alberch et al.,1979)

Отсроченное включение старта (post displacement: Alberch et al.,1979)

Пераморфоз (peramorphosis: Alberch et al., 1979)

Разэмбрионизация (Хохряков, 1981)

Гипоморфоз скорости (rate hypomorphosis: Shea, 1983)

Гипоморфоз времени (time hypomorphosis: Shea, 1983)

Миниатюризация (miniaturisation: Hanken, 1983)

Синаптогенез (synaptogenesis: Mattei, 1985)

Гигантизм (giantism: McNamara, 1986)

Нанизм (nanisme: Dommergues et al., 1986)

Ложный нанизм (pseudo-nanisme: Dommergues et al., 1986)

Ложный гигантизм (pseudo-gigantisme: Dommergues et al., 1986)

Ложный гиперморфоз (pseudo-hypermorphose: Dommergues et al., 1986)

Ложный прогенез (pseudo-progenèse: Dommergues et al., 1986)

Ложная акселерация (pseudo-accélération: Dommergues et al., 1986)

Ложная неотения (pseudo-néoténie: Dommergues et al., 1986)

Неотенический гигантизм (gigantisme néoténique: Dommergues et al., 1986)

Гипергигантизм (hypergigantisme: Dommergues et al., 1986: Dommergues et al., 1986)

Гипернанизм (hypernanisme: Dommergues et al., 1986)

Ускоренный нанизм (nanisme accéléré: Dommergues et al., 1986)

Гиперпедоморфоз (hyperpaedomorphose: Dommergues et al., 1986)

Гиперпераморфоз (hyperperamorphose: Dommergues et al., 1986)

Частичная неотения (local neoteny: McKinney, McNamara, 1991)

Частичная акселерация (local acceleration: McKinney, McNamara, 1991)

Децелерация (deceleration: Reilly et al., 1997)

Изоморфоз (isomorphosis: Reilly et al., 1997)

Изогенез (isogenesis: Reilly et al., 1997)

Перагенез (peragenesis: Reilly et al., 1997)

Значительную долю (43 %) из представленных феноменов занимают термины, выделенные специалистами по аммонитам.

Основная заслуга в создании современной теории гетерохроний принадлежит известному палеонтологу, биологу и историку науки Стивену Джей Гулду, который разработал новую методологию выделения гетерохроний в виде часовой модели (Clock Model) (Gould, 1977). Эта модель представляет полукруглые часы с тремя циферблатами, каждый из которых показывает состояние одного из трех независимых векторов гетерохроний: размера (Size), формы (Shape) и возраста (Age). Их соотношение может быть любым, что позволяет установить следующие феномены: *прогенез*, с задержкой размера и формы в сочетании с остановкой онтогенеза (Gould, 1977, fig. 39a); *неотению*, с задержкой соматических признаков (Gould, 1977, fig. 39b); *гиперморфоз*, с переразвитием размера, формы и удлинением онтогенеза (Gould, 1977, fig. 39c); *акселерацию*, с ускорением соматического развития, формы (Gould, 1977, fig. 39d); *пропорциональную карликовость*, с замедлением размерного роста при постоянных темпах развития формы (Gould, 1977, fig. 39e); *пропорциональный гигантизм*, с ускорением размерного роста при постоянных темпах развития формы (Gould, 1977, fig. 39f). Если выразить соотношение всех трех векторов развития в относительных единицах (в процентах), то различие между гетерохрониями может быть выражено в виде **табл. 2**:

Таблица 2. Соотношение трех векторов гетерохроний (размера, формы и возраста) в соответствии с часовой моделью Гулда (Gould, 1977, fig. 39). Значение по трем векторам (размер, форма, возраст) развития дано в процентах в соответствии с рисунком из работы Гулда.

Table 2. Ratio of the three heterochrony vectors (size, shape and age) according to Gould's clock model (Gould, 1977, fig. 39d). The values for the three vectors (size, shape, age) of development are given as percentages according to the figure from Gould's work.

Гетерохронии	Размер (Size)	Форма (Shape)	Возраст (Age)
Прогенез (progenesis)	25	25	25
Неотения (neoteny)	50	25	50
Гиперморфоз (hypermorphosis)	75	75	75
Акселерация (acceleration)	50	75	50
Пропорциональная карликовость (proportional dwarfism)	25	50	50
Пропорциональный гигантизм (proportional gigantism)	75	50	50

Для обозначения гетерохроний Гулд использовал четыре ранее выделенные названия (прогенез, неотения, гиперморфоз и акселерация) и ввел два новых (пропорциональная карликовость и пропорциональный гигантизм). Характерно, что в этой системе название неотения использовано вместо ретардации (приоритетного названия), а также возрождено уже почти забытое к тому времени название прогенез. Остальные феномены, выделенные в предыдущих периодах, рассматриваются как синонимы.

Поскольку часовая модель может быть переведена в точную систему измерений, в дальнейшем Гулд и его коллеги (Alberch et al.,1979) предложили способ количественного описания гетерохроний. Также они добавили в схему классификации еще два феномена – предисплайсмент и постдисплайсмент, которые можно перевести, по предложению М. А. Шишкина (Шишкин, 2016), как упреждающее и отсроченное включение старта. Эти феномены характеризуют смещение границ онто- и морфогенетических стадий.

Перечисленные феномены рассматриваются авторами как процессы, приводящие к различным морфологическим результатам, – педоморфозу и пераморфозу. По всей видимости, последние два феномена как гетерохронии не рассматриваются. В качестве филогенетических результатов гетерохроний названы два: рекапитуляция и обратная рекапитуляция (Alberch et al., 1979, p. 307). Не вдаваясь в обсуждение этой концепции (ее отдельные положения разобраны в других главах), отметим, что именно она стала основой для современной теории гетерохроний, которая выше была названа Канонической моделью. Дальнейшие ее интерпретации относятся, в основном, к номенклатуре терминов и (или) структуре (**табл. 3**).

Полное оформление этой версии Канонической модели завершается в серии публикаций американского биолога Майкла Маккини и австралийского палеонтолога Кеннета Макнамары (McNamara, 1986, 2012; McKinney, 1988; McKinney, McNamara, 1991 и др.). Эти авторы в целом сохраняют подход и классификацию гетерохроний работы Алберча с соавторами и вносят лишь незначительные изменения. Так, Макнамара (McNamara, 1986) предлагает не использовать слово «пропорциональный» при обозначении карликовости и гигантизма, а в поздней совместной работе обоих авторов (McKinney, McNamara, 1991) все виды гетерохроний подразделены на глобальную и локальную разновидности. Последнее решение, судя по всему, основано только на теоретических соображениях. Также эта вариация модели лишена размерно-возрастных гетерохроний (карликовости и гигантизма).

При разработке системы новых названий неизбежно возникает проблема упорядочивания номенклатуры терминов. Ее решение предлагается Макнамарой в виде кодекса номенклатуры гетерохроний (McNamara, 1986). Это, по всей видимости, единственная существующая работа, где производится в каком-то виде номенклатурное описание гетерохроний с указанием авторства термина и приведением некоторой синонимики. Последняя имеет выборочный характер, поскольку включает не более четверти выделенных в литературе названий.

Таблица 3. Классификация гетерохроний в различных вариантах Канонической модели
Table 3. Classification of heterochrony in various versions of the Canonical model

Gould, 1977	Alberch et al.,1979	Shea, 1983	McNamara, 1986	Dommergues et al., 1986	McKinney, McNamara, 1991	Reilly et al., 1997
Прогенез	Прогенез	Гипоморфоз времени	Прогенез	Прогенез	Прогенез глобальный	Гипоморфоз (педоморфный)
					Прогенез локальный	
		Гипоморфоз скорости				
Неотения	Неотения	Неотения	Неотения	Неотения	Неотения глобальная	Децелерация (педоморфная)
					Неотения локальная	
Гиперморфоз	Гиперморфоз	Гиперморфоз времени	Гиперморфоз	Гиперморфоз	Гиперморфоз глобальный	Гиперморфоз (пераморфный)
					Гиперморфоз локальный	
		Гиперморфоз скорости				
Акселерация	Акселерация	Акселерация	Акселерация	Акселерация	Акселерация глобальная	Акселерация (пераморфная)
					Акселерация локальная	
Пропорциональная карликовость	Пропорциональная карликовость		Карликовость	Карликовость (нанизм)		
Пропорциональный гигантизм	Пропорциональный гигантизм		Гигантизм	Гигантизм		
	Предисплайсмент		Предисплайсмент	Предисплайсмент	Предисплайсмент глобальный	Предисплайсмент (пераморфный)
					Предисплайсмент локальный	
	Постдисплайсмент		Постдисплайсмент	Постдисплайсмент	Постдисплайсмент глобальный	Постдисплайсмент (педоморфный)
					Постдисплайсмент локальный	
				12 ассоциаций гетерохроний		
						Изоморфоз
						Гипоморфоз (педогенетический)
						Децелерация (педогенетическая)
						Гиперморфоз (педогенетический)
						Акселерация (перагенетическая)
						Предисплайсмент (перагенетический)
						Постдисплайсмент (перагенетический)
						Изогенез

Вызывает также вопросы используемая классификация гетерохроний, поскольку в разных местах текста статьи упоминается различное число феноменов. Так, карликовость и гигантизм в перечне гетерохроний не указаны на фиг. 1-3, но приводятся в определителе «гетерохронных процессов» наряду с остальными гетерохрониями.

Уже на первом этапе разработки теоретических основ Канонической модели возникла необходимость в переосмыслении значения ряда ключевых констант, необходимых для анализа гетерохроний, в первую очередь размера, и в меньшей степени формы. Поскольку размер тела или органов может быть сформирован разными путями, – через изменение времени развития и (или) темпов роста, то и гетерохронии, влияющие на дефинитивные размеры так же будут различаться. В соответствии с таким подходом американский биолог Брайан Шей (Shea, 1983) предложил разделить гетерохронии, связанные с уменьшением дефинитивных размеров, на гипоморфоз времени – time hypomorphosis, и гипоморфоз скорости – rate hypomorphosis, а гетерохронии, приводящие к увеличению размеров – на гиперморфоз времени – time hypermorphosis, и гиперморфоз скорости – rate hypermorphosis[6]. Этот же вопрос интересовал М. Маккини, который полагал, что «Определение того, достигают ли крупные животные крупных размеров за счет изменения скорости или времени (*развития*)… – вот основные перспективы гетерохронных исследований» (McKinney, 1988, p. 28). Он предложил выделять аллометрические гетерохронии, количество которых соответствует числу всех "канонических" разновидностей (McKinney, 1988, p. 24).

Особой вариацией Канонической модели является система феноменов, разработанная французскими аммонитологами (Dommergues et al., 1986). В ней, кроме "стандартных" гетерохроний, выделены также их ассоциации, которые можно назвать комплексными гетерохрониями (см. список, выше). Из них половина относится к размерно-возрастным феноменам: ложный нанизм, ложный гигантизм, неотенический гигантизм, гипергигантизм, гипернанизм, ускоренный нанизм.

Все вышеупомянутые версии Канонической модели характеризуются одной общей особенностью: они включают только такие разновидности гетерохроний, которые приводят к филогенетическим изменениям онтогенеза. Это связано с особым пониманием гетерохроний как разновидности эволюции или даже самой эволюции[7] в рамках разработанной парадигмы. Для внутривидовых вариаций скорости развития или созревания, которые также являются гетерохрониями, специальных терминов не разработано. Этот недостаток восполняет модель американских биологов (Reilly et al., 1997), которые разделяют все гетерохронии на межвидовые, являющиеся результатом биологической эволюции, и внутривидовые, образующиеся вследствие внутривидовой и внутрипопуляционной изменчивости. При этом все межвидовые гетерохронии авторы этой модели подразделили на педоморфные и пераморфные, а внутривидовые – на педогенетические и перагенетические. Педоморфные и педогенетические категории включают гипоморфоз, децелерацию и постдисплайсмент, а пераморфные и перагенетические – акселерацию, гиперморфоз и предисплайсмент, то есть канонические разновидности, общие как для межвидовых, так и для внутривидовых гетерохроний (**табл. 3**). Другим важным отличием данной модели является выделение новых гетерохроний – изоморфоза и изогенеза, которые приводят к пропорциональному смещению границ морфогенетических стадий. Оба феномена относятся к разным категориям гетерохроний: межвидовой (изоморфоз) и внутривидовой (изогенез).

Каноническая модель в том или ином варианте получила широкое признание как среди биологов, так и палеонтологов, а «выход в 1977 г. книги С. Гулда “Ontogeny and Phylogeny” рассматривается как дата рождения концепции evo-devo». (Озернюк, 2019, с. 429). Тем не менее ряд недостатков как теоретического, так и номенклатурно-методологического плана, не позволяет пользоваться этой теорией в полной мере как тонким инструментом сравнительного анализа онтогенезов. Это и послужило одной из причин для написания данной работы.

[6] В настоящей работе феномены, выделенные Б. Шей трактуются следующим образом (**табл. 1**): гипоморфоз времени соответствует прогенезу, гипоморфоз скорости – минификации, а гиперморфоз времени – гиперморфозу, и гиперморфоз скорости – магнификации (их описание см. ниже).

[7] “Heterochrony is evolution via change in timing (and/or rate) of development” (McKinney, 1988, p. 17).



Глава 1.2. Условия выделения и установления гетерохроний

Chapter 1.2. Circumstances for establishing and distinguishing of heterochrony

Установление гетерохроний – это процедура фиксации темпоральных сдвигов в онтогенезе и определение их сущности в соответствии с разработанной классификацией. Выделение гетерохроний – это выявление новых, ранее не описанных их разновидностей, под собственным приоритетным названием. Действия такого рода должны производиться по неким признакам гетерохроний с использованием системы разработанных правил или принципов. В Канонической модели принята методология, учитывающая небольшое число признаков (которые ниже рассматриваются как основные), поэтому она не вполне пригодна для распознавания тонких различий. Также в господствующей концепции неясно представлены классификационные правила даже в статьях, специально разбирающих номенклатуру гетерохроний (McNamara, 1986), что делает весьма востребованным и необходимым описание признаков и принципов, которые могут быть удобны для анализа любых гетерохроний, включая частные разновидности.

1.2.1. Основные признаки – время и возраст развития

1.2.1. Main features – time and age of development

Согласно Канонической модели, гетерохронии достаточно фиксировать и описывать по изменению соотношений трех параметров, характеризующих индивидуальное развитие организма в целом или отдельных его частей: формы (shape), размера (size) и возраста (age, time) (Alberch et al., 1979). В упрощенном варианте предлагается использовать только размер и возраст, поскольку форма рассматривается как производное размера (McKinney, 1988). При любых вариантах один из параметров, – возраст, является главным онтогенетическим хронометром, относительно которого может быть определен темпоральный сдвиг формы и размера. В практике изучений онтогенезов, в особенности при палеонтологических исследованиях, временную привязку развития чаще всего фиксировать не удается, поэтому вместо нее используется доступный морфогенетический хронометр, – размер или форма. Часто размер рассматривается как лучший хронометр развития, поскольку он отражает внутреннее биологическое время (McKinney, McNamara, 1991).

Различать гетерохронные сдвиги можно в том случае, если перечисленные два или три параметра изменяются относительно некой точки отсчета – стадии развития в онтоморфогенезе предка, (при межвидовых гетерохрониях) или момента морфологических изменений в морфогенезе, положение которого определяется в популяции среднестатистически (при внутривидовых гетерохрониях). При условии доступной фиксации формы, размера и возраста (то есть в идеальных условиях изучения) гетерохронные изменения сводятся к трем видам: изменению *скорости* (rate), *времени начала* (onset time) и *времени окончания* (offset time) развития (McKinney, McNamara, 1991, p. 17).

Такой подход, несмотря на присущую ему концептуальную простоту и целесообразность, имеет некоторые ограничения, что не позволяет на его основе описать все разнообразие гетерохронных процессов. Первая проблема

состоит в понимании возраста (age), которое используется авторами господствующей парадигмы. Это понятие принято в хорошо известной часовой модели гетерохроний (Clock model), впервые описанной С. Гулдом (Gould, 1977, p. 246), в сочетании с другими базовыми константами гетерохроний – размером и формой. Гулд не дал четкого определения возраста, однако, судя по контексту содержания, он понимал под ним последовательность стадий развития (developmental stage), которые располагаются равномерно друг за другом на линии возраста (Gould, 1977, p. 247). Следовательно, возраст, в понимании Гулда – это не счетное время, а онтогенетический, то есть относительный возраст, выраженный сменой событий развития. Учитывая, что онтогенетические стадии выделяются по морфологическим изменениям (то есть по признакам формы), возникает дополнительная проблема в определении возраста, поскольку он в таком понимании мало отличается от формы.

В следующей основополагающей работе (Alberch et al., 1979), одним из авторов которой является Гулд, также нет определения возраста, поэтому то, что понимают под ним авторы, можно выяснить по контексту. В объяснении к фигуре 2 (Alberch et al., 1979, p. 297, в тексте), авторы противопоставляют стадии развития (developmental events) и соответствующие им возрастные интервалы (corresponding age intervals). Следовательно, в данном случае под возрастом понимается именно время в абсолютном смысле, то есть не то, что понимал под возрастом Гулд в ранней работе. Это подтверждается фигуре 7 (Alberch et al., 1979, p. 300), на которой возраст указан в неделях и противопоставлен стадиям развития.

В других ключевых статьях (McNamara, 1986; McKinney, 1988) слово “age” вообще не используется, а вместо него применяется слово “time”. Наконец, в фундаментальной монографии, в которой Каноническая модель принимает наиболее законченный вид (McKinney, McNamara, 1991), время и возраст обозначены как синонимы: age (time) (McKinney, McNamara, 1991, p. 14).

Трудно решить, что означают в той или иной работе отклонения в определениях фундаментальных констант – недостатками анализа понятий (то есть путаницей в понятиях), неразборчивостью в использовании терминов для одного и того же понятия (то есть путаницей в терминах) или прогрессом в развитии концепции. Тем не менее наблюдающаяся неясность в определении онтогенетического возраста является несомненным препятствием в анализе гетерохроний.

Под *временем развития* (time, developmental time) в данной работе понимается мера длительности существования онтогенетических процессов или явлений, выраженная в физических единицах (секунды, минуты, часы) и астрономических единицах (сутки, месяцы, годы). Такое определение близко (но не эквивалентно) понятию абсолютного времени и соответствует пониманию внешнего времени (extrinsic time), которое иногда используется в работах авторов Канонической модели (McKinney, McNamara, 1991). Время развития в начале жизненного цикла у большинства организмов одинаково и имеет нулевое значение. В конце жизненного цикла время может отличаться в зависимости от продолжительности жизни.

Возраст развития (developmental age) или просто возраст (age) определяется последовательностью событий развития, поэтому может рассматриваться как синоним внутреннего времени (intrinsic time, по: McKinney, McNamara, 1991). В отличие от времени развития, возраст развития у различных организмов начинается и заканчивается одинаково – от рождения до смерти, поэтому жизненные циклы большинства индивидуальных организмов[1] эквивалентны по возрасту. Последний совпадает у всех организмов как в начале онтогенеза, так и в конце. Синонимом возраста развития является название «биологический возраст», широко использующееся в антропологической литературе (Хрисанфова, Перевозчиков, 1991).

Применение времени и возраста развития в исследовании жизненного цикла зависит от поставленных задач. Время развития удобно использовать при описании онтогенеза и

[1] У колониальных и дивидуальных организмов (термин по: Журавлева, Мягкова, 1987) из низших многоклеточных или при чередовании поколений возраст может измеряться по другому принципу.

изучении темпов изменения онтогенетических процессов (например, в: Объекты..., 1975), особенно в тех случаях, когда не требуется сравнение жизненных циклов, или при их сравнении у близкородственных организмов (в пределах вида или рода). Возраст развития, наоборот, лучше всего пригоден при сравнении жизненных циклов, поскольку основан на унификации их продолжительности. Соответственно, он удобен при изучении гетерохроний. Продолжительность времени полного жизненного цикла может резко различаться (**рис. 2a**), а продолжительность возраста, при измерении в долевых процентных единицах, составляет не более 100 % (**рис. 2b, c**).

Продолжительность стадий жизненного цикла может быть выражена в абсолютных единицах времени развития (**рис. 2a**) или в долевых. Последний вариант возможен в том случае, если совместить время и возраст развития (**рис. 2b**). Такой подход, при котором сохраняются пропорции продолжительности стадий, дает наиболее удобную платформу для сравнения онтогенезов. Тем не менее для сопоставления разнокачественных стадий такой способ может не подходить. Например, не корректно считать

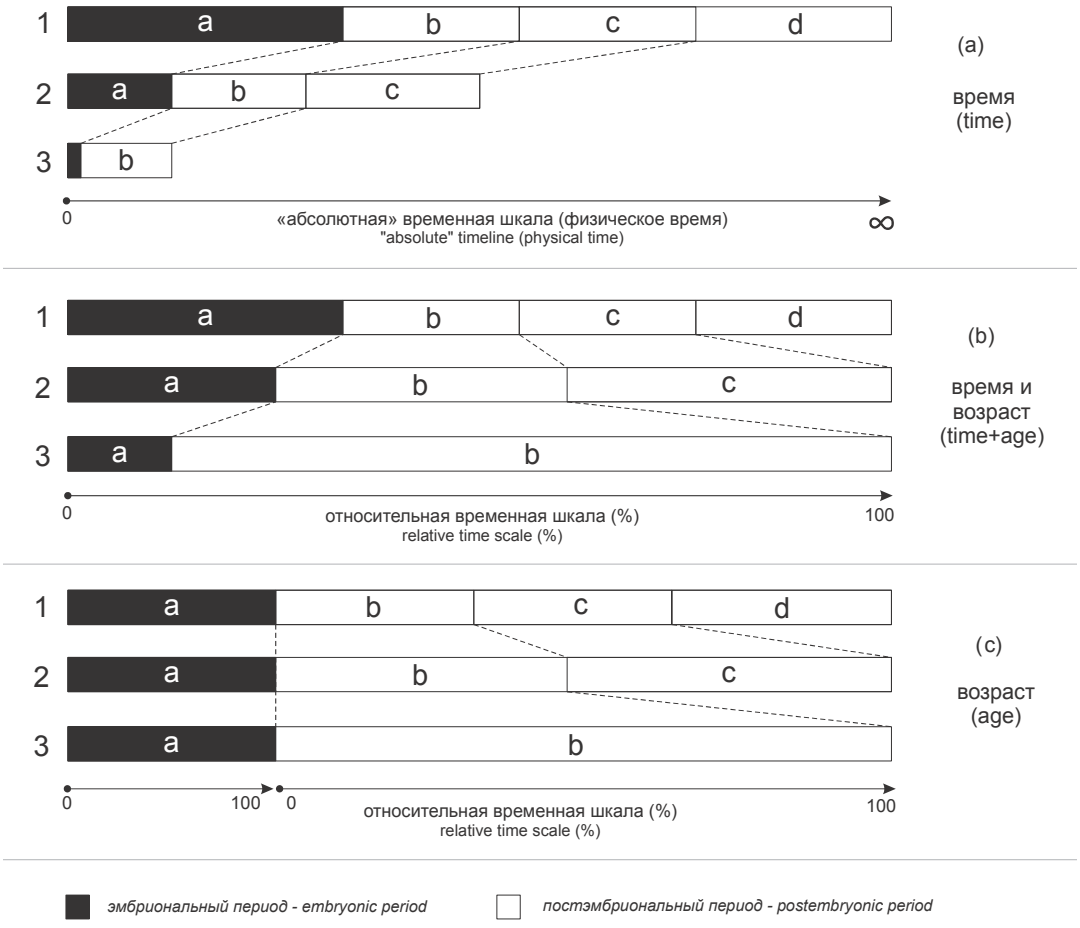


Рис. 2. Направление гетерохронных сдвигов у трех условных организмов – видов или особей (1, 2, 3) при использовании в качестве онтогенетического хронометра времени развития **(a)**, времени и возраста развития **(b)** и возраста развития **(c)**. Морфогенетические стадии обозначены буквами a, b, c, d, периоды онтогенеза – заливкой разного цвета: черной – эмбриональная стадия, белой – постэмбриональная. Объяснение см. в тексте.

Figure 2. The direction of heterochronic shifts in three conditional organisms – species or individuals (1, 2, 3) when using developmental time **(a)**, developmental time and age **(b)** and developmental age **(c)** as ontogenetic chronometer. Morphogenetic stages are marked with letters a, b, c, d, periods of ontogenesis – with different colours: black – embryonic stage, white – postembryonic stage. See the text for explanation.

равнозначными стадии морфогенеза (развития морфологических признаков) со стадиями онтогенеза (развития организма в целом). События, на основе которых они различаются, происходят относительно независимо, что позволяет подразделять возраст развития на два типа:

1. *Морфогенетический возраст*, характеризующийся сменой стадий развития одного или нескольких органов, структур или признаков. Морфогенетический возраст определяется принадлежностью развивающегося организма к той или иной морфогенетической стадии, обозначенной различным образом (например, у аммонитов: стадия высоких оборотов, стадия бипликатовых ребер, субкосмоцерасовая стадия, стадия *jugosus* и т. д.). У человека морфогенетический возраст устанавливается независимо или комплексно по множеству морфологических признаков, например, по последовательности окостенения посткраниального скелета (в основном, по костям конечностей) и этапности прорезывания зубов, на основании чего выделяются его разновидности – скелетный и зубной возраст (Хрисанфова, Перевозчиков, 1991).

2. *Онтогенетический возраст*, определяющийся сменой периодов и стадий онтогенеза полного жизненного цикла. К периодам онтогенеза относится эмбриональный и постэмбриональный периоды, к стадиям – личиночная, ювенильная, созревания (раннезрелая, подростковая, адолесцентная), репродуктивная (зрелая), сенильная (геронтическая) и пр.

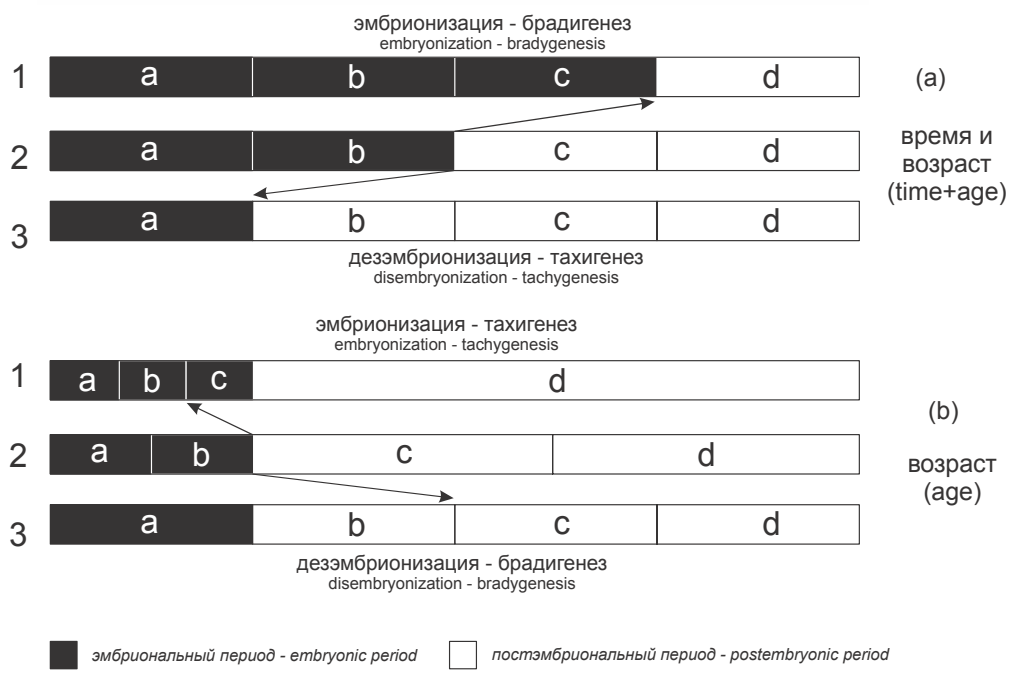


Рис. 3. Природа эмбрионизации и дезэмбрионизации, раскрываемая при сравнении жизненных циклов трех условных организмов – видов или особей (1, 2, 3) в двух альтернативных подходах исследования: при использовании в качестве онтогенетического хронометра время и возраст развития **(a)**, возраст развития **(b)**. Стрелками показаны направления гетерохронных сдвигов границ онтогенетических периодов (в фигуре a) и границ одной из морфогенетических стадий (b). Морфогенетические стадии обозначены буквами a, b, c, d, периоды онтогенеза – заливкой разного цвета: черной – эмбриональная стадия, белой – постэмбриональная. Объяснение см. в тексте.

Figure 3. Nature of embryonization and disembryonization revealed when comparing life cycles of three conditional organisms – species or individuals (1, 2, 3) in two alternative research approaches: when using time and age of development **(a)** or age of development **(b)** as ontogenetic chronometer. Arrows show the directions of heterochronous shifts of ontogenetic period boundaries (a) and boundaries of one of the morphogenetic stages (b). Morphogenetic stages are marked with letters a, b, c, d, periods of ontogenesis – with different colours: black – embryonic stage, white – postembryonic stage. See the text for explanation.

При изучении гетерохроний большинства организмов в схеме жизненного цикла, в которой совмещены два типа возраста развития, один из них – онтогенетический возраст, следует принять за константу. Это нужно для того, чтобы периоды онтогенеза были одинаковы у всех сравниваемых организмов (**рис. 2c**). Различаться по относительной продолжительности будут только морфогенетические стадии. Это практично в том случае, когда относительная (и, тем более, абсолютная) продолжительность эмбрионального развития невычислима (например, у ископаемых организмов). Также это уместно при сравнении субтаксонов в пределах одной систематической группы, в которой продолжительность эмбрионального периода стабильна и ее изменчивостью можно пренебречь.

Игнорирование таких нюансов может привести к ошибке в определении природы и типа гетерохронного сдвига. Например, если не различать морфогенетический и онтогенетический возраст в схеме развития **рис. 3a**, то у организма-1 перемещение нескольких стадий морфогенеза в эмбриональный период (*b, c*) можно объяснить растяжением эмбриональной стадии вследствие замедления развития (брадигенеза). Такое явление эмбрионизации можно рассматривать как специализированную межвидовую гетерохронию, которую следует отнести к разновидности брадигенеза или, при более широкой классификации, – педоморфоза. Наоборот, в схеме развития, где периоды онтогенеза являются константами и одинаковы у всех сравниваемых организмов (**рис. 3b**) эмбрионизация тех же стадий *b* и *c* у организма-1 обусловлена ускорением развития (тахигенезом) морфогенетических стадий (а не онтогенетических периодов). Обратный процесс – дезэмбрионизация, наблюдающаяся у организма-3, также будет иметь обратную трактовку и происходить путем тахигенеза в первом случае и брадигенеза, во втором.

Де-факто гетерохронии у большинства таксонов принято выделять по морфогенетическому возрасту. При этом положение границ онтогенетических периодов и стадий используется как жесткий каркас онтогенетического возраста, относительно которого можно наблюдать сдвиги морфогенетических стадий. Важнейшие онтогенетические границы, такие как начало постэмбрионального периода и момент завершения жизненного цикла служат неподвижными реперами, позволяющими фиксировать смещение начала и конца морфогенетических стадий. Например, у аммонитов морфологическим маркером начала постэмбрионального периода на раковине служит первичный валик, а признаком завершения жизненного цикла – конечное устье или предустьевой пережим. Если ювенильные признаки раковины (например, скульптура) перемещаются дальше от первичного валика и ближе к терминальному устью, то это дает основание фиксировать замедление развития (брадиморфия, брадигенез и пр.). При обратном положении ювенильных признаков констатируется ускорение развития (тахигенез, тахиморфия и т. д.). Чаще всего для подобных определений достаточно одного морфогенетического маркера онтогенетической границы – конечного устья, относительно которого фиксируется положение признака на раковине и благодаря чему выделяются морфы изменчивости скорости развития у аммонитов. Это производится независимо от того, при каком размере или времени развития раковины наблюдается тот или иной сдвиг, поэтому при изучении гетерохроний используется в первую очередь возраст развития, а время и его эквиваленты имеют вспомогательное значение[2]. Следуя этому принципу эмбрионизацию для организма-1 на **рис. 3** следует относить к разновидности тахигенеза (то есть в соответствии с вариантом **рис. 3b**), а не брадигенеза.

Таким образом, использование времени и возраста развития в изучении гетерохроний не может ограничиваться единственным шаблоном и зависит от задач и специфики объекта исследования. Все эти нюансы должны быть оговорены заранее в условиях изучения. В противном случае природа гетерохронных сдвигов для стадий морфогенеза у одних и тех же организмов при использовании времени или возраста развития (**рис. 2a**) будет трактоваться различным образом.

[2] Весьма показательным примером использования конечного устья как маркера онтогенетической границы для изучения гетерохроний является картина изменчивости положения старта стадии тонкой орнаментации на терминальном обороте у позднемелового аммонита *Hoploscaphites nicolleti* в статье Н. Ландмана (Landman, 1988, fig. 14).

1.2.2. Дополнительные признаки гетерохроний

1.2.2. Additional features of heterochrony

Классификация гетерохроний должна основываться на более гибком подходе и широком наборе признаков, чем это предлагается в Канонической модели. Гетерохронии следует различать не только на основе критериев *начала, конца* и *темпов развития* любого признака, с помощью которых чаще всего производится сравнение онтогенезов, но также по *широте*, *глубине*, *дефинитивному состоянию* и *таксономическому эффекту*. Возможно, следует также различать и выделять отдельно *комплексные гетерохронии*, характеризующиеся устойчивым сочетанием нескольких простых гетерохроний.

Широта (диапазон) (*breadth*, по: McKinney, McNamara, 1991, p. 90) гетерохронии определяется числом стадий онтогенеза или морфогенеза, признаки которых потенциально могут испытывать ускорение или замедление в развитии. Например, классическая неотения (в приоритетном понимании) является гетерохронией с небольшой широтой, поскольку может затрагивать только ювенильную или личиночную стадию развития, а брадиморфия, – гетерохронией с большой широтой (**рис. 4**). Широта гетерохроний, равная продолжительности эмбриональной стадии (фетализация, эмбрионизация, дезэмбрионизация) является низкой.

Глубина гетерохронии (*depth*, по: McKinney, McNamara, 1991, p. 90) – параметр, противоположный широте. Он отражает эмпирически зафиксированную продолжительность той части морфогенеза (онтогенеза), которая затронута задержкой или ускорением развития. При внутривидовой гетерохронии эта часть расположена или перед (раньше) референтной стадией (фазой), где количественно (по любым средним значениям, включая моду и медиану) выражена *норма или середина признака* при тахиморфии или после (позднее) той же стадии при брадиморфии. В случае межвидовых гетерохроний референтной стадии отвечает фрагмент онтогенеза предка, относительно которого происходит задержка или ускорение развития признака потомка. Глубина измеряется количественно (а не качественно, как широта) в любых единицах продолжительности морфогенеза, временны́х и размерных (*абсолютная глубина гетерохронии*) или в долевых единицах, в % относительно всей продолжительности онтогенеза или какой-то его части (*относительная глубина гетерохронии*).

Глубина разных типов гетерохроний может отличаться как величиной, так и масштабом ее изменчивости. Наибольшая глубина характерна для фетализации, ложного атавизма филетической и классической неотении, и адультации. Изменчивость глубины максимальна у внутривидовых гетерохроний, таких как тахи- и брадиморфия, тахи- и брадигеронтия. Глубина ретардации и акселерации может быть любой и зависит от таксона.

Например, при исследовании аммонитов рода *Arcticoceras* глубина гетерохроний измерялась в размерных единицах – числом оборотов раковины (Киселев, 2020б). Было показано, что глубина бради- и тахигеронтии, бради- и тахиморфии и ретардации по признакам терминальной стадии развития характеризуется небольшим числом оборотов, не более 1,16 (Киселев, 2020б, табл. 3). У аммонитов семейства кардиоцератид глубина гетерохроний при образовании новых видов находится в диапазоне 0,2-0,75 оборотов, что составляет 2,3-9 % общей продолжительности морфогенеза. В развитии филогенетических линий того же семейства глубина гетерохроний увеличивается до 1-2,9 оборотов (7,7-28,2 % всей продолжительности морфогенеза) (Киселев, 2022).

У других аммонитов, например у рода *Kosmoceras*, на основе данных А. Н. Иванова (Иванов, 1945а) глубина брадигенеза (брадигении, по Иванову) существенно выше: референтная стадия у предкового рода *Sigaloceras* соответствует раковине с диаметром около 10 мм, поэтому глубина ретардации должна составлять от 3 до 3,25 оборотов (33-36 % всей продолжительности морфогенеза).

Сравнение гетерохроний по глубине зависит от точности ее измерения. В отдельных случаях относительную глубину гетерохронии можно определять как долю только некоторой части онтогенеза, а не всей его продолжительности. Это может быть полезно для сравнительного изучения онтогенезов таксонов или

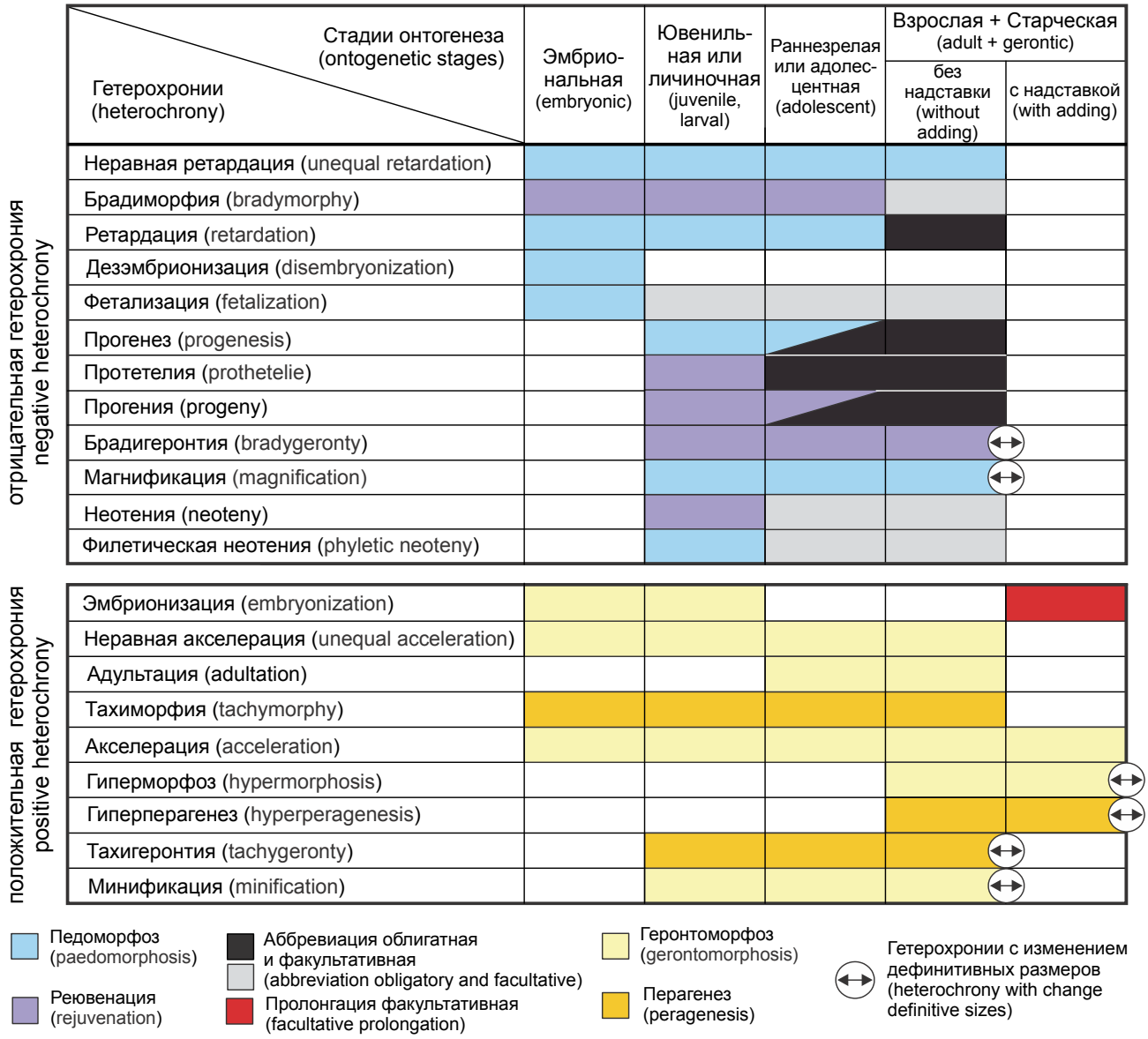


Рис. 4. Широта и диагностические особенности гетерохроний. Расположение цветных заливок отражает широту гетерохроний (белые участки онтогенеза не соответствуют широте данной гетерохронии).

Figure 4. Breadth and diagnostic features of heterochrony. The arrangement of the color fills reflects the heterochrony breadth (the white areas of ontogeny do not correspond to the breadth of a given heterochrony).

индивидуумов, отличающихся различным соотношением продолжительности перепродуктивного и репродуктивного периодов. В таком случае глубину гетерохроний по ряду признаков удобно определять относительно продолжительности перепродуктивного периода. Например, рекордная "акселерация" наступления менархе у человека[3] (=тахиморфия по репродуктивным признакам, здесь) приурочена к восьмому месяцу жизни (случай у Лины Медина, по: Teoh et al., 2006]). Если средний возраст менархе (в данном случае референтная фаза для оценки глубины данной гетерохронии) в различных популяциях человека составляет от 12

[3] Здесь и далее данные расчетов по внутривидовым гетерохрониям человеческого вида используются как референтные и наиболее достоверные, поскольку основаны на представительной выборке.

до 18 лет (Хрисанфова, Перевозчиков, 1991, с. 129), что можно рассматривать также как продолжительность перерепродуктивного периода, то относительная глубина экстремальной тахиморфии по менархе составляет 94-96 %. Средняя глубина тахиморфии (и, соответственно, брадиморфии)[4] по первому менархе в различных популяциях человека, используя тот же принцип расчета, составляет от 11 до 21 %[5].

Если в качестве референтной стадии использовать полную продолжительность онтогенеза, параметра крайне изменчивого и обусловленного не только наследственностью, но и смертностью, связанной с ненаследственными причинами, то значение относительной глубины гетерохронии будет не столь показательным и носить более случайный характер. По сравнению со средней продолжительностью жизни человека в наши дни (около 70 лет) средняя глубина тахиморфии и брадиморфии по первому менархе составит уже 2,8-5 %. Столь заметное уменьшение глубины гетерохроний при таком расчете связано с тем, что средняя продолжительность репродуктивного периода у человека в 3,2-4,3 раз превышает продолжительность перерепродуктивного периода. Поэтому использование для расчетов продолжительность всего онтогенетического цикла может привести к некорректному сравнению глубины гетерохронии у разных таксонов,

Например, у аммонитов подсемейства Cadoceratinae перерепродуктивный период, как показывает анализ темпов роста раковины (Киселев, 2022, гл. 1.4.2), должен приходиться на раннезрелую стадию онтогенеза, которой соответствует стадия высоких оборотов морфогенеза. В эту стадию происходит вторичное повышение общей скорости роста (Киселев, 2022, рис. 1.4.3.а), аналогичное "пубертатному спурту" у человека[6]. Этот момент широко варьирует как у разных видов кадоцератин, так и в пределах одного вида. Так, у *Cadoceras milaschevici* вторичный пик скорости роста раковины среднестатистически приходится на 5-й оборот (референтная фаза), а отклонения от него при тахиморфии и брадиморфии (**рис. 5**) составляет 0-1 оборот раковины (в среднем 0,64 оборота). Соответственно, глубина бради- и тахиморфии составляет 0-20 % (в среднем 13 %) относительно продолжительности перерепродуктивного периода (5 оборотов). Это довольно близко к глубине тахи- и брадиморфии менархе у человека, вычисленной по такому же принципу. Однако, если расчитывать глубину гетерохроний относительно продолжительности всего морфогенеза аммонита (в среднем 8,5 оборотов), то это значение будет почти в два раза меньше (в среднем 7,56 %). Тем не менее это отличие слабее выражено, чем в рассмотренном примере у человека, поскольку у этих таксонов существенно отличается соотношение продолжительности перерепродуктивного и репродуктивного периодов: у *C. milaschevici* 59 % против 17-26 % человека. Если же сравнивать глубину гетерохроний этих таксонов относительно продолжительности перерепродуктивного периода, то ее величина будет сопоставима (**табл. 4**).

Состояние дефинитивной стадии морфогенеза определяется наличием у таксона или особи, у которых зафиксирована гетерохрония, каких-либо существенных морфологических изменений на зрелой и позднезрелой стадиях онтогенеза, которые отличают их от таксонов или особей, в развитии которых не наблюдается гетерохроний. Можно выделить три таких состояния:

1) изменение, связанное с пролонгацией (через надставку или растяжение терминальной стадии);

2) изменение, связанное с аббревиацией или афанизией;

3) сохранение исходной дефинитивной стадии.

[4] Для внутривидовых гетерохроний относительная глубина, вычисляемая как среднеквадратическое отклонение от среднего в процентах, фактически является коэффициентом вариации.

[5] В отдельных популяциях человека относительная глубина тахиморфии по менархе может быть ниже указанных значений, например 8,5% для выборки из Швеции (Hägg, Taranger, 1982, table, 3) или 7,18 % для выборки из Англии (Tanner et al., 1976, table 5).

[6] Термин по (Хрисанфова, Перевозчиков, 1991, с. 104). В англоязычной литературе чаще всего обозначается как “adolescent growth spurt”, “adolescent spurt” или “growth spurt” (Count, 1943; Tanner et al., 1976 и др.).

Таблица 4. Сравнение относительной глубины гетерохроний, вычисленной различными методами, у двух случайно выбранных таксонов.

Table 4. Comparison of the relative depth of heterochrony calculated by different methods for two randomly selected taxa.

Признак или параметр, по которому возникает гетерохрония	Метод вычисления относительной глубины гетерохронии	Средняя продолжительность онтогенеза (морфогенеза)	Средняя продолжительность пререпродуктивного периода	Средняя относительная глубина гетерохроний	a/b
Первое менархе у человека	a - относительно пререпродуктивного периода	70 лет	12-18 лет (17,14-25,7%)	11-21 %	3,9-4,2
	b - относительно всей продолжительности онтогенеза			2,8-5 %	
Максимум "онтогенетического спурта" у *C. milaschevici*	a - относительно пререпродуктивного периода	8,5 оборотов	5 оборотов (59 %)	13 %	1,7
	b - относительно всей продолжительности онтогенеза			7,56 %	

Любые изменения, означенные выше, относятся только к стадиям морфогенеза, при этом стадии онтогенеза (позднезрелая, зрелая, раннезрелая, ювенильная) остаются без изменений. С пролонгацией (облигатной или факультативной) сочетаются только разновидности положительных гетерохроний – акселерация, гиперморфоз, гиперперагенез и эмбрионизация; с аббревиацией – более половины разновидностей отрицательных гетерохроний (**рис. 4**).

Таксономический эффект определяется тем, насколько та или иная гетерохрония связана с появлением нового таксона. Такой эффект имеют только межвидовые гетерохронии, в то время как внутривидовые отражают лишь изменчивость скорости развития в популяции.

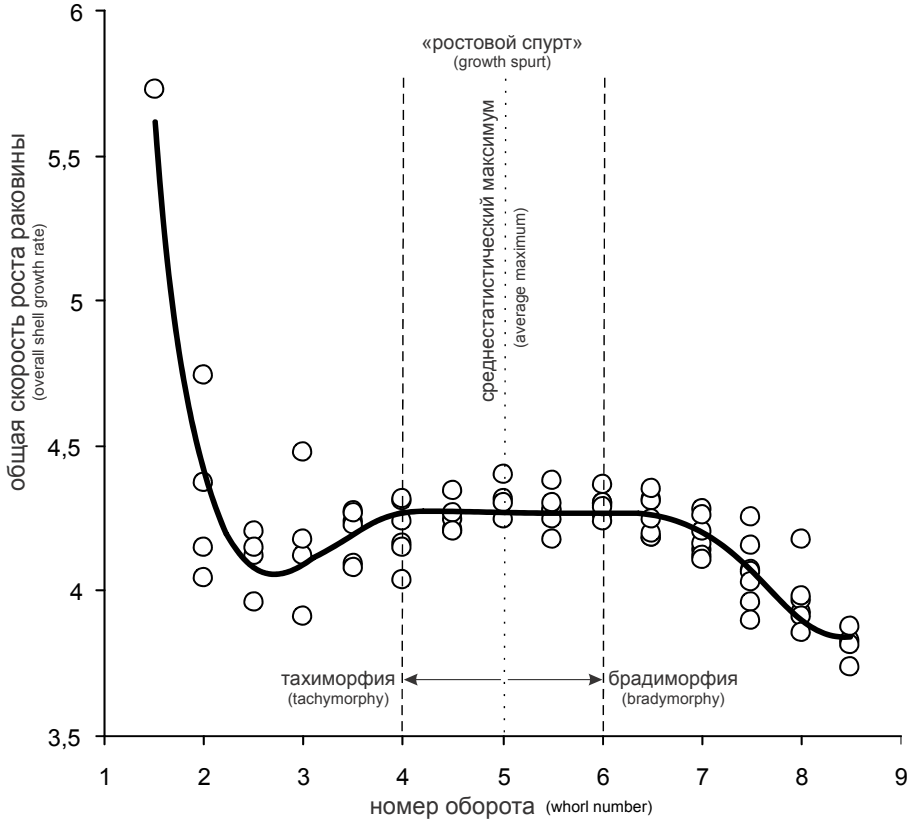


Рис. 5. Среднестатистическая кривая скорости роста у аммонита *Cadoceras milaschevici*, построенная по 7 экземплярам. Пунктирными линиями обозначены крайние границы глубины гетерохронний (тахиморфии и брадиморфии) по положению вторичного пика максимума роста "ростового спурта".

Figure 5. Average growth rate curve for the ammonite *Cadoceras milaschevici* plotted by 7 specimens. The dotted lines indicate the extreme limits of the depth of heterochrony (tachymorphy and bradymorphy) according to the position of the secondary growth peak of the “growth spurt”.

1.2.3. Принципы выделения и наименования гетерохроний

1.2.3. Principles of heterochrony identification and naming

Игнорирование дополнительных признаков гетерохроний приводит к неоправданной редукции терминов, имеющих аналитическую ценность. С учетом более широкого набора признаков гетерохроний возникает необходимость пересмотра и упорядочивания их наименований. Ниже будут обозначены только некоторые принципы, на основе которых осуществлен выбор системы валидных названий, использующихся в данной работе. В целом, они регламентируют обозначение и характеристику понятий по аналогии с номенклатурным описанием таксонов. К этим принципам относятся следующие:

1. ***Принцип приоритета***. Наименование гетерохроний должно осуществляться с учетом авторского приоритета как для синонимов, так и для омонимов. Этот принцип препятствует слишком широкому толкованию понятия, и как следствие, его девальвации. Например, термин педогенез трактуется по-разному в различных работах: как разновидность бесполого размножения (Бэр, 1866) или как гетерохрония в том или ином виде (Hamann, 1892; 1895; Арциховский, 1911; de Beer, 1930; 1940; Иванов, 1969; Sprules, 1974; Reilly et al., 1997), поэтому его следует рассматривать лишь в том смысле, в каком он употреблялся первым автором (в данном случае К. Э. Бэром). К разряду синонимов можно отнести термины геронтоморфоз (de Beer, 1930; 1940) и пераморфоз (Alberch et al.,1979). При этом последний после работ авторов Канонической модели стал употребляться очень широко и практически вытеснил первый, более приоритетный.

Принцип приоритета должен применяться не только в отношении авторства, но и публикации. Приоритетной следует считать первую публикацию, где было впервые использовано новое наименование, однако нередки случаи, когда в качестве таковой указывается другая работа. Например, в англоязычной литературе (Gould, 1988; Hall, 1999) чаще всего отмечается, что слово «гетерохрония» впервые упоминается Э. Геккелем в его статье “Die Gastrula and die Eifurchung der Thiere” (Haeckel, 1875). В русскоязычной литературе (Биологический...словарь…, 1986; Воробьева и др., 2014; Шишкин, 2016; Чернова, Киладзе, 2018) приоритетной публикацией для терминов «гетерохрония» и «ретардация» указывается “Generelle morphologie” Э. Геккеля (Haeckel, 1866). Внимательное изучение публикаций Геккеля и других исследователей XIX века показало, что на самом деле первый термин был выделен в первом издании “Anthropogenie…” того же автора (Haeckel, 1874), а второй – Э. Д. Копом (Cope, 1868).

Использование принципа приоритета затруднено в случаях, когда приоритетные формулировки содержат двусмысленность. Последняя может быть изначальной, когда автор термина не посчитал нужным дать исчерпывающего (а иногда и хоть какого-либо) объяснения содержания создаваемого термина. Двусмысленность может возникнуть, если приоритетное описание феномена, даже будучи развернутым, содержит неточности или ошибочные указания, заметные на том же этапе развития науки, то есть уже современникам автора названия. Например, непонимание точного значения термина «неотения» возникло в том же самом году, в котором он был предложен Кольманном (Kollmann, 1883). Об этом неоднократно упоминается в работе Камерано (Camerano, 1883), который провел первую ревизию этого понятия.

Двусмысленность понятия может возникнуть со временем, на новом этапе развития науки, когда в изучаемом явлении становятся известны новые особенности, а родственные явления выделяются как самостоятельные феномены, обозначенные собственными названиями. Например, в отношении неотении такая ситуация возникла уже после того, как был установлен феномен прогенеза (Giard, 1887). В результате стало заметно, что в приоритетной в отношении неотении работе Кольманна содержится указание на примеры, которые на самом деле следует относить к прогенезу. Впрочем, в самой работе Жиара примеры неотении и прогенеза так же могут относиться к одному и тому же роду явлений. К сожалению, эта путаница сохранилась во многих последующих

работах других исследователей и до сих пор не преодолена.

В вышеперечисленных случаях принцип приоритета в выборе названий использовать сложно или он не применим вовсе. Поэтому при ревизии наименований предлагается руководствоваться другими, нижеследующими, принципами.

2. ***Принцип первого ревизующего***: если автор наименования не дал развернутого определения или характеристики новой разновидности гетерохронии в первой публикации, то валидным определением может считаться данное в другой публикации того же самого или другого автора. К гетерохрониям такого рода можно отнести акселерацию (Hyatt, 1866 emend. Cope, 1968) и педоморфоз (Garstang, 1922 emend. de Beer, 1930). О необходимости применения данного принципа при ревизии номенклатуры гетерохроний впервые было упомянуто, по всей видимости, Э. Слайпером (Slijper, 1936, S. 520).

3. ***Лексический принцип***. Если лексическое значение приоритетного названия явно противоречит сущности нового (выделенного) понятия, то оно может быть заменено младшим синонимом с подходящим наименованием. Примером такой замены может быть термин относительная акселерация Георга (relative acceleration – Georg, 1933), который заменяет более ранние названия «прецедентивный палингенез» Бакмена (precedentive palingenesis – Buckman, 1909) и «пропалингенез» (propalingenesis – Buckman, 1920). Поскольку обозначение гетерохроний через палингенез противоречит приоритетному значению палингенеза Геккеля, то названия такого рода должны быть заменены на подходящие по смыслу синонимы. На основе лексического принципа в данной работе термины "пропорциональный гигантизм" и "пропорциональная карликовость", предложенные ранее С. Гулдом **(**Gould, 1977), заменены на магнификация и минификация (см. ниже).

4. ***Принцип ключевого таксона***: если приоритетное определение не содержит точного указания на признаки гетерохронии или оно противоречиво, то переопределение возможно после дополнительного изучения ключевого таксона, на основе которого данный вид гетерохроний был выделен. Применение этого принципа особенно полезно для ревизии запутанных понятий, чья трактовка весьма изменчива. Также это касается определений, в отношении которых не работает правило первого ревизующего, например для неотении. Именно для таких случаев Э. Слайпер (Slijper, 1936, S. 520) впервые предложил изучать природу феномена у ключевого таксона или таксонов. В случае классической и филетической неотении таковыми являются некоторые бесхвостые земноводные и амбистомоидные саламандры (см. ниже). Как оказалось, неотения в этой группе происходит при сочетании различных гетерохроний (Reilly et al., 1997; Ryan, Semlitsch, 1998), поэтому реальная неотения является комплексным процессом, более сложным, чем указано в приоритетном определении. Соответственно, новое определение должно учитывать все эти особенности.

Ключевые таксоны также выделяются для прогенеза (паразитические циматоидные изоподы), фетализации (гоминиды), бради- и тахиморфии, бради- и тахигеронтии (аммониты).

5. ***Семантический принцип***. Если одно из двух близких понятий отличается менее широким смысловым значением, чем другое, то оно не является синонимом более широкого по смыслу понятия. Такое толкование терминов позволяет различать гетерохронии с различной глубиной и (или) широтой и защитить их от неоправданной синонимии. В соответствии с этим принципом фетализацию (Bolk,1922), неотению (Kollman, 1883) и ретардацию (Cope, 1968) нельзя рассматривать как синонимы (как это предлагается в Канонической модели), поскольку первый термин определяет задержку развития зародышевых структур (только), второй – задержку развития на личиночной стадии, в то время как ретардация может проходить на любой стадии онтогенеза, за исключением терминальной.

6. ***Принцип используемости***: если младший синоним стал общеупотребимым термином, то есть характеризуется широким использованием, то приоритетное название (старший синоним), не устоявшееся в научное практике, может быть переоккупировано для обозначения близкого явления первым ревизующим. Примером такой удачной трансформации могут служить понятия брадигеронтии и тахигеронтии, разработанные на основе деления аммонитов на морфогруппы бради- и

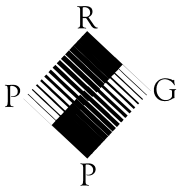
тахигеронты. Первоначально они были выделены Л. Тейссейром (Teisseyre, 1889), но впоследствии были заменены на названия макроконхи и микроконхи Дж. Калломоном (Callomon, 1963). Последние прочно вошли в аналитический обиход специалистов по аммонитам. Более широкое толкование названий Тейссейра, также на примере аммонитов, предложил В. В. Митта (Митта, 1990). В таком понимании они могут быть использованы как гетерохронии универсального значения (см. ниже).

7. ***Таксономический принцип***. Гетерохронии могут рассматриваться не только как следствие эволюционных изменений таксонов, то есть в филогенетическом смысле. Поэтому их классификация должна включать и типы гетерохроний, характеризующие изменчивость скорости развития признаков в онтогенезе особей (Reilly et al., 1997). Соответственно, следует различать *внутривидовые* (или индивидуальные) гетерохронии, присущие *особям,* и *межвидовые (или эволюционные) гетерохронии*, характеризующие только *таксоны*. Большинство современных классификаций различают только межвидовые гетерохронии, что существенно ограничивает аналитический инструментарий для изучения изменчивости скорости развития признаков в онтогенезе на уровне популяций или небольших выборок особей. Например, в активно развиваемом сейчас направлении evo-devo (evolutionary developmental biology) используется сугубо филогенетическое определение гетерохронии: «Изменение времени процесса развития у потомка по сравнению со временем того же процесса у предка называется гетерохронией»[7]. (Hall, 1999, p. 375).

Тем не менее гетерохронные сдвиги внутри вида и связанная с ними изменчивость иногда признаются как главный фактор внутривидовой изменчивости в том числе и авторами-"классиками" Канонической модели (McKinney, McNamara, 1991, p. 101-131; Reilly et al., 1997). Несмотря на это, в современной литературе, в целом, игнорируется совокупность понятий, выделенных ранее для обозначения внутривидовых гетерохроний (брадиморфия, тахиморфия и др.), которые показали свою аналитическую ценность на практике. Вместо них для обозначения различных задержек и замедлений развития индивидуумов используется или весь набор наименований, которые относятся к межвидовым гетерохрониям (McKinney, McNamara, 1991; Ryan, Semlitch, 1998), или вновь разработанные, не вполне удачные термины, которые частично являются синонимами ранее выделенных.

Многочисленные попытки построить научную теорию "с чистого листа" на основе дополнительных презумпций привела не только к прогрессу в области изучения гетерохроний, но и к путанице, как в общих вопросах, так и в частных определениях. В связи с этим представляется не только возможным, но и обязательным возврат к первоначальным определениям для номенклатурного описания гетерохроний. Необходима работа "антиквара" (по выражению Гулда), благодаря которой могла бы осуществиться "компиляция синонимов" и очищение приоритетных понятий от вторичных смысловых наслоений. Это желательно, как минимум, для поддержания стабильности научной терминологии. Генеральная же цель подобной работы состоит в разработке классификации, пригодной для описания эмпирического разнообразия гетерохроний, которое, предположительно, должно быть выше, чем в теоретической схеме Канонической модели.

[7] "Variation in timing of a developmental process in a descendant relative to the timing of the same process in an ancestor is heterochrony" (Hall, 1999, p. 375).



Глава 1.3. Номенклатурное описание гетерохроний

Chapter 1.3. Nomenclatural description of heterochrony

В данной главе рассматривается классификация, разработанная на основе вышеперечисленных принципов (**рис. 6**). Структура описания каждого термина в целом аналогична описанию биологических таксонов и включает авторство, синонимику, диагноз, приоритетное определение (на языке оригинальной публикации и в переводе), ключевой таксон, объем и замечания. Автор указывается после названия гетерохронии, при этом в скобках берется фамилия автора понятия, чье название рассматривается как непригодное. Соответственно, без скобок указан автор названия, который может быть и автором понятия (или не являться таковым).

В синонимику взяты только ключевые работы, где впервые вводится новое название, уточнение или другая трактовка понятия. Указание списка синонимов при описании гетерохроний важно по двум причинам: с одной стороны, он служит обоснованием приоритета в авторстве понятия и (или) названия; с другой стороны, он раскрывает историю термина и отчасти заменяет разбор смыслового значения терминов, используемых разными авторами.

В диагнозе приводится формальное (описательное) определение гетерохроний и их признаков. При этом сущностные определения, по возможности, отклоняются. Например, определения гетерохроний по Менерту (Mehnert, 1898: способ прогрессивной и регрессивной эволюции органов) и Северцову (1939: способ образования топографических координаций) настолько различны, что их разбор выходит далеко за пределы описательных задач, которые ставятся в данной работе.

Под приоритетным определением понимается одна или несколько фраз в приоритетной публикации, где впервые упомянуто название феномена. Многие из них неясны по содержанию и нередко не являются определением по форме. В некоторых случаях новые термины в первой (а иногда и второй) публикации автора названия только упомянуты и вообще никак не описаны, и только косвенным путем приходится выяснять, что мог иметь в виду их автор. В качестве примеров таких терминов можно отнести ретардацию Копа (Cope, 1868), брадигенез Грабау (Grabau, 1910), педоморфоз Гарстанга (Garstang, 1922), фетализацию Болька (Bolk, 1922), эмбрионализацию Шмальгаузена (1938). Если такие названия прививаются в науке, то они могут приобретать новый смысл и меняться до неузнаваемости. Поэтому очень полезно возвращаться к началу и цитировать одно или несколько предложений с приоритетным названием, даже несмотря на то, что фраза может ничего не объяснять. Это служит основанием для трансформации понятия, которая производится в соответствии с вышеперечисленными принципами выделения гетерохроний. Именно с этой целью в описание гетерохроний введена рубрика "приоритетное определение",

Поскольку гетерохронии в той или иной степени характеризуют изменения в скорости процессов формообразования, дифференцировки и созревания, необходимо заранее оговорить используемую терминологию. *Скорость онтогенеза* здесь понимается как взаимное сочетание скорости развития и скорости роста. При этом под *скоростью развития* подразумевается сочетание скорости морфогенеза и скорости созревания. *Скорость морфогенеза* определяется скоростью формообразования и дифференцировки соматических признаков, а *скорость созревания* – темпами развития репродуктивных признаков. Эти определения несколько уточняют термин "скорость развития", который нередко используется в литературе без строгой формулировки.

Ниже рассмотрена номенклатура самого термина гетерохрония, после чего по той же схеме будут описаны ее разновидности.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ГЕТЕРОХРОНИЯ
Haeckel, 1874

Диагноз. Внутрипопуляционный или филогенетически обусловленный *процесс* изменения времени появления и скорости развития фенотипического признака в онтогенезе относительно референтной онтогенетической стадии. При этом референтной стадией является возрастной интервал или точка онтогенеза, в котором формируется фенотипический признак у филетического предка (при межвидовых гетерохрониях) или в популяции как среднестатистическая норма или середина (при внутривидовых гетерохрониях).

Приоритетные определения. 1. Haeckel, 1874, S. 634: «…но, по-видимому, существует *онтогенетическая гетерохрония*, то есть постепенное смещение за счет эмбриональной адаптации исходной филогенетической последовательности, как это часто наблюдается в онтогенезе других органов»[1].

2. Haeckel, 1874, S. 717: «*Онтогенетические гетерохронии*, возникающие в результате изменения филогенетической последовательности, не менее значимы, чем онтогенетические гетеротопии, возникающие в результате ранней филогенетической миграции клеток из одного вторичного зародышевого листка в другой; там фальсифицируется временная последовательность, здесь – последовательность пространства»[2]. Эта же фраза процитирована в (Haeckel, 1877b, S. 71) как приоритетная.

В первом издании "Anthropogenie…" Эрнста Геккеля, где впервые приводится новый термин гетерохрония (как ontogenetische Heterochronie), существует только два приведенные выше фрагмента текста, которые можно рассматривать как приоритетные определения. Во втором издании того же труда (Haeckel, 1877a) Геккель четыре раза использует это название, причем в двух местах уже без прилагательного:

Haeckel, 1877a, S. 11: «Ценогенетические фальсификации исходного палингенетического хода развития в значительной степени основаны на постепенном смещении явлений, вызванном в течение многих тысячелетий приспособлением к изменившимся эмбриональным условиям существования. Этот сдвиг может повлиять как на место, так и на время явления. Первую мы называем гетеротопией, вторую – *гетерохронией*»[3].

Haeckel, 1877a, S. 12: «Не менее значимы ценогенетические временные сдвиги или *гетерохронии*. Они выражаются в том, что порядок, в котором органы появляются один за другим в зародышевой истории, отличен от того, что можно было бы ожидать от филогенетической истории. Подобно тому, как в гетеротопии фальсифицируется последовательность пространства, в гетерохронии фальсифицируется и последовательность во времени. Эта фальсификация может вызвать как ускорение, так и задержку появления органов»[4].

---

[1] "…allein offenbar liegt hier eine *ontogenetische Heterochronie* vor, d. h. eine allmählich durch embryonale Anpassungen bewirkte Verschiebung der ursprünglichen phylogenetischen Succession, wie sie auch bei der Ontogenie anderer Organe vielfach beobachtet wird" (Haeckel, 1874, S. 634).

[2] "Die *ontogenetischen Heterochronien*, welche durch Verschiebung der phylogenetischen Succession entstehen, sind nicht minder bedeutungsvoll als die ontogenetischen Heterotopien, die durch frühzeitige phylogenetische Wanderung der Zellen aus einem secundären Keimblatt in das andere bewirkt werden; dort wird die Zeit folge, hier die Raum folge gefälscht" (Haeckel, 1874, S. 717).

[3] "Die cenogenetischen Fälschungen des ursprünglichen palingenetischen Entwickelungsganges beruhen zum grossen Theile auf einer allmählich eingetretenen Verschiebung der Erscheinungen, welche durch die Anpassung an die veränderten embryonalen Existenz-Bedingungen im Laufe vieler Jahrtausende bewirkt wrorden ist. Diese Verschiebung kann sowohl den Ort, als die Zeit der Erscheinung betreffen. Jene erstere nennen wir Heterotopie, diese letztere *Heterochronie*" (Haeckel, 1877a, S. 11).

[4] "Nicht minder bedeutungsvoll sind die cenogenetischen Zeitversehiebungen oder *Heteroehronien*. Sie äussern sich darin, dass die Reihenfolge, in der die Organe nach einander auftreten, in der Keimesgeschichte anders ist, als man nach der Stammesgeschichte erwarten sollte. Wie bei der Heterotopie die Raumfolge, so wird bei der Heterochronie die Zeitfolge gefälscht. Diese Fälschung kann sowohl eine Beschleunigung als eine Verzögerung in der Erscheinung der Organe bewirken" (Haeckel, 1877a, S. 12).

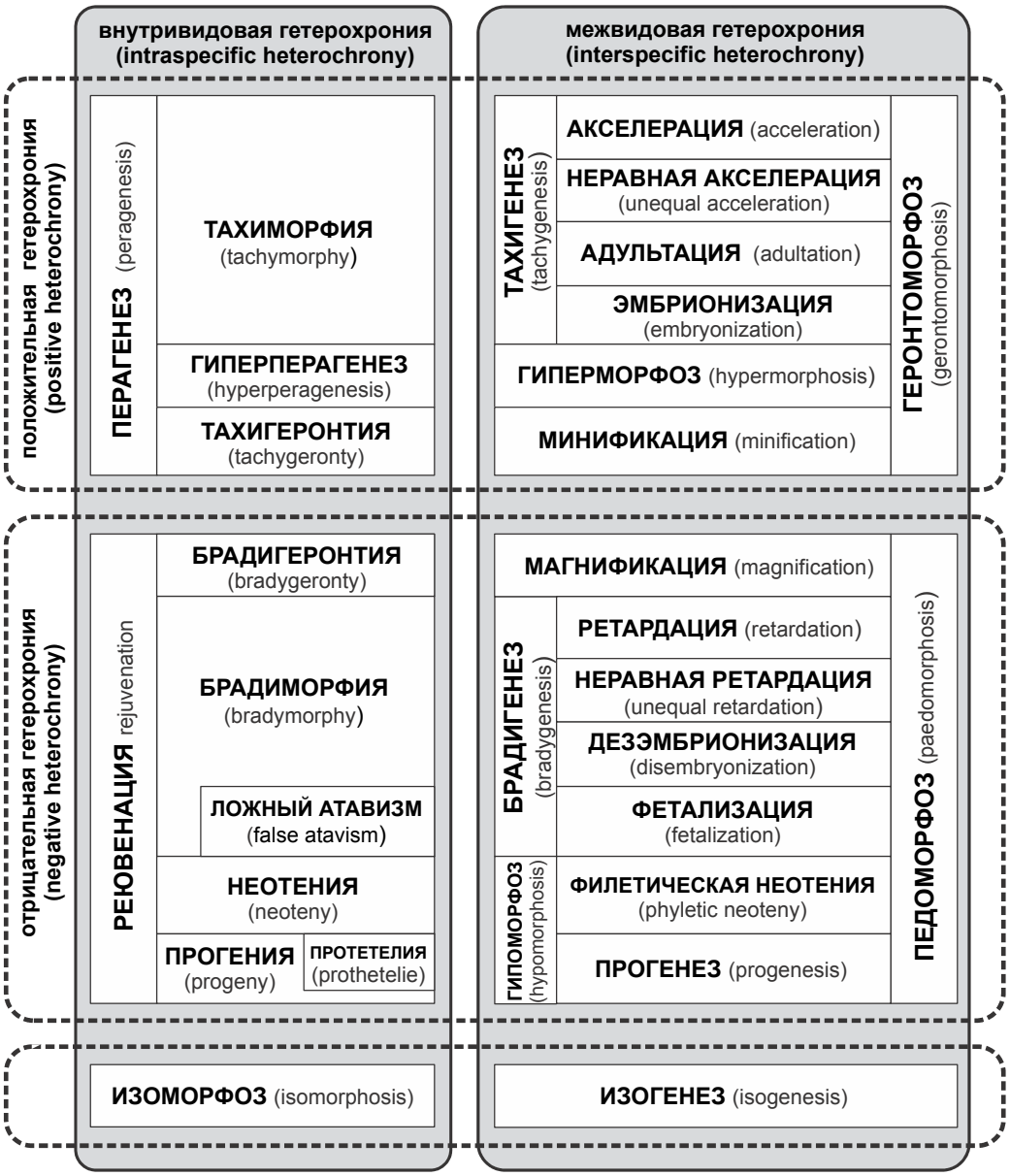


Рис. 6. Схема классификации онтогенетических гетерохроний, использующаяся в данной работе.

Figure 6. The ontogenetic heterochrony classification scheme used in this paper.

Haeckel, 1877a, S. 652: «Отклонение от исходного порядка: *онтогенетическая гетерохрония*»[5].

Haeckel, 1877a, S. 661: «Правда, хорда принадлежит к числу тех органов, которые очень рано появляются у зародыша позвоночных: но здесь явно имеет место *онтогенетическая гетерохрония* или «зародышевый исторический сдвиг времени», т. е. h – постепенный сдвиг исходной филогенетической последовательности, вызванный эмбриональными адаптациями»[6].

[5] "Abweichung von der ursprünglichen Reihenfolge: *Ontogenetische Heterochronie*" (Haeckel, 1877a, S. 652).

[6] "Freilich gehört die Chorda zu denjenigen Organen, welche sehr frühzeitig beim Wirbelthier-Embryo auftreten : allein offenbar liegt hier eine *ontogenetische Heterochronie* oder eine »keimesgeschichtliche Zeitverschiebung« vor, d. h, eine allmählich durch embryonale Anpassungen bewirkte Verschiebung der ursprünglichen phylogenetischen Succession" (Haeckel, 1877a, S. 661).

Ни одна из этих фраз не копирует определения из первого издания “Anthropogenie…”, поскольку второе издание существенно переработано. Первые две фразы не буквально передают содержание приоритетных определений, остальные его только дополняют.

Разновидности онтогенетических гетерохроний по формальному принципу можно объединить в группы, исходя из различных признаков классификации: на *положительные* и *отрицательные* (по направлению гетерохронного сдвига), и на *внутривидовые* и *межвидовые* (по таксономическому эффекту). Соотношение этих групп показано на **рис. 6**. Также принято разделять гетерохронии по сущностному принципу (не использующемуся в данной работе) на "*истинные*" (true) и *аллометрические* (allometric), *роста* (growth) и *дифференцировки* (differrentiative) (McKinney, McNamara, 1991), *соматические* и *репродуктивные* (Reilly et al., 1997), а также *внутрисистемные* и *межсистемные* гетерохронии (Анохин, 1948).

Замечание. ***1. О пригодной трансформации понятия***. Современное понимание гетерохронии отличается от сути приоритетного определения Геккеля, который рассматривал этот феномен исходя их контекста биогенетического закона как фальсификацию палингенезов. Ключевые выражения в поясняющих фразах двух изданий “Anthropogenie…” – «ценогенетические фальсификации» и «исторический сдвиг времени», свидетельствует о том, что гетерохронии, по Геккелю, являются причиной нарушений (ценогенезов) записи исторического развития, запечатленного в онтогенезе. Причем эти нарушения возникают только в ходе филогенеза, но никак не при внутривидовой изменчивости скорости развития.

Критика биогенетического закона привела к нескольким трансформациям понятия гетерохронии, вследствие чего его трактовка существенно изменилась (Gould, 1977). В этой связи применение принципа приоритета и других критериев валидности термина (см. выше) в трактовке гетерохронии неприменимы. Их использование для регламентации терминов, обозначающих разновидности гетерохроний, должно сохраняться, если существование явлений, ими обозначенных, в той или иной степени доказано.

2. О глобальности проявления феномена. Геккель полагал, что гетерохронии, как и рекапитуляции проявляются в масштабе всего организма, что послужило предметом для критики (Gould, 1977). Противоположной точки зрения придерживался Э. Коп (Cope, 1868). Правило диссоциативности (или мозаичности) гетерохронных изменений, в особенности для акселерации и ретардации, хорошо обосновано уже Е. Менертом (Mehnert, 1898) и подтверждено во многих работах (Gould, 1977; Reilly et al., 1997 и др.). Тем не менее представление о глобальном характере возмущений развития присутствуют в литературе. Так, М. Л. Маккини и К. Дж. Макнамара все гетерохронии в применяемой ими модели (акселерация, неотения, гиперморфоз, прогенез, предисплайсмент, постдисплайсмент) разделяют на глобальную и локальную разновидности. При этом констатируется, что глобальная гетерохрония захватывает весь организм: «Когда весь организм подвергается одному и тому же изменению, это называется глобальной гетерохронией»[7]. (McKinney, McNamara, 1991, p. 16). В данной работе деление гетерохроний на глобальные и локальные используется лишь в отношении акселерации и ретардации.

Поиск доказательств глобальности гетерохроний для любой филетической последовательности представляет технически (или методически) трудную или, чаще всего, невыполнимую задачу, поскольку требует всестороннего изучения организмов. Тем не менее убедительные примеры подобного рода феноменов существуют. К ним можно отнести ускорение индивидуального развития в нескольких популяциях человека в XX веке (в первую очередь в России, США, Европе), которое включает смещение стадий морфогенеза и онтогенеза на 1-3 года в проксимальную сторону по сравнению с XIX веком (Хрисанфова, Перевозчиков, 1991, с. 128). "Акселерация" человека затронула развитие большинства органов, их систем и функций – соматических (в первую очередь скелет, мышцы, сердечно-сосудистая и нервная системы) и репродуктивных, что обусловило

[7] “Where the whole organism is affected by the same change, it is called *global heterochrony*” (McKinney, McNamara, 1991, p. 16).

раннее созревание и смещение онтогенетических стадий (в первую очередь пубертатной). В каких категориях классификации гетерохроний рассматривать это явление – вопрос, связанный с выбором подходящей теории, однако он показывает, что глобальные гетерохронии возможны и их можно констатировать при условии хорошей изученности явления.

3. О предисплайсменте и постдисплайсменте. Неотъемлемую часть классификации гетерохроний в рамках Канонической модели составляют термины предисплайсмент и постдисплайсмент (Alberch et al., 1979), обозначающие упреждающее и отсроченное включение старта (Шишкин, 2016) какой-либо онтогенетической стадии, закладки органа, развития признака и пр. Несмотря на то, что во многих работах эти феномены рассматриваются как подлинные гетерохронии (McNamara, 1986; 2012; Dommerdues et al., 1986; McKinney, 1988; McKinney, McNamara, 1991; Reilly et al., 1997; Smith, 2001 и др.), в настоящей работе они не включены в классификацию. С одной стороны, примеры этих явлений, приведенные в приоритетной публикации, вызывают возражения (Reilly et al., 1997; Шишкин, 2016). С другой стороны, неоднократно указывалось, что рассматриваемые два феномена неразрывно связаны с другими гетерохрониями: упреждающее включение старта, в основном, сочетается с положительными гетерохрониями (геронтоморфоз и перагенез), а отсроченное включение старта – с отрицательными гетерохрониями (педоморфоз и реювенация). Соответственно, любая задержка развития приводит к относительному или абсолютному сдвигу (постдисплайсменту) границ онтогенетических стадий вперед, в терминальном направлении, и, в то же время, ускоренное развитие вызывает смещение этих границ в противоположную сторону (предисплайсмент). Оба этих феномена невозможно отделить от других гетерохроний, поэтому их логично рассматривать всего лишь как механическое следствие или результат гетерохронных процессов, а не как самостоятельные процессы.

4. О сущности феномена. Выделение пре- и постдисплайсмента в составе гетерохроний связано с путаницей в определении причин и следствий гетерохронных сдвигов, которую можно наблюдать в работах авторов Канонической модели. Так, Гулд утверждал, что «гетерохронии осуществляются посредством акселерации и ретардации»[8] (Gould, 1977, p. 228), из чего следует, что акселерация и ретардация не относятся к гетерохрониям. Получается, что гетерохронии – это *следствие* этих двух процессов. В дальнейшем Гулд и другие авторы ретардацию не включают в список гетерохроний (заменяя ее неотенией), но при этом оставляют в нем акселерацию. Это очень странное и противоречивое решение не объясняется. Что же все-таки считать гетерохронией, процесс или результат сдвиговых явлений в онтогенезе?

В качестве результата (следствия) авторы Канонической модели рассматривают пераморфоз и педоморфоз, а под причинами подразумевают процессы – 4-8 известных феноменов (в первую очередь акселерацию, предисплайсмент, гиперморфоз, неотению, постдисплайсмент и прогенез) (Gould, 1977, p. 229; Alberch et al., 1979, p. 307; McNamara, 1986, p. 5). На это прямо указано (и даже специально выделено) в статье Макнамары: «Как педоморфоз, так и пераморфоз выражают морфологический результат процессов, влияющих на время развития... Они *не* сами процессы, а просто конечный результат гетерохронных процессов»[9]. Однако, как бы перечеркивая предыдущий вывод, в той же статье в схеме классификации гетерохроний на фигуре 1 недвусмысленно показано, что педоморфоз и пераморфоз включают в себя шесть вышеуказанных феноменов, которые обозначены как гетерохронии. Более того, в последнем разделе той же статьи (McNamara, 1986, p. 11) педоморфоз и пераморфоз относятся уже не к результатам, а к процессам!

В более поздней работе (McKinney, McNamara, 1991, p. 17) все феномены из схемы Макнамары ясно обозначены как гетерохронии, при этом указано, что три разновидности педоморфоза и столько же видов пераморфоза

[8] "Heterochrony proceeds by acceleration or retardation" (Gould, 1977, p. 228).

[9] "Both paedomorphosis and peramorphosis express the morphological result of processes affecting the timing of development…. They are *not* processes themselves, merely the end result of heterochronic processes" (McNamara, 1986, p. 5).

являются "чистыми" (pure) гетерохрониями. Эта модель, как видим, диаметрально противоположна исходной идее Гулда, но логически менее противоречивая. Все гетерохронные феномены в ней рассматриваются как таксономические единицы различного ранга (типы и разновидности), но одной сущности. В более поздней схеме других авторов (Reilly et al., 1997, p. 135) все они отнесены к возмущениям развития (developmental perturbations), которые являются результатом гетерохронных процессов усечения (truncation) или растяжения (extension) развития. Эта модель также не вносит ясность в понимание сущности этих явлений, поскольку включает разнородные элементы.

Разделение гетерохронных феноменов на процессы и результаты является не более чем позднейшей интерпретацией терминов, приоритетные формулировки которых не содержали таких коннотаций. Поэтому в данной работе гетерохронии рассматриваются исключительно как процессы, при этом различаются категории широкого и узкого значения, отличающиеся друг от друга как таксономические категории различного ранга. К феноменам широкого значения относятся отрицательные и положительные гетерохронии, межвидовые и внутривидовые, педоморфоз и геронтоморфоз, перагенез и реювенация. Остальные гетерохронии расцениваются как их разновидности.

5. О непригодной трансформации понятия. Под гетерохронией иногда (в особенности в медицине и антропологии) понимается просто разновременность «в созревании разных систем органов (или тканей) и разных признаков одной системы» (Хрисанфова, Перевозчиков, 1991, с. 104). Такая трактовка гетерохроний первоначально возникла, по всей видимости, в работах Э. Менерта (Mehnert, 1897; 1898), что отмечает и С. Г. Крыжановский (Kryzanowsky, 1939, p. 46). Она противоречит приоритетной сути понятия, поскольку отражает не временной сдвиг в закладке одного и того же признака в филогенезе или при внутрипопуляционной изменчивости, а характеризует обычное различие времени формирования разных признаков в онтогенезе (что является неотъемлемым свойством онтогенеза). При такой непригодной (т. е. ложной) трактовке гетерохрония по какому-либо признаку выделяется внутри индивидуума (а не в популяции, таксоне или филетической последовательности) относительно бесконечного числа референтных стадий, которыми могут служить моменты закладки всех имеющихся фенотипических признаков организма. При истинной гетерохронии референтная стадия одна и относится к тому же признаку, который изменил время закладки относительно себя самого, а не других признаков.

6. Отличие от филогенетических гетерохроний. Различать онтогенетические гетерохронии как самостоятельный феномен имеет смысл при условии распознавания неонтогенетических гетерохроний. Последняя категория была выделена Д. Соболевым (1914, 1924) под названием «филогенетические гетерохронии». К ним он относил «явления разновременности стадий в различных линиях и группах», которые продемонстрировал на девонских аммонитах: «если порядок прохождения стадий различными группами гониатитов приблизительно одинаков, то достижение одинаковых стадий происходит вообще не одновременно» (Соболев, 1914, с. 111). Под стадиями развития в данном случае понимается не онтогенетическая, а историческая стадия или некий уровень организации, определяемый по комплексу признаков. Соответственно, филогенетические гетерохронии определяются не скоростью индивидуального развития, а темпами эволюции той или иной филолинии. Результатом таких процессов можно считать феномен генэпистаза Эймера (см. ниже). В качестве разновидностей филогенетических гетерохроний Соболев выделял два явления: предварение стадий и переживание стадий (Соболев, 1914, с. 112).

Поскольку филогенетические гетерохронии в понимании Соболева в данной работе не рассматриваются, а описываются только онтогенетические гетерохронии, то ниже последние обозначаются просто как гетерохронии.

1.3.1. Межвидовые гетерохронии

1.3.1. Interspecific heterochrony

Межвидовые (или эволюционные) гетерохронии – это результат эволюции, при котором у потомка происходит смещение границ стадий онтогенеза или морфогенеза в проксимальную (геронтоморфоз) или дистальную сторону (педоморфоз) относительно предка. Этот процесс, как правило, сопровождается образованием новых таксонов. Данная категория гетерохроний как самостоятельная разновидность была выделена американскими биологами (Reilly et al., 1997) под названием Interspecific heterochrony. Ранее мною (Киселев, 2020б, 2022) для этой же категории было использовано название «филогенетические гетерохронии». К сожалению, я только недавно обратил внимание на то, что авторство данного названия принадлежит Д. Соболеву (1914), который его применял для обозначения другого феномена (см. выше). Поэтому в настоящей работе использовано название «межвидовые гетерохронии» в приоритетном значении.

1.3.1.1. ГЕРОНТОМОРФОЗ de Beer, 1930

= gerontomorphosis: de Beer, 1930; 1940; 1958
= peramorphosis: Alberch et al.,1979; Shea, 1983; McNamara, 1986; McKinney et al., 1988; Swan, 1988; McKinney, McNamara, 1991; Reilly et al., 1997
= peramorphose: Dommergues et al.,1986

Диагноз. Положительная межвидовая гетерохрония максимально широкого ранга. Альтернативный феномен: педоморфоз.

Приоритетное определение. De Beer, 1940, p. 80: «Филогенетическое изменение как результат модификации уже взрослых признаков путем варьирования взрослого состояния, гиперморфоза и акселерации может быть названо геронтоморфозом»[10].

Разновидности – тахигенез, гиперморфоз и минификация,

Замечания. В известной работе, посвященной количественному методу описания гетерохроний (Alberch et al., 1979) была введена новая разновидность гетерохронии – пераморфоз. Согласно авторскому определению, это «...положительные возмущения в скорости роста или сигнале сдвига, которые приводят к появлению организмов-потомков, форма которых превосходит форму предка»[11] (Alberch et al., 1979, p. 307). Впоследствии данное наименование стало использоваться для обозначения положительных межвидовых гетерохроний широкого ранга. Например, в известной статье Макнамары дается определение, аналогичное приоритетному: «И, наоборот, если потомок пройдет больше онтогенетических стадий развития, чем его предок, его взрослая форма будет развиваться "дальше", по сравнению с предком. Это называется пераморфозом»[12]. (McNamara, 1986, p. 5). В качестве разновидностей пераморфоза в обеих работах указывается три вида гетерохроний – акселерация, гиперморфоз и предисплэйсмент. Нетрудно убедиться, что определения пераморфоза, а также состав подчиненных гетерохроний (за вычетом предисплайсмента), полностью совпадает с характеристикой геронтоморфоза де Бира: «Случаи E, G и H, которые производят филогенетические эффекты путем модификации признаков, которые уже присутствовали в линии взрослых особей,

[10] "Phylogenetic change as a result of modification of characters which were already adult, by means of adult variation, hypermorphosis, and acceleration, may be termed *gerontomorphosis*" (de Beer, 1940, p. 80).

[11] "...positive perturbations in the growth rate or offset signal produce descendant organisms whose form transcends that of the ancestor" (Alberch et al.,1979, p. 307).

[12] "Conversely, should a descendant pass through more ontogenetic stages of development than its ancestor, the adult form will have developed 'beyond' that of the ancestor. This has been termed *peramorphosis*" (McNamara, 1986, p. 5).

может быть удобнее объединить термином *геронтоморфоз*»[13]. При этом разновидности геронтоморфоза де Бира соответствуют разновидностям пераморфоза в Канонической модели: «Признаки, которые присутствуют или проявляются на взрослой стадии предка, могут появиться в онтогенезе потомка: E. На взрослой стадии в результате появления тех различий, которые отличают индивидуумов, разновидности и расы: *варьирование взрослого состояния*. G. На той же стадии, которая уже не является взрослой, новая взрослая стадия соответственно задерживается, что приводит к "перешагиванию" предшествующих онтогенезов или *гиперморфозу*. H. На ранней стадии, вызывая преждевременное появление предкового признака и *акселерацию*. Ускоренный признак может сохраняться или не сохраняться на взрослой стадии потомка»[14]. (de Beer, 1940, p. 29). В этой связи, пераморфоз следует считать младшим объективным синонимом геронтоморфоза. Вызывает удивление, что термин пераморфоз был введен в обиход без какого-либо обоснования и сравнения со старшим синонимом. В работе (Alberch et al., 1979) отмечается, что новое название введено только потому, что подходящего термина для данной разновидности гетерохроний не существует[15]. Этот аргумент кажется странным, если учесть, что работы де Бира хорошо известны авторам упомянутых статей. Между тем название геронтоморфоз после де Бира практически не упоминается даже в фундаментальных монографиях, посвященных взаимоотношениям онтогенеза и филогенеза (Gould, 1977; McKinney et al., 1988; McKinney, McNamara, 1991). Не менее странным выглядит список синонимов пераморфоза в работе Макнамары (McNamara, 1986, p. 10) – адультация (Jägersten, 1972), рекапитуляция и палингенез (Haeckel, 1868). С одной стороны, выбор младшего синонима вместо старшего в качестве валидного названия нарушает принцип приоритета, а с другой, перечисленные старшие синонимы являются субъективными, поскольку относятся не столько к гетерохрониям, сколько к их следствиям. Особняком стоит понятие адультации, которое может быть рассмотрено как положительная межвидовая гетерохрония небольшого ранга, близкая к неравной акселерации.

1.3.1.1.1. ТАХИГЕНЕЗ Hyatt, 1897 emend. Smith, 1898

= tachygenesis: Hyatt, 1897; Smith, 1898; 1914; Buckman, 1910; 1920
= tachygenie: Clarke, 1899; Schmidt, 1925
= tachygénèse: Perrier et Gravier, 1902; Perrier, 1903
= saltative palingenesis (part.): Buckman, 1909; 1910; 1919; 1920; 1925
= lipogenesis (part.): Lang, 1919
= lipopalingenesis (part.): Buckman, 1920
= тахигенез: Соболев, 1924; Руженцев, 1940, 1960
= онтогенетическое ускорение: Богословский, 1969

Диагноз. Положительная межвидовая гетерохрония широкого ранга, обусловленная ускорением развития. Альтернативный феномен: брадигенез.

Приоритетное определение. Hyatt, 1897, p. 169: «…закон акселерации в наследовании признаков, или *тахигенеза*. Таким образом, было установлено, что признаки наследуются у преемственных видов или форм данного ряда на все более и более ранних стадиях онтогенеза каждого члена ряда. Эти признаки, как правило, вообще исчезают из онтогенеза у терминальных или последних членов ряда, и поэтому терминальные формы становят-

[13] “Cases E, G, and H, which produce phylogenetic effects by modifying characters which were already present in the line of adults, may conveniently be included under the term *gerontomorphosis*” (de Beer, 1940, p. 29).

[14] “Characters which are present or make their appearance in the adult stage of an ancestor may in the ontogeny of a descendant appear: E. In the adult stage, resulting in those differences which distinguish individuals, varieties, and races: *adult variation*. G. In the same stage, which is no longer adult, the new adult stage being relatively delayed, resulting in 'overstepping' the previous ontogenies or *hypermorphosis*. H. In the young stage, producing precocious appearance of the ancestral character and *acceleration*. The accelerated character may or may not persist into the adult stage of the descendant” (de Beer, 1940, p. 29).

[15] “No appropriate term exists…” (Alberch et al.,1979, p. 307).

ся заметно отличающимися в своем развитии»[16].

Первым, кто использовал понятие тахигенеза, помимо автора, был Дж. П. Смит (Smith, 1898, 1900, 1914). Он уточнил характеристику этой гетерохронии: «Таким образом, диаграмма должна показывать постоянное укорочение или устранение стадий в нижней части каждого онтогенеза, соответственно вплоть до стадии развития яйца. Она должна также демонстрировать постоянно возрастающую продолжительность онтогенеза, вероятно, не во времени, а в числе пройденных стадий, а отсюда, следовательно, и все возрастающую быстроту развития. Отсюда и произошло название Хайатта "*тахигенез*"»[17].

Разновидности – акселерация, неравная акселерация, адультация и эмбрионизация. Широкое понимание тахигенеза впервые встречается в работах Смита, который наряду с общей акселерацией выделил другую его разновидность – неравную акселерацию (Smith, 1900).

Замечания. В приоритетной характеристике нового понятия А. Хайаттом указывается на две особенности тахигенеза: 1) ускорение развития, 2) передвижение признаков на более ранние стадии развития в филогенезе. Такие особенности свойственны нескольким положительным гетерохрониям небольшого ранга, установленным уже после Хайатта. В этой связи данное понятие следует рассматривать как более широкое, не сводимое исключительно к акселерации.

В качестве синонимов тахигенеза, вероятно, следует рассматривать сальтативный палингенез Бакмена и липогенез Ланга, несмотря на то, что последний автор относил предложенный им термин к модификациям или способам тахигенеза (Lang, 1919, p. 60). Авторские определения терминов Бакменом и Лангом полностью совпадают: “skipping of stages” (Buckman, 1909, p. 7; Lang, 1919, p. 65). В соответствии с ним сальтативный палингенез и липогенез являются способом ускорения развития за счет выпадения стадий морфогенеза, вследствие чего нарушаются палингенезы. Тем не менее, Бакмен различал смысл обоих терминов: «Доктор В. Д. Ланг опубликовал две интересные работы, посвященные этому и другим явлениям... В первой он предлагает термин "липогенез" вместо термина "сальтативный палингенез"...и утверждает, что "это модификация тахигенеза" (стр. 60). Можно предположить, что это не столько модификация, сколько скорее специализированное ускорение тахигенеза, и что липогенез (буквально, генезис, в котором чего-то не хватает, или пропущено) едва ли выражает это явление. Термин кажется более подходящим для феномена мутаций, используемых в смысле де Фриза; поэтому настоящее явление – это не просто генезис, но палингенез или рекапитуляция, в котором что-то пропущено. По этой причине, по всей видимости, необходимо использовать термин "липопалингенез"»[18]. (Buckman, 1920, p. 11). Указанные Бакменом различия не меняют сущности обозначаемого

---

[16] “...the law of acceleration in the inheritance of characters, or *tachygenesis*. Thus it has been found that characteristics are inherited in successive species or forms in a given stock at earlier and earlier stages in the ontogeny of each member of the series. These characteristics, as a rule, disappear from the ontogeny altogether in the terminal, or last-occurring, members of a series, and terminal forms thus become very distinct in their development” (Hyatt, 1897, p. 169).

[17] “So the diagram should show a constant shortening or eliminating of stages at the lower end of each ontogeny, corresponding to the egg development. It should also show a constantly increasing length of ontogeny, probably not in time, but in the number of stages gone through, and hence, by inference, an ever increasing rapidity of development. From this idea came Hyatt's name "*tachygenesis*"” (Smith, 1914, p. 9).

[18] “Dr. W. D. Lang has published two interesting papers dealing with this and other phenomena (The Evolution of Ammonites; Proc. Geol. Assoc. XXX, 1919, p. 49; Old Age and Extinction in Fossils; Id. p. 102). In the former he suggests the term Lipogenesis instead of that of saltative palingenesis (Y.T.A., I, 1910, p. xiii) and says that “it is a modification of tachygenesis” (p. 60). It may be suggested that it is not so much a modification, but, rather, a specialized acceleration of tachygenesis, and that Lipogenesis (literally, genesis in which something is wanting, or skipped) scarcely expresses the phenomenon. The term seems more suitable for the phenomenon of mutations used in the sense of De Vries; and the present phenomenon is not merely genesis, but palingenesis, or recapitulation, in which something is wanting. Therefore it would seem that the term required is Lipopalingenesis” (Buckman, 1920, p. 11).

явления, поскольку выпадение стадий развития и различного рода пропуски в онтогенезе являются неизбежным механическим следствием любого ускорения развития. Поэтому оно не представляет самостоятельного феномена и термины Бакмена и Ланга можно рассматривать только как синонимы тахигенеза. По этой же причине к ним можно отнести и липопалингенез Бакмена.

1.3.1.1.1.1. Акселерация Hyatt, 1866 emend. Cope, 1868; 1887

= acceleration: Hyatt, 1866; 1889; Cope, 1868; 1887; Mehnert, 1897; 1898; Smith, 1897; 1898; 1900; 1914; Grabau, 1910; Truemann, 1922; de Beer, 1930; 1940; 1958; Georg, 1933; Swinnerton, 1938; Gould, 1977; Alberch et al., 1979; Shea, 1983; McNamara, 1986; Swan, 1988; Landman, Geyssant, 1993; Reilly et al., 1997 и др.

= ontogenetische Acceleration: Haeckel, 1874

= акцелерация: Северцов, 1899 (1949); 1908 (1950); 1921; 1931 (1945); 1939

= акцелярація: Соболев, 1914

= онтогенетическое ускорение (частично): Берг, 1922, 1977

= акцелярация: Соболев, 1924

= онтогенетическое ускорение или концентрация: Руженцев, 1960

= synaptogenesis: Mattei, 1985

= accèlèration: Dommergues et al., 1986; Dommergues,1987; Meister, 1988; Bonnot, 1995; Reboulet, 1995

= global acceleration (part.): McKinney, McNamara, 1991

Диагноз. Разновидность тахигенеза большой широты, обусловленная ускорением развития в сочетании с надставкой (пролонгацией). Альтернативный феномен: ретардация.

Приоритетные определения. 1. Hyatt, 1866, p. 203: «Молодые особи высших (*последующих, филогенетически преемственных* – прим. пер.) видов, таким образом, постоянно ускоряют (*accelerating*) свое развитие и доводят до все более и более эмбрионального состояния стадии роста, соответствующие взрослому периоду предшествующих или низших видов. Иными словами, происходит непрекращающаяся (*unceasing*) концентрация взрослых признаков низших видов у молодых особей высших видов и, следовательно, вытеснение других эмбриональных признаков, которые и сами прежде относились к взрослым периодам еще низших форм»[19]. Второй абзац этой фразы был процитирован и охарактеризован Э. Д. Копом как «важнейший текст…, наиболее близко характеризующий "закон акселерации и ретардации", чем где-либо еще было написано»[20] (Cope, 1868, p. 278). Цитируя фразу Хайатта Коп ошибочно изменил слово unceasing на increasing. В дальнейшем эта ошибка была сохранена С. Дж. Гулдом в цитировании той же фразы (Gould, 1977, p. 92). В другой работе Коп (Cope, 1887, p. 11) процитировал и первый абзац фразы Хайатта, как характеризующий закон акселерации.

2. Hyatt, 1889, p. 9: «Акселерация в развитии. Все модификации и вариации в прогрессивных рядах имеют тенденцию проявляться сначала на подростковой или взрослой стадиях роста, а затем наследоваться последующими потомками на все более и более ранних стадиях по закону акселерации, пока они либо не станут эмбриональными, либо не станут вытесненными (crowded out) из организации и заменены в развитии характеристиками более позднего происхождения»[21].

---

[19] "The young of higher species are thus constantly *accelerating* their development, and reducing to a more and more embryonic condition the stages of growth corresponding to the adult periods of preceding or lower species. In other words, there is an unceasing concentration of the adult characteristics of lower species, in the young of higher species, and a consequent displacement of other embryonic features, which had themselves, also, previously belonged to the adult periods of still lower forms" (Hyatt, 1866, p. 203).

[20] "Finally, having already stated the law according to which these processes naturally take place, I quote the following significant language of Hyatt in the above quoted essay on the Cephalopoda, as approaching nearer to the "law of acceleration and retardation," than any thing I have found written" (Cope, 1868, p. 278).

[21] "Acceleration in Development. All modifications and variations in progressive series tend to appear first in the adolescent or adult stages of growth, and then to be inherited in successive descendants at earlier and earlier stages according to the law of acceleration, until they either become embryonic, or are crowded out of the organization, and replaced in the development by characteristics of later origin" (Hyatt, 1889, p. 9).

Ключевой таксон : аммоноидеи.

Замечания. ***1. О критерии надставки***. В первоначальной формулировке принципа акселерации не содержалось указания на обязательное существование надставки – новой у потомка взрослой стадии развития, которая характеризуется отличающимся от предка сочетанием признаков на взрослой стадии. Между тем, уже на примерах эволюции сложности лопастной линии, которые приводил Хайатт, видно, что появление новой структуры лопастной линии в филогенезе аммонитов сопровождается смещением на более ранние стадии развития структуры лопастной линии, характерной для взрослых стадий морфогенеза предка. Таким образом, обязательность надставки обусловлена самим механизмом акселерации и наоборот (Северцов, 1921, с. 172). Тем не менее, эта особенность данной гетерохронии долгое время не акцентировалась, что приводило к различному пониманию ее сущности. Неявное указание на обязательность надставки содержится в работах Копа : «Я утверждал, что возникновение новых структур, отличающих одно поколение от предшествующих, происходит по закону акселерации»[22] (Cope, 1887, p. 180); или: «Изменение структуры в процессе роста осуществляется также добавлением частей ("акселерацией")»[23] (Cope, 1887, p. 353). Появление в филогенезе таксона надставки в сочетании с акселерацией – терминальной стадии развития, где образуется эволюционная новизна, считается обязательной лишь в работах "классического" периода разработки теории филонтогенеза (Северцов, 1939, с. 530; de Beer, 1940, p. 80). Тем не менее, нередки случаи, когда эта особенность акселерации принимается не совсем уверенно (Иванов, 1945а). В более современных работах надставка присутствует в схемах акселерации, понимаемой или в широком смысле (McNamara, 1986) или в более узком, для глобальной акселерации (McKinney, McNamara, 1991).

2. *О трактовках понятия*. Понятие акселерации, используемое в данной работе, близко, но не идентично понятию глобальной акселерации Маккини и Макнамары. Их сходство обусловлено единством дефинитивного состояния, связанного с обязательным существованием надставки. В отношении другого свойства – глобальности гетерохронии, эти понятия различны (см. замечание 2 в разделе «Гетерохрония»).

Очень близко к акселерации явление дейтерогенеза Суиннертона : «*Дейтерогенез* и тахигенез (появление новых признаков на самых последних стадиях развития и их распространение к ранним стадиям)»[24] (Swinnerton, 1938, p. 78). Несмотря на наличие общих особенностей у этих двух явлений, дейтерогенез, возможно, следует рассматривать как процесс появления и распространения эволюционной новизны, а не гетерохроний. Это связано с тем, что гетерохронии сами по себе не создают новые признаки, а лишь определяют их дальнейшую судьбу в онтогенезе.

1.3.1.1.1.2. Неравная (частичная) акселерация Smith, 1898 emend. (Buckman, 1909)

= unequal acceleration: Smith, 1898; 1900a,b
= precedentive palingenesis: Buckman, 1909; 1910
= propalingenesis: Buckman, 1920
= relative acceleration: Georg, 1933
= local acceleration: McKinney, McNamara, 1991

Диагноз. Разновидность тахигенеза большой широты, не связанная с надставкой (пролонгацией) и обусловленная ускорением развития отдельных признаков. Альтернативный феномен: неравная (частичная) ретардация.

Приоритетные определения. 1. Smith, 1898, p. 139: «Другими словами, видовые различия есть только преувеличенная индивидуальная изменчивость, а это, в свою очередь, есть просто *неравная акселерация* или

[22] "The origin of new structures, which distinguish one generation from those which have preceded it, I have stated to take place under the law of *acceleration*" (Cope, 1887, p. 180).

[23] "Change of structure during growth is accomplished either by addition of parts ("*acceleration*")" (Cope, 1887, p. 353).

[24] "*Deuterogenesis* and Tachygenesis (the appearance of new characters at the latest stage in development and their extension to earlier stages)" (Swinnerton, 1938, p. 78).

ретардация появления определенных признаков»[25].

2. Smith, 1900a, p. 417; 1900b, p. 186: «Признак, полезный для незрелой формы, будет иметь тенденцию наследоваться в более раннем возрасте, чем те, которые полезны только для взрослых, и поэтому при *неравной акселерации* развития нарушается параллель между онтогенезом и филогенезом»[26].

3. Buckman, 1910, p. 15: «*Опережающий палингенез*. Этот термин предложен для феномена опережающей акселерации одного из признаков в сравнении с другим, вследствие чего признак одной части, который, согласно филогенетической летописи, развился позднее, чем признак другой части, чрезмерно ускоряется до тех пор, пока в онтогенезе более поздних видов он предшествует, а не является преемственным»[27].

4. Georg, 1933, p. 132: «В ряду из нескольких биологических признаков темпы акселерации прогрессивных биологических признаков могут отличаться как в филогенезе, так и в онтогенезе, так что онтогенез позднего члена филогенетического ряда может содержать полный набор стадий, не представленных у взрослых предков, причем стадия развития одного биологического признака может быть более продвинутой, другого – более примитивной, чем у данного предка. Такая *относительная акселерация*, или опережающий палингенез, хорошо известна...»[28].

Ключевой таксон: аммоноидеи.

Замечания. ***1. Об авторстве понятия и названии***. По всей видимости, неравная акселерация была независимо открыта и охарактеризована трижды под разными названиями. Впервые явление ускорения развития отдельных признаков, которые не связаны с существенным изменением дефинитивной стадии, было детально описано Дж. П. Смитом у аммонитов и обозначено под названием неравная акселерация. Несмотря на то, что автор привел много примеров этого явления, его определение весьма лаконично. Впоследствии тот же феномен был выделен у аммонитов С. С. Бакменом как опережающий (прецедентивный) палингенез, а впоследствии как пропалингенез. Поскольку сам Бакмен рассматривал данную гетерохронию как феномен акселерации, представляется, что введение нового названия является избыточной процедурой. Тем не менее, сформулированное им определение более полно раскрывает суть феномена, чем определение Смита. В третий раз то же самое явление описано Т. Н. Георгом под названием относительная акселерация. Поскольку все упомянутые авторы независимо выделили данную разновидность тахигенеза, их определения рассматриваются как приоритетные, но основное авторство оставляется за Смитом.

2. О признаках феномена. В определениях Георга и Бакмена отражается только одна сторона относительной акселерации – диссоциативный характер ускорения развития, при котором гетерохрония захватывает не весь организм, а только отдельные признаки. Другая сторона относительной акселерации – отсутствие надставки, новой стадии развития, которая образуется в конце онтогенеза за счет появления эволюционной новизны, была показана в монографии Маккини и Макнамары (McKinney, McNamara, 1991, p. 22, fig. 2-6). Они рассматривают локальную акселерацию в

[25] "In other words, specific difference is merely exaggerated individual variation, and this in turn is merely unequal acceleration or retardation of the appearance of certain characters" (Smith, 1904a, p. 139).

[26] "A character useful to the immature form will have a tendency to be inherited at an earlier age than those useful only to the adult, and so by unequal acceleration of development the parallel between ontogeny and phylogeny is broken" (Smith, 1904b, p. 186).

[27] "*Precedentive palingenesis*. This term is proposed for the phenomenon of acceleration greater in one character than another, so that a feature of one part which, according to the phylogenetic record, was developed later than a feature of another part, is unduly accelerated, until, in ontogeny of later species, it precedes instead of succeeds" (Buckman, 1910, p. 15).

[28] "In a series with several biocharacters, the rates of acceleration of the progressive biocharacters may not be uniform either in phylogeny or in ontogeny, so that the ontogeny of a late member of the phylogenetic series may contain total stages not represented by any adult ancestor, the stage of development of one biocharacter being more advanced, of another more primitive, than in a particular ancestor. Such *relative acceleration*, or precedentive palingenesis, is well known" (Georg, 1933, p. 132).

виде разновидности локальных гетерохроний, наряду с ретардацией, неотенией, прогенезом, предисплайсментом, постдисплайсментом и гиперморфозом.

3. Значение феномена. Согласно Дж. П. Смиту, неравная акселерация является основной причиной нарушения последовательности палингенезов в индивидуальном развитии, вследствие чего они крайне редко рекапитулируют признаки взрослых стадий предков (взрослая рекапитуляция, по Суиннертону: Swinnerton, 1938, p. 59) и обеспечивают лишь зародышевое сходство (закон Бэра). Продолжив мысль можно добавить, что сходным образом то же самое должно относиться и к неравной ретардации (см. ниже). Оба феномена в сочетании с филонтогенетическими инновациями, типа девиаций и архаллаксисов Северцова, превращают рекапитуляцию не в детальную запись последовательности палингенезов по признакам взрослых стадий предков, а в рекапитуляционную схему, в которой отражаются лишь некоторые архетипические свойства предковых таксонов. Из этого можно сделать вывод, что зародышевое сходство у потомков обеспечивается не повторением ювенильных или эмбриональных состояний предков (ювенильная рекапитуляция: Swinnerton, 1938), а неравномерной перетасовкой онтогенетически разновозрастных признаков, что формирует усредненный по данной стадии морфотип. Впрочем, известны неоспоримые случаи и взрослой рекапитуляции, которые чаще встречаются у таксонов нижних ступеней организации (Swinnerton, 1938, p. 71).

Неравную акселерация можно рассматривать как механизм рекапитуляции по отдельным признакам, а не по стадиям морфогенеза. Этот вид рекапитуляции был назван Х. Х. Суиннертоном локализованной рекапитуляцией (localised recapitulation) (Swinnerton, 1938, p. 71).

1.3.1.1.1.3. Адультация Jägersten, 1972

= adultation: Jägersten, 1972; Jeffrey, Swalla, 1992; Jeffrey, 1997; Stolfi, Brown, 2015

= acceleration (part.): Gould, 1977; McNamara, 1986

= адультация: Иванова-Казас, 1995

Д и а г н о з . Разновидность тахигенеза, не связанная с надставкой, с небольшой широтой по взрослой стадии и большой глубиной (от личиночной до взрослой стадии), обусловленная появлением признаков взрослого состояния на стадии личинки. Альтернативный феномен: филетическая неотения.

П р и о р и т е т н ы е о п р е д е л е н и я . Jägersten, 1972, p. 6: «Смещение начального развития взрослых признаков к стадии пелагической личинки»...«Напротив, взрослые признаки... должны были быть смещены к пелагической (личиночной) фазе. Другими словами, это явление, которое я буду называть "*адультация*", по сути, является особым случаем того, что уже давно известно как "акселерация", явление, которое до сих пор, похоже, применялось только к жизненным циклам с прямым развитием»[29].

К л ю ч е в о й т а к с о н : не определен.

З а м е ч а н и я . Адультация – своеобразная гетерохрония, при которой взрослые ткани и органы могут формироваться на стадии личинки (до начала метаморфоза). В этой связи адультация более характерна для организмов с непрямым развитием. Она наиболее близка к неравной акселерации, но отличается от нее и других гетерохроний небольшой широтой и специфической глубиной. Адультация рассматривалась Ягерстэном как разновидность акселерации, а другими исследователями как ее синоним (Gould, 1977; McNamara, 1986). Между тем практика показала, что это понятие имеет аналитическую ценность для изучения филонтогенетических процессов у отдельных таксонов, например туникат (Jeffrey, Swalla, 1992; Jeffrey, 1997; Stolfi, Brown, 2015). Было выяснено, что адультация весьма диссоциативна и может иметь смешанную природу, с различным соотношением ускорений и замедлений развития по отдельным признакам, но, в целом, с преобладанием ускорений. Поэтому

[29] “A shifting of the initial development of the adult characters to the pelagic larva»...«On the contrary adult characters…must have been shifted to the pelagic (larval) phase. In other words this phenomenon which I shall call "*adultation*" is essentially a special case of what for a long time has been known as "acceleration", a phenomenon that so far seems to have been applied only to life cycles with direct development” (Jägersten, 1972, p. 6).

она рассматривается в группе тахигенеза как самостоятельная разновидность.

Адультация близка явлению имагинизации, которое установлено, по всей видимости, А. Г. Шаровым (1957) и применяется при анализе филонтогенезов насекомых (Расницын, 1969). Поскольку при имагинизации некоторые признаки имаго могут распространяться на стадию личинки насекомых, то в общем смысле оба названия можно рассматривать как синонимы. Тем не менее имагинизация может быть весьма таксоноспецифична, поэтому до специального изучения проблемы объединять рассматриваемые явления под одним названием представляется преждевременным.

1.3.1.1.1.4. Эмбрионизация Шмальгаузен, 1938 emend. Захваткин, 1949

= эмбрионализация: Шмальгаузен, 1938; Расницын, 1969

= эмбрионизация: Захваткин, 1949; Беклемишев, 1964; Хохряков, 1973, 1981; Иванова-Казас, 1977, 1979, 1981, 1995; Свешников, 1978; Бочаров, 1988

= embryonization: Notov, 2018

Диагноз. Разновидность тахигенеза небольшой широты (по личиночной и (или) эмбриональным стадиям развития), при котором стадии морфогенеза, характерные для личиночной или ювенильной стадиям онтогенеза предка, передвигаются в эмбриональный период онтогенеза потомка. Эмбрионизированные стадии существенно преобразовываются через концентрацию, выпадение промежуточных фаз (базальную аббревиацию, по: Тахтаджян, 1964) и не сохраняются в анцестральном виде. Глубина эмбрионизации соответствует, в основном, личиночной и ювенильной стадиям развития, и сама по себе не связана с пролонгацией морфогенеза. Эмбрионизация может быть общей или затрагивать только отдельные признаки или органы.

Приоритетные определения. 1. Шмальгаузен, 1938, с. 25: «Общая тенденция к *эмбрионализации* индивидуального развития. Обеспечение желтком. Переход от личиночного типа развития к эмбриональному (у личинки дифференцировка в пределах уже дифференцированных тканей, у эмбриона дифференцировка в "индифферентной" бластоме)».

2. Захваткин, 1949, с. 389: «Под *эмбрионизацией* мы понимаем такое приспособительное видоизменение первобытных форм развития, при котором, стадии и процессы, протекавшие постэмбрионально, т. е. вне материнского организма и при дифференцированном состоянии (хотя бы части) клеточного материала этих стадий, вторично приобретают значение эмбриональных стадий и процессов, протекающих под защитой материнского тела (или специально выделяемых им оболочек) и до дифференцировки соответствующего клеточного материала».

Ключевой таксон: «гипогенетические гидрополипы», по (Захваткин, 1949).

Замечания. ***1. Об авторстве понятия и названия***. Впервые полное определение эмбрионизации дано А. А. Захваткиным, который также впервые описал его механизмы на многочисленных примерах из низших Metazoa. Поэтому, несмотря на то, что первое название феномена принадлежит И. И. Шмальгаузену, в данной работе используется название А. А. Захваткина. Также это связано с широким употреблением в русскоязычной литературе более позднего названия, отличающегося от первого окончанием.

2. О сущности феномена. Несмотря на то, что эмбрионизация широко распространена у животных и растений и хорошо изучена, этот феномен не относился к гетерохрониям ни в одной публикации. По всей видимости, такой подход обусловлен сложностью данного явления, которое включает не только темпоральные сдвиги стадий развития в проксимальную сторону (вглубь онтогенеза), но и многоплановый комплекс преобразований этих стадий, включающих упрощение анцестральной последовательности стадий морфогенеза (концентрация), изменения дифференцировки тканей и органов, формировавшихся до эмбрионизации в постэмбриональном периоде, появления специализированных эмбриональных структур, увеличение количества желтка в яйце и пр. Между тем любые гетерохронии приводят к когерентному изменению организации в разных системах органов, что составляет неотъемлемую часть коадаптациогенеза в условиях целостного организма (Шмальгаузен, 1938). В особенности это касается изменений, возникающих на ранних стадиях развития, когда организм наиболее пластичен и способен на

существенные преобразования системы корреляции органов[30] (Шмальгаузен, 1969). Поэтому, несмотря на сложность изменений организации, связанных с эмбрионизацией, не должна теряться ее первооснова – темпоральный сдвиг стадий. Указания на это редки, но все же существуют, например в статье А. П. Хохрякова: «Следует поэтому обратить внимание на то, что эмбрионизация есть в то же время процесс *ускорения* протекания первых, эмбрионизируемых стадий онтогенеза» (Хохряков, 1973, с. 60). В другой работе того же автора уже прямо указано на акселерацию (Хохряков, 1981, с. 74). На ускорение развития или возможную акселерацию указывает выпадение некоторых ранних стадий развития, или базальной аббревиации (Тахтаджян, 1964), сопровождающее эмбрионизацию.

3. О трактовках феномена. Как было показано ранее (**рис. 3**), эмбрионизацию можно рассматривать противоположным образом: как результат растяжения онтогенеза (если гетерохронию фиксировать по стадиям онтогенеза и границе эмбрионального периода) или как следствие ускорения развития (при фиксации гетерохронии по стадиям морфогенеза)[31]. Иными словами, определение сущности данной гетерохронии зависит от определения темпорального сдвига по онтогенетическому или морфогенетическому возрасту. В данной работе граница эмбриональной стадии принята как константа, поэтому эмбрионизация определяется по смещению границ стадий морфогенеза.

4. О пролонгации онтогенеза. Эмбрионизация имеет огромное значение в происхождении и эволюции крупных систематических групп вплоть до ранга мегатаксонов. Например, в эволюции позвоночных эмбрионизация стадии личинки у земноводных привела к появлению рептилий, а яйца – млекопитающих (Хохряков, 1973, с. 60). Эволюция и появление мегатаксонов семенных высших растений также проходила как ступенчатая эмбрионизация гаплоидного поколения или гаметофита[32] (Хохряков, 1973, 1981; Нотов, 2017). При возникновении таксонов такого ранга неизбежно возникает вопрос о связи эмбрионизации с пролонгацией онтогенеза (надставкой, анаболией и пр.). Об этой связи положительно утверждает А. П. Хохряков: «В конечном итоге мы

---

[30] «...прогрессивная эмбрионализация облегчает процессы перестройки эмбриона. Зародыш приобретает большую пластичность, так как малодифференцированные его ткани наиболее лабильны и вместе с тем наиболее способны к регуляторным процессам. Последнее свойство особенно обеспечивает сохранение нормального строения при случайных нарушениях обычных условий развития. Такое обеспечение достигается существованием сложной системы взаимозависимостей регуляторного характера» (Шмальгаузен, 1969, p. 355).

[31] Возможность неоднозначного понимания природы эмбрионизации проявляется в различии определений этого явления у различных авторов, иногда даже в разных работах одного автора. Так, в монографиях Ивановой-Казас в одних случаях акцент ставится на перемещение стадий морфогенеза под защиту яйцевых оболочек (Иванова-Казас, 1978, с. 86; 1979, с. 49 и др.; 1995, с. 16), а в других, – на удлинении эмбриональной стадии (Иванова-Казас, 1961, с. 250).

[32] Это заключение по формальному принципу не согласуется с гипотезой А. Л. Тахтаджяна (1964) о неотеническом происхождении женского гаметофита (цветка) покрытосеменных, что требует обсуждения. С одной стороны, Тахтаджян понимал неотению широко, как брадигенез (Тахтаджян, 1964, с. 14) и (или) гипоморфоз в узком смысле. В последнем случае автор указывал на обязательность терминальной аббревиации онтогенеза, – важнейший признак неотении, по его мнению (в настоящей работе это трактуется как признак прогенеза). Между тем, эволюция женского гаметофита в его схеме (Тахтаджян, 1964, с. 151 -155, рис. 26) происходила не с терминальной, а с медиальной аббревиацией (то есть с выпадением промежуточных стадий, что больше соответствует модусу акселерации (или его разновидности или механизму – липогенезу Ланга). Это противоречие неоднократно отмечалось в литературе и было достаточно подробно рассмотрено А. П. Хохряковым: «Взгляд на цветок как на эмбрионизированный стробил согласуется с идеей А. Л. Тахтаджяна (1964) о неотеническом происхождении цветка. Однако следует подчеркнуть, что в данном случае идет речь об ускорении развития (акселерации под защитой почечных чешуй и околоцветника) лишь первых стадий развития стробила, но не всего его периода существования, так как уже у многих хвойных и гинкго стробилы созревают в пределах календарного года, а у бореальных кипарисовых, таксодиевых, тиссовых, как и плоды у многих цветковых, – в течение вегетационного периода. Поэтому термин «неотения», подразумевающий гипертрофию первых стадий и как бы отсекание последующих, здесь вряд ли уместен (Doyle, 1978)» (Хохряков, 1981, с. 74).

приходим к выводу, что основным путем эволюции онтогенеза как беспозвоночных (Северцов, 1939; отчасти Захваткин, 1949), так и позвоночных, обеспечившим возможность их ароморфного развития, было видоизменение *взрослых стадий* онтогенеза в связи с приспособлением к новым условиям существования и *эмбрионизация*, ускорение и даже выпадение первых фаз онтогенетического цикла» (Хохряков, 1973, с. 60). Это заключение следует, как минимум, из теоретических представлений о неизбежности изменения взрослых стадий онтогенеза при происхождении крупных таксонов. Тем не менее из этого вовсе не следует, что пролонгация онтогенеза всегда сопровождает эмбрионизацию. По всей видимости, этот процесс может быть факультативен на первых этапах при образовании таксонов небольшого ранга. Так, Ю. С. Бочаровым (Бочаров, 1988, с. 27) и В. В. Исаевой (Исаева, 2014, с. 36) рассмотрены примеры эмбрионизации у видов земноводных, отличающихся прямым развитием от остальных видов того же рода. Например, лягушка с Соломоновых островов *Ceratobatrachus guentheri* (=*Cornufer guentheri* (Boulenger, 1884)) в своем развитии не проходит стадию головастика, в то время как таксономически и географически ближайшие к нему виды того же рода (*C. guppyi, C. hedigeri* и др.), проходящие эту стадию, не имеют заметных отличий во взрослом состоянии.

С р а в н е н и е . Сочетание эмбрионизации с пролонгацией, наблюдающееся во многих примерах эволюции крупных таксонов, свидетельствует о том, что рассматриваемый феномен близок к акселерации и должен быть отнесен к разновидности тахигенеза. От акселерации он отличается низкой широтой по эмбриональной или ювенильно-личиночной стадии, в то время как широта акселерации может составлять весь жизненный цикл. От адультации, другой разновидности тахигенеза, эмбрионизация отличается, в первую очередь, широтой по различным стадиям онтогенеза: у адультации по поздним (адолесцентная и взрослая), у эмбрионизации по ранним. Соответственно, глубина эмбрионизации будет заметно ниже, чем у сравниваемых разновидностей тахигенеза.

1.3.1.1.2. Гиперморфоз de Beer, 1930

= hypermorphosis: de Beer, 1930; 1940; 1958; Gould, 1977; Alberch et al., 1979; McNamara, 1986; Swan, 1988; McKinney, McNamara, 1991; Landman, Geyssant, 1993; Reilly et al., 1997
= гиперморфоз: Шмальгаузен, 1939; 1983
= time hypermorphosis: Shea, 1983; McKinney, 1988
= hypermorphose: Dommergues et al., 1986; Dommergues,1987; Meister, 1988; Bonnot, 1995; Reboulet, 1995
= hypergigantisme: Dommergues et al., 1986

Д и а г н о з . Разновидность геронтоморфоза, при котором у потомка созревание задержано, а скорость дифференцировки сомы остается на анцестральном уровне. Это ведет к удлинению (пролонгации) или растяжению онтогенеза и переразвитию соматических признаков на взрослой стадии. Гиперморфоз часто сопровождается увеличением размеров тела (вплоть до гипергигантизма) или отдельных органов.

П р и о р и т е т н ы е о п р е д е л е н и я . 1. De Beer, 1930, p. 37-38: «Признак, который присутствует или появляется во взрослой стадии предка, может в онтогенезе потомка появляться на той же стадии, которая уже не является взрослой, а новая взрослая стадия относительно задерживается, что приводит к "перешагиванию" предыдущих онтогенезов или *гиперморфозу*»[33]. Вторая часть этого определения почти в точности копируется во второй монографии де Бира (de Beer, 1940, p. 29) как составляющая суть явления[34].

2. De Beer, 1930, p. 77: «Такого дополнительного развития или гиперморфоза можно ожидать в тех случаях, когда скорость развития репродуктивных желез задерживается по сравнению со скоростью развития соматических признаков»[35].

[33] “A character which is present or makes its appearance in the adult stage of an ancestor may in the ontogeny of a descendant appear in the same stage, which is no longer adult, the new adult stage being relatively delayed, resulting in ‘overstepping’ the previous ontogenies or *hypermorphosis*” (De Beer, 1930, pp. 37-38).

[34] “G. In the same stage, which is no longer adult, the new adult stage being relatively delayed, resulting in 'overstepping' the previous ontogenies or hypermorphosts” (de Beer, 1940, p. 29).

[35] “This additional development or hypermorphosis, may then be expected in cases where the rate of development of the reproductive glands is delayed relatively to that of the body characters” (De Beer, 1930, p. 77).

Ключевой таксон: не определен.

Замечания. ***1. О признаках феномена***. Гиперморфоз относится к тем разновидностям межвидовых гетерохроний, которые трактуются весьма однозначно. В монографии С. Гулда (Gould, 1977) встречается не меньше 11 определений, в той или иной степени повторяющих и уточняющих друг друга[36]. Все они находятся в согласии с приоритетными определениями и в таком виде используются в Канонической модели. В большинстве из них (в 8 случаях из 11) указывается на основную причину гиперморфоза – замедление созревания (ретардацию – retarded [delayed] maturation), что является признаком отрицательных гетерохроний. В соответствии с этим, гиперморфоз имеет комплексную природу и не вполне является положительной гетерохронией. Другая особенность гиперморфоза – пролонгация и растяжение онтогенеза (prolongation of ontogeny, prolonged extension of ancestral ontogeny), являющаяся признаком положительных гетерохроний, повторяется уже в 4 определениях. И только в двух определениях гиперморфоза Гулдом указывается на увеличение структурной сложности организации вследствие растянутой дифференцировки (increased complexity of differentiating organs). Также только в двух случаях отмечается сохранение аллометрии в росте сомы, что является причиной переразвития некоторых органов. И в 4 определениях дано указание на необязательное, но важное следствие гиперморфоза – увеличение дефинитивных размеров тела вследствие растяжения периода роста.

По всей видимости концепция гиперморфоза Гулда не предполагает обязательного сочетания всех признаков гиперморфоза в каждом случае его проявления. В первую очередь это относится к увеличению сложности организации и терминальных размеров тела.

2. О гигантизме. Увеличение дефинитивных размеров тела, являющееся следствием гиперморфоза, может привести к гигантизму. Последний нельзя приравнивать к гигантизму классификации Канонической модели, являющемуся разновидностью отрицательных гетерохроний (в данной работе – магнификация, см. ниже). Главное отличие между ними – наличие или отсутствие пролонгации онтогенеза.

---

[36] "Hypermorphosis by retardation of maturation" (Gould, 1977, p. 8).

"I argued previously that this prolongation of ontogeny results from the retardation of maturation" (Gould, 1977, p. 228).

"(iii) Recapitulation by hypermorphosis (retardation of maturation with respect to somatic development). The correlation of size and shape is unchanged from the ancestral condition (Fig. 39C). Ontogeny is simply prolonged because maturation has been delayed. The age marker shows that the selected developmental stage - sexual maturity in this case - occurs at a later age in descendants. The ancestral adult shape is attained at the same size, but the descendant at this size is still a juvenile" (Gould, 1977, p. 256).

"Hypermorphosis by delay in maturation and simple extension of growth" (Gould, 1977, p. 257, fig. 39).

"The first process is hypermorphosis, the extension of ancestral ontogeny" (Gould, 1977, p. 267).

"...the prolonged extension of ancestral ontogeny in size and time—hypermorphosis" (Gould, 1977, p. 269).

"Retarded maturation with no change in rates of size increase or allometry will yield hypermorphosis" (Gould, 1977, p. 290).

"Hypermorphosis – an extension or extrapolation of ancestral allometries. With a delay of maturation, differentiation can proceed beyond its ancestral level into the larger sizes of descendants. The irony of this conclusion is that hypermorphosis is a mechanism of recapitulation - previously adult levels of differentiation are overstepped by descendants and become their juvenile features" (Gould, 1977 – 341).

"Hypermorphosis assumes the dissociation of maturation and somatic differentiation: ancestral rates of differentiation are maintained and delayed maturation permits their extrapolation beyond ancestral conditions" (Gould, 1977, p. 344).

"Hypermorphosis, with extended differentiation and increase in specialized complexity accompanying delayed maturation" (Gould, 1977, p. 345).

"HYPERMORPHOSIS. The phyletic extension of ontogeny beyond its ancestral termination (usually to larger body sizes and increased complexity of differentiating organs) - producing recapitulation as a result because ancestral adult stages are now intermediate stages of a lengthened descendant ontogeny" (Gould, 1977, p. 482).

Гигантизм, обусловленный магнификацией, не сопровождается пролонгацией, в отличие от гигантизма при гиперморфозе. В последнем случае такой гигантизм французскими специалистами было предложено именовать гипергигантизмом (Dommergues et al., 1986).

1.3.1.1.3. **Минификация** (Gould, 1977) emend. herein

= proportioned dwarfism (part.): Gould, 1977; Alberch et al., 1979
= rate hypomorphosis: Shea, 1983; McKinney, 1988
= dwarfism: McNamara, 1986; McKinney, McNamara, 1991
= nanisme accéléré: Dommergues et al., 1986; Dommergues,1987
= nanisme proportionné: Mignot, 1992
= nanisme: Bonnot, 1995
= miniaturisation (part.): Mignot, 1992

Диагноз. Геронтоморфоз, при котором наступление и завершение терминальной (геронтической) стадии у потомка происходит при меньших, по сравнению с предком, дефинитивных размерах, без недоразвития (аббревиации, афанизии или сохранения ювенильных или личиночных признаков на взрослой стадии онтогенеза). Минификация – комплексная гетерохрония, обусловленная индивидуальным ускорением развития и роста, и сопровождающаяся положительным изоморфозом (см. изоморфоз). Межвидовой аналог тахигеронтии. Альтернативный феномен: магнификация.

Приоритетные определения. 1. Gould, 1977, p. 257: «*Пропорциональная карликовость* за счет более медленного роста с постоянной скоростью развития.… Пропорциональный гигантизм обусловлен более быстрым ростом»[37].

2. Gould, 1977, p. 436: «*Пропорциональная карликовость* не является гетерохронией в строгом смысле, но она разделяет с гетерохронией общий механизм диссоциации между ростом и развитием. Карликовость, вероятно, была чрезвычайно быстрой как немедленная адаптация к радикально иной экологии малонаселенного острова»[38].

В определениях С. Гулда прямо не показано, что карликовость относится к межвидовым гетерохрониям, тем не менее, это следует из большинства приводимых примеров в его работе. При описании пропорциональной карликовости и гигантизма он нередко использует выражение "phyletic size" (Gould, 1977, p. 252). Прямое указание на филогенетическую природу карликовости и гигантизма содержится в определениях Макнамары:

3. McNamara, 1986, p. 11: «Взрослый потомок меньше, чем предок – *карликовость*. Взрослый потомок больше, чем взрослый предок – гигантизм»[39].

4. McKinney, McNamara, 1991, p. 385: «*Карликовость*: эволюционное уменьшение размера без изменения формы; карликовый потомок по пропорциям не отличается от предка (изометричен); обратное явление – гигантизм. И карликовость, и гигантизм, вероятно, встречаются редко, поскольку значительное изменение размера требует аллометрического (непропорционального) масштабирования частей тела»[40].

Ключевой таксон: не определен.

Замечания. ***1. О названии феномена***. Популярное в специальной литературе использование для обозначения рассматриваемого феномена названий карликовость, дварфизм (dwarfism) и нанизм (nanisme), обладаю-

[37] "Proportioned *dwarfism* by slower growth with constant rate of development. … Proportioned giantism by more rapid growth" (Gould, 1977, p. 257).

[38] "Proportioned *dwarfism* is not heterochrony in the strict sense, but it shares with heterochrony the common mechanism of dissociation between growth and development. *Dwarfism* must have been extremely rapid as an immediate adaptation to the radically different ecology of an uncrowded island" (Gould, 1977, p. 436).

[39] "Descendant adult smaller than ancestral adult – *Dwarfism*. Descendant adult larger than ancestral adult – Giantism" (McNamara, 1986, p. 11).

[40] "*Dwarfism*: Evolutionary size decrease with no change in shape; the smaller descendant is the same in all proportions (isometric); opposite is giantism. Both dwarfism and giantism are probably rare, as significant size change requires allometric (disproportional) scaling of body parts" (McKinney, McNamara, 1991, p. 385).

щих примерно одинаковым смысловым значением, представляется весьма неудачным по разным причинам. Во-первых, под карликовостью в широком смысле чаще всего понимается *необычайно* малый размер тела (“Dwarfism.” Merriam-Webster). Это не соответствует наблюдающемуся у организмов широкому диапазону уменьшения размеров тела, от небольших до экстремально уменьшенных. Поэтому карликовость может рассматриваться как частный случай общего уменьшения размеров.

Во-вторых, к карликам в узком смысле, как правило, имеют отношение *внутривидовые* или *внутрипопуляционные* вариации организмов с наименьшими размерами тела. В первую очередь это относится к вариантам изменчивости человеческого вида, среди которых еще задолго до появления естественных наук выделялись собственно карлики как аномальные размерные уклонения, и лишь впоследствии, при развитии медицины и биологии, это понятие было перенесено на аналогичные примеры у других таксонов. В этой связи человек может рассматриваться как приоритетный таксон понятия собственно карликовости.

Природа аномальных форм роста человека разными авторами понимается поразному: как простые варианты изменчивости дефинитивных размеров, занимающих маргинальную часть кривой распределения (Wallace, 1911, **рис. 7**; Хрисанфова, Перевозчиков, 1991, табл. 9), или как размерные вариации, обусловленные патологией (Хрисанфова, Перевозчиков, 1991[41], Зарубина и др., 1979[42]), – гормональной, церебральной, генетической, например, в хрестоматийном примере карликовости как следствии ахондроплазии (Jurmain et al., 2017). В этой связи употребление названия "карликовость" для межвидовых гетерохроний некорректно и может привести к путанице.

В-третьих, название «карликовость» часто применяется в отношении феноменов, характеризующих педоморфоз, то есть к совсем другой категории явлений, чем пропорциональная карликовость Гулда. В литературе такие примеры принято относить к прогенетической карликовости. Последнее явление обусловлено преждевременным созреванием и аббревиацией поздних стадий онтогенеза, поэтому морфотип взрослых особей прогенетических карликов (progenetic dwarfs, по: Gould, 1977, p. 330) может содержать значительную примесь ювенильных или личиночных признаков или вообще не достигать взрослой морфологии (Dommergues et al., 1986, p. 345). Соотношение ювенильных и взрослых признаков на дефинитивной стадии онтогенеза, по мнению Гулда, кардинально отличает прогенетических карликов от пропорциональных, у которых может присутствовать лишь незначительная примесь ювенильных особенностей (показано им на примере островных карликов плейстоцена, таких как карликовый слон и гиппопотам).

Объединение столь разнородных явлений под одним и тем же названием не может не приводить к путанице, поскольку рассматриваемый прогенетический феномен также обозначается как карликовость (в целом или ее разновидность) при изучении многих таксонов. Прогенетические карлики, обозначенные в публикациях как таковые (progenetic dwarfs), зафиксированы у ракообразных (Gould, 1977), аммонитов (Kennedy, Cobban, 1990; Mignot, 1992; Wright et al., 1996; Kennedy et al., 2001; Yacobucci, 2015), двустворчатых моллюсков (Haga, Kase, 2013), рыб (Rüber, Britz, 2019), рептилий, включая архозавроморф (Milner, 1985; Chatterjee, 2015) и динозавров (Benton et al., 2006; Benton et al., 2010; Apostolaki, 2018), млекопитающих (Masters et al., 2014), покрытосеменных (Lord, 1982; Guerrant, 1988).

---

[41] «Нанизм – карликовый рост, который может иметь разную этиологию (гипофизарный, тиреогенный, церебральный и др.)» (Хрисанфова, Перевозчиков, 1991, с. 311).

[42] «Карликовость (син.: *нанизм, наносомия, микросомия*) — патологическое состояние, выражающееся отставанием в росте по сравнению со средней нормой для возраста, соответствующего пола, популяции, расы. К. следует отличать от семейной (конституциональной) низкорослости, а также от функциональной задержки роста у практически здоровых детей, к-рую следует рассматривать как вариант физиологического развития. Принято считать карликовым рост ниже 130 см у взрослых мужчин, ниже 120 см – у женщин» (Зарубина и др., 1979).

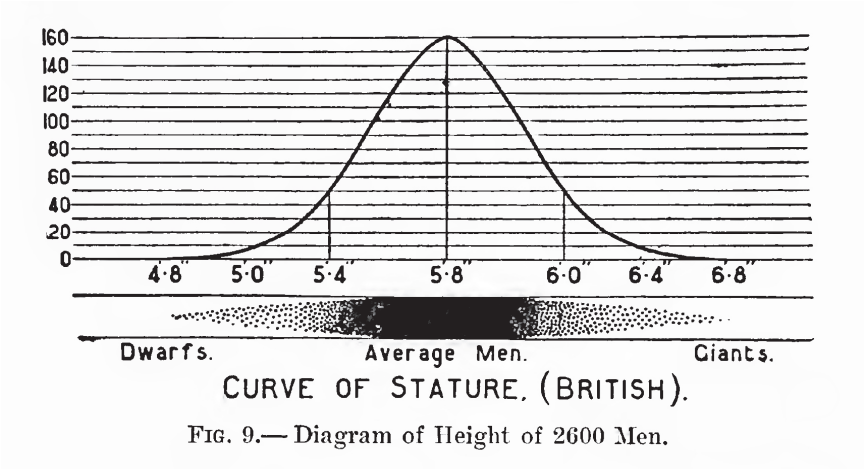


Fig. 9.— Diagram of Height of 2600 Men.

Рис. 7. Рисунок из работы А. Уоллеса (Wallace, 1911, p. 116, fig. 9), на котором показана кривая распределения людей по дефинитивному росту (высоте) и обозначены маргинальные размерные классы (карлики и гиганты).

Figure 7. Figure from A. Wallace paper (Wallace, 1911, p. 116, fig. 9), showing the curve of distribution of people by definite height and indicating marginal size classes (dwarfs and giants).

Двусмысленность названия «карликовость» привела к необходимости найти замену в обозначении всех ее разновидностей. Первые варианты замены принадлежат французским аммонитологам (Dommergues et al., 1986). Для одной разновидности, соответствующей пропорциональной карликовости, ими предложен ускоренный прогенез (progenèses accélérées), представляющий комплексную гетерохронию, результатом которой является проявленное в филогенезе уменьшение дефинитивных размеров за счет ускорения развития. Для прогенетической карликовости теми же авторами было рекомендовано несколько наименований с примерно одинаковым значением: ложнокарликовость (pseudo-nanisme), миниатюризация и сверхкарликовость (hypernanisme). Другие авторы, также являющиеся аммонитологами (Bert et al., 2018), эти названия рассматривают как синонимы, характеризующие одно и то же явление (accelerated progenesis = pseudodwarfism: Bert et al., 2018, p. 181).

Миниатюризация первоначально была описана Дж. Ханкеном (Hanken, 1983) как явление экстремального уменьшения размера (“extreme size reduction, or miniaturization”) у саламандр рода *Thorius*, при котором происходит недоразвитие скелета, значительное и непропорциональное изменение формы и относительного размера органов в отличие от более крупных саламандр, относящихся к родам *Pseudoeurycea, Chiropterotriton* и *Plethodon*. Эти изменения, по мнению Ханкена, «...указывают на педоморфоз как на преобладающий механизм, ответственный за эволюцию уменьшения размера у *Thorius* от более крупных предков плетодонтид»[43] (Hanken, 1984, p. 55). Детальное исследование анатомии миниатюрных саламандр показало, что кроме изменения обычных признаков в их морфологии присутствуют и уникальные новообразования, неизвестные у других родов (Hanken, 1985), что ставит миниатюризацию особняком относительно других видов карликовости. Тем не менее, констатируемое Ханкеном (Hanken, Wake, 1993) усечение онтогенеза («truncation of ancestral ontogenetic trajectories») миниатюрными таксонами указывает на прогенез как один из основных механизмов их образования.

Миниатюризация как результат педоморфоза после работ Ханкена была описана во многих таксонах (с указанием на прогенез или его свойства): у рыб (Weitzman, Vari, 1988; Rüber, Britz, 2019); брахиопод (Laurin, Garcia-Joral, 1990); иглокожих (Mooi, 1990); аммонитов (Mignot, 1992; Neige et al., 1997b); трилобитов (Hunda, Hughes, 2007). Тем не менее, существует и другая (не прогенетическая) трактовка природы миниатюризации: как результата неотении (Chen, Chao, 1997), сочетания прогенеза и пропорциональной карликовости, а в отдельном случае только последней (Mignot, 1992) или самостоятельного процесса, не сводимому только к гетерохрониям и приводящему к появлению эволюционной новизны (Gąsiorowski et al., 2019). Это свидетельствует о том, что

[43] “These features implicate paedomorphosis as a predominant mechanism responsible for the evolution of decreased size in *Thorius* from larger plethodontid ancestors” (Hanken, 1984, p. 55).

название «миниатюризация» не совсем состоялось как термин, обозначающий общепринято понимаемое явление. Оно с равным успехом может рассматриваться как синоним прогенетической карликовости, как особый тип эволюции мелкоразмерных таксонов, или как термин свободного пользования для обозначения любых типов карликовости. Такими же недостатками обладают различные вариации понятия карликовости (включая дварфизм, нанизм) как в отношении прогенеза, так и пропорциональности.

И миниатюризацию и карликовость более уместно использовать как термины свободного пользования для обозначения не просто процессов филетического уменьшения размеров, а появления наиболее мелких организмов независимо от разнообразия участвующих в этом гетерохроний. По этой причине в данной работе вместо названий "пропорциональная карликовость" или просто "карликовость" используется название *минификация* (от *лат*., minus – менее, меньше), обозначающая процессы филогенетического уменьшения размеров, не связанные с прогенезом и не отвечающие условию пропорциональности.

2. О природе феномена. Автор термина С. Гулд не рассматривал гигантизм и карликовость как гетерохронии, но уже в работе Алберч с соавторами (Alberch et al., 1979) они внесены в перечень гетерохронных процессов. У других специалистов (Dommergues et al., 1986; McNamara, 1986; McKinney, McNamara, 1991) эти процессы также отнесены к гетерохрониям, но в категорию частных случаев, рассматриваемых отдельно от остальных, "классических" гетерохроний.

Изменения дефинитивных размеров можно объяснить различными причинами: изменениями темпов роста, времени развития и начальных размеров (Шмальгаузен, 1935а), а также изменением скорости дифференцировки отдельных органов или модулей, как соматических, так и репродуктивных (Шмальгаузен, 1935б, Балинский, 1935). Ускорение развития репродуктивных органов, приводящее к более быстрому созреванию, сопровождается компенсационным снижением скорости роста сомы, то есть всего тела. Принцип компенсации или антагонизма между дифференцировкой и ростом, впервые сформулированный, по всей видимости, Г. Спенсером (Spencer, 1867, p. 419-439), относится не только к репродуктивным, но и к любым соматическим образованиям. При этом компенсационные процессы могут быть весьма сложны и неодинаковы для различных форм дифференцировки (Полежаев, 1944; Мина, Клевезаль; 1976). Вследствие этих причин изменения финальных размеров в филогенезе определяются не только темпами роста, но и комплексным сочетанием других гетерохроний по разным признакам – прогенеза, ретардации, акселерации, гиперморфоза и др. Из-за этого одновременно с изменением конечных размеров, меняется и положение старта онтогенетической стадий, в том числе и взрослой.

На этом основании авторами Канонической модели предлагается отличать настоящих карликов и гигантов (чьи размеры определяются только темпами роста) от тех, чьи терминальные размеры обусловлены гетерохрониями (Dommergues et al., 1986, p. 339). Эта точка зрения представляется ошибочной, поскольку гетерохронии всегда в той или иной мере участвуют в изменении дефинитивных размеров. Поэтому карликовость и гигантизм (=минификацию и магнификацию) корректнее относить к гетерохрониям комплексного типа.

3. О критерии пропорциональности. В приоритетных определениях не указаны все особенности "истинной" карликовости, но в большинстве случаев карликовость и гигантизм понимаются как проявленное в филогенезе изменение размеров *с сохранением формы и пропорций* по любым соматическим признакам: «В ситуации, когда организм породил потомка, который был больше максимального взрослого размера, но по форме напоминал (т. е. был изометричен) предка, это будет называться гигантизмом в гетерохронной терминологии. Это означает, что размер был полностью отделен от изменений формы. И наоборот, уменьшение размера будет называться карликовостью...»[44]

[44] "Given the situation where an organism gave rise to a descendant that was larger in maximum adult size, but in shape resembled (i.e ., was isometric to) the ancestor, this would be termed *giantism* in heterochronic terminology. This implies that size has been decoupled completely from shape changes. Conversely, a size reduction would be termed *dwarfism*…" (McKinney, McNamara, 1991, p. 254).

(McKinney, McNamara, 1991, p. 254). Изначально эти процессы обозначались с дополнительным словом “proportioned”. Между тем как неоднократно отмечалось в литературе тезис о пропорциональном изменении формы в филогенезе – это абстракция, которая в реальности никогда полноценно не соблюдается, поскольку «Концептуально это имеет смысл, но на самом деле как размер тела, так и форма тела обычно "ускоряются" вместе, и различие становится запутанным»[45] (McKinney, McNamara, 1991, p. 21).

Даже при внутривидовой изменчивости размера в рамках тахигеронтии и брадигеронтии (см. ниже) сочетание конечных размеров тела и пропорций может быть любым. Это было показано на многочисленных примерах уже Дж. Хаксли при изучении относительного роста (Huxley, 1932). Для обозначения диспропорциональных изменений в развитии им было использовано понятие гетерогоничный рост (=аллометрический в более поздней работе: Huxley, Tessier, 1936), характеризующее процесс, при котором орган (также называемый гетерогоничным) растет со скоростью, отличной от скорости роста линейных размеров тела (Huxley, Tessier, 1936, p. 8). Автор привел мало примеров обратного явления, – изогонического роста, большинство из которых (если не все) относятся не ко всей продолжительности онтогенеза, а лишь к его фрагментам. Наоборот, гетерогоничный рост проявляется на большей части онтогенеза. Самые выразительные иллюстрации гетерогоничного роста относятся к таксонам со сложной внешней морфологией, для которой присущи разного рода выступающие органы (рога у оленей или жуков). На примере марала (*Cervus elaphus*) Хаксли показал возможность начальных стадий видообразования при географической и экологической изоляции, при которых образуются популяции карликов и гигантов, существенно отличающихся соотношением размеров тела и рогов (Huxley, Tessier, 1936, p. 205-207).

При внутрипопуляционной изменчивости дефинитивных размеров тела также преобладают случаи гетерогонического роста, причем некоторые общепринятые примеры изогонического роста при более тщательном исследовании следует относить к гетерогоническому. Так, редко встречающиеся в человеческих популяциях ателиотические карлики, часто называемые нормальными из-за сохранения "правильных" пропорций тела, все же имеют признаки недоразвития (относительное отставание на 7-8 лет), как в отношении генеративных, так и соматических органов (Gilby et al., 1971). То же самое относится и к так называемым "карликам с пропорциональным телосложением", среди которых выделяют несколько разновидностей нанизма, которые в той или иной мере рассматриваются как патологии (Зарубина и др., 1979): гипофизарный, тиреогенный, надпочечниковый и инфантильный.

При филетическом изменении размеров и детальном сравнении близкородственных видов, относящихся к одному роду или семейству, но отличающихся по размерам, вероятность найти у них единообразие пропорций сводится к нулю. Согласно Б. Реншу (Rensch, 1948) эволюционные изменения размеров тела часто вызывают сопутствующие гистологические преобразования. Это приводит к формированию новых структур, и, как следствие, к изменению пропорций. Еще более радикально это происходит при экстремальном уменьшении или увеличении размеров. Так, у видов животных критически мелкого размера некоторые органы либо исчезают, либо редуцированы до минимальных пределов. В этом случае изменения конструкции и функции, компенсирующие структурные недостатки минимального размера, просто неизбежны.

Крайняя редкость сохранения пропорций при филетических изменениях размеров (которая может вообще не наблюдаться при детальных исследованиях) хорошо известна специалистам, поэтому сам С. Гулд, выделивший феномены пропорционального гигантизма и каликовости, впоследствии старался их не включать в перечень гетерохроний, аргументируя это решение их редкой встречаемостью: «Наилучшая гетерохронная схема, которую мы сейчас имеем, – это схема Alberch et al. (1979), которая разграничивает шесть основных видов гетерохроний (я опускаю пропорциональный гигантизм и карликовость, которые встречаются редко, потому что организмы почти всегда

[45] “Conceptually, this makes sense but in reality both body size and body shape are usually "accelerated" together and the distinction becomes confusing” (McKinney, McNamara, 1991, p. 21).

меняют пропорции из-за различных потребностей в изменении размера)»[46] (Gould, 1988, p. 21).

С учетом вышерассмотренных примеров и заключений требование пропорциональности изменений формы при определении карликовости (=минификации в данной работе) и гигантизма (=магнификации) следует исключить из определения. Вместо него уместно в качестве определяющего критерия использовать принцип Гулда, касающийся соотношения взрослых и ювенильных признаков у организмов меньших размеров. В соответствии с ним *минификацией следует считать филетический процесс формирования мелкоразмерных потомков, у которых на взрослой стадии онтогенеза не присутствуют ювенильные признаки или их доля крайне незначительна*. Соответственно, прогенетическая карликовость, не являющаяся минификацией, характеризуется образованием карликов, у которых в дефинитивном состоянии присутствуют ювенильные или личиночные признаки.

Такой подход позволяет выделять не только крайне редкие случаи филетического уменьшения дефинитивных размеров, втиснутые в прокрустово ложе требования пропорциональности, но и множество других примеров размерных изменений, не связанных с прогенезом.

1.3.1.2. ПЕДОМОРФОЗ Garstang, 1922 emend. de Beer, 1930

= paedomorphosis: Garstang, 1922; 1928a; de Beer, 1930; 1940; 1958; Alberch et al.,1979; Shea, 1983; McNamara, 1986; McKinney et al., 1988; Swan, 1988; McKinney, McNamara, 1991; Reilly et al., 1997

= педогенез: Иванов, 1969

= paedomorphose: Dommergues et al., 1986; Reboulet, 1995

Диагноз. Отрицательная межвидовая гетерохрония максимально широкого ранга. Альтернативный феномен: геронтоморфоз.

Приоритетные определения. 1. Garstang, 1922, p. 100: «В других статьях я предлагаю разобраться с происхождением и значением личиночных форм, а также обратить внимание на некоторые дальнейшие примеры влияния личиночных признаков на взрослый организм, к которым я применяю термин "*педоморфоз*"»[47].

2. Garstang, 1928a, p. 62: «Признаки… могут распространяться… в направлении к взрослой особи от зародыша и личинки (*педоморфоз*)»[48].

Первый ревизующий Г. де Бир дает несколько определений педоморфоза, в которых уточняет его особенности: 1. «Образование филогенетических изменений у взрослого потомка, благодаря появлению признаков, которые были ювенильными (ценогенетическими) у предка, посредством девиации и неотении, можно назвать *педоморфозом*»[49](de Beer, 1940, p. 80). 2. «Случаи B и C, которые производят филогенетические эффекты путем введения ювенильных признаков в линию взрослых организмов, могут быть объединены под термином педоморфоз»[50]. (de Beer, 1940, p. 29).

Разновидности. 2 разновидности широкого ранга – брадигенез, гипоморфоз,

[46] "The best heterochronic scheme we now have is that of Alberch et al. (1979), which delimits six major kinds of heterochrony (I omit proportional giantism and dwarfism, which are rare because organisms almost always change proportions due to the differential needs of size change)» (Gould, 1988, p. 21).

[47] "In other articles I propose to deal with the origin and significance of larval forms, and to draw attention to some further examples of the influence of larval characters upon adult organisntion, to which I apply the term '*Paedomorphosis*' " (Garstang, 1922, p. 100).

[48] "Characters…may extend…forwards to the adult from the embryo and the larva (*paedomorphosis*)" (Garstang, 1928a, p. 62).

[49] "The production of phylogenetic change by the introduction into the adult descendant of characters which were youthful (caenogenetic) in the ancestor, by means of deviation and neoteny, may be termed *paedomorphosis*" (de Beer, 1940, p. 80).

[50] "Cases B and C, which produce phylogenetic effects by introducing youthful characters into the line of adults, may be combined under the term *paedomorphosis*" (de Beer, 1940, p. 29).

и 6 разновидностей узкого ранга – ретардация, неравная ретардация, фетализация, филетическая неотения, прогенез и магнификация.

З а м е ч а н и я . ***1. О трактовках понятия***. Первоначально, по авторскому определению Гарстанга, педоморфоз определялся как распространение личиночных признаков предка на взрослую организацию потомка, то есть как отрицательная межвидовая гетерохрония узкого ранга. В этом смысле он формально совпадает с приоритетным определением филетической неотении. Более широкое толкование педоморфоза дал де Бир, согласно которому педоморфоз – это задержка развития, при которой признаками взрослой стадии потомка становятся признаки стадий молодости или юности (ювенильная и адолесцентная), то есть всех стадий, предшествующих взрослой стадии. В таком широком смысле педоморфоз понимается большинством специалистов.

Другой трактовки педоморфоза придерживался А. Н. Иванов (1969). Он рассматривал этот вид гетерохроний как термин общего порядка, объединявший различные виды индивидуальных задержек развития. Вследствие этого понятие потеряло филогенетическое звучание. Для межвидовых гетерохроний или «такого пути эволюции, при котором тем или иным способом стадия онтогенеза предка превращается в дефинитивную стадию потомка» (Иванов, 1969, с. 32) он предложил название педогенез. При этом Иванов указал, что использует понимание педогенеза по Бэру, автору этого понятия. Такая трактовка термина представляется ошибочной, поскольку, согласно К. Э. Бэру педогенез – это «бесполое размножение в ранних стадиях развития» (Бэр, 1866, с. 64), т. е. весьма специфичная разновидность бесполого размножения, альтернативная партеногенезу, а вовсе не гетерохрония. Приоритетное определение педогенеза ясно отражает суть явления и совершенно исключает двусмысленные трактовки. Между тем уже де Бир (de Beer, 1930, p. 37, 57; 1940, p. 29) рассматривал педогенез как разновидность педоморфоза, близкую или эквивалентную неотении («категория С – относительная задержка развития структур тела по сравнению с репродуктивными органами, что приводит к педогенезу и неотении»)[51], что также представляется ошибкой. По С. Дж. Гулду, педогенез де Бира, но не Бэра, соответствует понятию прогенеза (Gould, 1977, p. 227). Так же Гулд отмечает, что термин педогенез до сих пор активно применяется энтомологами в приоритетном понимании, что исключает его использование в другом значении.

2. О сходстве и различии педоморфоза и протерогенеза. Педоморфоз во многих отношениях близок понятию протерогенеза Шиндевольфа. Тем не менее вряд ли эти понятия можно считать явными синонимами. Согласно авторской трактовке протерогенеза «...суть протерогенеза заключается в том, что как раз наоборот, в начале нового направления развития вновь возникающая особенность будет заимствована из молодых оборотов и затем встроена из них в зрелый организм потомка»[52] (Schindewolf, 1926, p. 337). Более емко эту мысль изложил Суиннертон : «распространение новых признаков от ранних к поздним стадиям развития»[53] (Swinnerton, 1938, p. 78). Согласно этим определениям, протерогенез – это не гетерохрония, а способ эволюции, при котором новый признак, появляющийся в середине онтогенеза у какого-то вида, в дальнейшем у его потомков распространяется на поздние стадии онтогенеза путем замедления развития (педоморфоза). Ключевое отличие здесь состоит в онтогенетическом смещении эволюционной новизны, а *не любых* признаков, то есть сочетание различных видов педоморфоза (например, брадигенеза) с различными модусами филонтогенеза, например с девиациями (или архаллаксисами) Северцова. Синонимом протерогенеза является понятие центробежной

[51] "C. In the adult, by a relative retardation of the development of the bodily structures as compared with the reproductive organs, resulting in paedogenesis and neoteny" (de Beer, 1940, p. 29).

[52] "Demgegenüber besteht das Wesen der Proterogenesis darin, daß gerade umgekehrt am Beginn einer neuen Entwicklungsrichtung das neu entstehende Merkmal von den Jugendwindungen antecipiert und zunächst durch diese dem übernommenen Organismus einverleibt wird" (Schindewolf, 1926, S. 337).

[53] "...the extension of new characters from early to late stages of development" (Swinnerton, 1938, p. 78).

эволюции (d'évolution centrifuge), предложенное Г. Тинтаном (Tintant, 1963).

Явление протерогенеза впервые описано при изучении аммонитов и впоследствии оно было подтверждено на многочисленных примерах из той же палеонтологической группы. Поэтому его использование весьма популярно в основном у специалистов-аммонитологов (Arkell et al., 1957; Tintant, 1963; Kennedy, 1977; Dommergues et al., 1986; Marchand, Dommergues, 1988 и др.). Во многом это обусловлено тем, что появление инноваций в середине морфогенеза и их дальнейшее смещение в филогенезе удается фиксировать с большей точностью именно у аммонитов, чем у других таксонов. Этот феномен следует признать самостоятельным, поскольку он имеет практическое значение при анализе морфогенеза, по крайней мере, у аммонитов. Поэтому трудно согласиться с отрицанием протерогенеза как явления, тем более что его критика (Руженцев, 1940; Ежиков, 1940) чаще касается метафизических (в том числе идеалистических) трактовок феномена, которые следует отделять от приоритетных определений, основанных на эмпирических наблюдениях.

1.3.1.2.1. БРАДИГЕНЕЗ (Pavlow, 1901) emend. Grabau, 1910

= l'accélération phylogénique: Pavlow, 1901
= précession les caractéres: Pavlow, 1901
= cunctative palingenesis: Buckman, 1909; 1910; 1911; 1912; 1913; 1920; 1926
= bradygenesis: Grabau, 1910; George, 1933
= bradypalingenesis: Buckman, 1920
= филогенетическое ускорение (частично): Берг, 1922, 1977
= предварение признаков (частично): Берг, 1922, 1977
= брадигенез: Соболев, 1924; Руженцев, 1940, 1960; Богословский, 1969
= bradygenie: Schmidt, 1925; 1926
= брадигения: Иванов, 1945а,б; 1969; 1976
= неотения (частично): Тахтаджян, 1964, 1970
= филогенетическое нарастание: Павлов, 1965
= прецессия отличительных черт: Павлов, 1965

Диагноз. Педоморфоз широкого ранга, обусловленный замедлением развития. Альтернативный феномен: тахигенез.

Приоритетные определения:

1. Pavlow, 1901, p. 62-63: «Напротив, молодые обороты в большем количестве изученных мною случаев представляют собой признаки более поздних форм, другими словами, они не указывают на признаки предков, а предсказывают признаки потомства...Частое повторение этого явления в разных группах аммонитов показывает всю ценность подобного изучения и преимущества, которые оно могло бы дать для определения филогении форм. Мы назовем это явление *филогенетической акселерацией* или *прецессией отличительных черт*»[54].

2. Buckman, 1909, p. 7c: «Задержка гониатитовой формы до появления аурикулоида является случаем чрезмерной пролонгации или сохранения личиночных признаков: это *задержанный* палингенез»[55].

3. При выделении нового понятия А. У. Грабау не дал четкого определения, указав только, что брадигенез есть обозначение закона ретардации Копа[56]. Впоследствии Т. Н. Георг дал более развернутое определение, указав в нескольких местах текста на свойство этой гетерохронии как общей категории отрицательных гетерохроний, включающей отдельные разновидности: «это частный случай более общей гетерохронии» (George, 1933, p. 123), «…брадигенез… является аналогом тахигенеза и возникает в онтогенезе как задержка развития

[54] "Tout au contraire les jennes tours dans un grand nombre de cas que j'ai étudiés, présentent les caractéres de formes plus récentes, en d'autres termes ils nindiquent pas les caractéres des aîeux, mais prédisent les caractéres de la postérité... La répétition fréquente de ce phénomène dans des différents groupes d'ammonites atteste de quelle valeur en est l'étude et quels services importants on peut espérer en retirer, pour la définition de la phylogénie des formes. Nous allons appeler ce phénomène *l'accélération phylogénique* ou *précession les caractéres* » (Pavlow, 1901, p. 62-63).

[55] "The retention of the goniatitic form until the advent of the auriculoid is a case of undue prolongation or retention of larval characters: it is *cunctative palingenesis*" (Buckman, 1909, p. 7c).

[56] "...the complementary law of retardation or *bradygenesis*" (Grabau, 1910, p. 297).

биологического признака или стадии в направлении к более поздним стадиям в течение филогенеза..» «…брадигенез (включая неотению и узко определяемую девиацию)»[57] (George, 1933, p. 132).

Р а з н о в и д н о с т и – ретардация, неравная ретардация, фетализация и дезэмбрионизация.

З а м е ч а н и я . Данный феномен был выделен независимо три раза под разными названиями. Первое его описание содержится на французском языке в работе русского палеонтолога и стратиграфа А. П. Павлова (Pavlow, 1901; Павлов, 1965) одновременно под двумя новыми названиями: филогенетическая акселерация и прецессия отличительных черт (от *praecessio* лат. – предварение). Примеры этого явления достаточно обстоятельно продемонстрированы в трех "генерациях" (филолиниях) аммонитов, у белемнитов, гастропод и лошадей.

Вторично на основе изучения юрских аммонитов то же явление был описано С. С. Бакменом с новым названием, в котором присутствует указание на палингенез. Поскольку палингенез традиционно рассматривается как явление, связанное с акселерацией, то использование его для обозначений отрицательных гетерохроний представляет ошибочную процедуру.

В третий раз феномен был назван брадигенезом в работе Грабау. Это название получило широкое распространение в литературе, в то время как предложенные Павловым термины остались незамеченными. Поскольку Павлов выделил два названия одновременно, одно из которых является омонимом и, одновременно, антонимом акселерации, – разновидности тахигенеза, то выбор из них приоритетного названия представляется сомнительным решением. В связи с этим авторство понятия предлагается оставить за Павловым, но с сохранением названия Грабау.

Младшим синонимом понятия брадигенеза является термин брадигения, выделенный Х. Шмитдтом под названием “bradygen” (Schmidt, 1926, S. 204). Автор не дал ему должного определения, но указал, что это филогенетический аналог брадиморфии. Вероятно, данное понятие автор выделил независимо от Грабау, поскольку в статье не ссылается на его работу. Детальное определение брадигении впервые было дано А. Н. Ивановым в нескольких работах (Иванов, 1945а,б; 1969; 1975). В каждой из них формулировка уточнялась, благодаря чему признаки этой гетерохронии были описаны наиболее детально по сравнению с предшествовавшими авторами: «*Брадигения* есть особый филонтогенез. Это замедление развития, приводящее к тому, что потомок сохраняет во взрослом или вообще в более позднем, чем у предка возрасте некоторую онтогенетическую стадию (органа, организма) предка. В крайнем своем выражении брадигения вызывает прекращение преходящей в онтогенезе предка стадии в признак взрослого организма». «…в случае *брадигении* может и не быть смещения во времени закладки органа (более поздней закладки), так как более поздняя стадия развития органа может вовсе не достигаться вследствие более длительного удерживания вплоть до взрослого состояния предшествующей стадии» (Иванов, 1945а, с. 22); «*Брадигенией* мы, следовательно, называем замедление развития, приобретающее филогенетическое значение» (Иванов, 1945а, с. 28); «брадигения есть сохранение потомком онтогенетической стадии предка в более позднем возрасте, а в крайнем выражении – сохранение преходящей онтогенетической стадии предка во взрослом состоянии» (Иванов, 1945б, с. 6); «*Брадигения* – замедленное развитие целого комплекса признаков…которое не сказывается на темпе роста» (Иванов, 1969, с. 32). В определении брадигении Ивановым мы видим основные свойства брадигенеза, указанные в приоритетных определениях, но при этом даны и более детальные характеристики. Среди них особое значение имеют признаки, указывающие на ее широту. В частности, брадигения может приводить к аббревиации или нет. Это означает, что данная гетерохрония относится к общей

[57] “It is a particular instance of the more general heterochrony» (George, 1933, p. 123), «…*bradygenesis*…is the counterpart of tachygenesis, and occurs in ontogeny as a retardation of a biocharacter or a stage to progressively later stages as phylogeny proceeds..”, “…*bradygenesis* (including neoteny and a narrowly defined deviation)” (George, 1933, p. 132).

категории и может включать в себя отдельные разновидности.

1.3.1.2.1.1. Ретардация Cope, 1868 emend. Haeckel, 1874

= retardation: Cope, 1868; 1887; Smith, 1897; 1898; 1900a,b; 1914; Bonnot, 1995

= ontogenetische Retardation: Haeckel, 1874, 1877a,b

= ретардация: Северцов, 1899 (1949); 1908 (1950); 1921; 1931 (1945); 1939; Соболев, 1924

= ретардація: Соболев, 1914

= neoteny (part.): Gould, 1977; Alberch et al., 1979; McNamara, 1986; Swan, 1988; McKinney, McNamara, 1991; Landman, Geyssant, 1993; Stephen et al., 2002 и др.

= nèotènie (part.): Dommergues et al.,1986; Dommergues,1987; Meister, 1988; Reboulet, 1995

= deceleration: Reilly et al., 1997

Диагноз. Разновидность брадигенеза большой широты и любой глубины, обусловленная замедлением развития комплекса признаков и сопровождающаяся аббревиацией. Альтернативный феномен: акселерация.

Приоритетные определения. Название «ретардация» впервые было употреблено Э. Д. Копом в работе, посвященной происхождению родов и родовых признаков, во фразе, в которой присутствует упоминание «закона акселерации и ретардации» (Cope, 1868). Ясной характеристики или какого-либо определения ретардации дано не было, поэтому суть явления нужно понимать в контексте того, что ретардация рассматривается как противоположность акселерации. В той же работе Коп дал лишь определение акселерации, цитируя Хайатта (см. выше). В приводимых примерах ретардации (в основном у земноводных, в том числе батрахий и амбистомы) суть явления раскрывается в указании на замедление скорости развития отдельных органов, в результате чего их закладка смещается на более поздние стадии онтогенеза.

Подробнее сущность ретардации раскрыта Копом в более поздней работе (Cope, 1887), где дается характеристика закона акселерации и ретардации и указывается, что этот закон лучше всего выражает способ эволюционных преобразований: «Если бы предки были представлены полноценно взрослыми особями, то потомков, не достигших этой полноценности, можно было бы назвать отсталыми (*retarded*) в своем развитии. Наоборот, если предки были менее развитые во взрослом состоянии, то их потомки, что-то прибавившие, ускорились (*accelerated*) в своем развитии… Эта простая формулировка закона "*акселерации* и *ретардации*" некоторых американских естествоиспытателей, вероятно, лучше, чем что-либо другое, выражает "способ эволюции", положение, с которого мы начали»[58] (Cope, 1887, p. 10). В той же работе прямо указывается на то, что ретардация является противоположностью акселерации, раскрывается филогенетическое значение ретардации, которая приводит к выпадению последних стадий развития: «Это, без сомнения, следует из закона обратной акселерации, который был назван *ретардацией*. При возрастающем замедлении роста особей одного рода и более поздней закладке признаков последнего они будут последовательно утеряны»[59] (Cope, 1887, p. 142).

В работах Копа ретардация рассматривается как исключительно межвидовая гетерохрония. Точно так же она понимается в работах Геккеля, который, вероятно, первый дал более или менее четкое определение ретардации в двух работах – “Anthropogenie” (1874) и “Gastraea theorie” (1877). Самое полное определение содержится во второй работе «И, наоборот, мы

[58] “If the parents were like the individuals of the more completely grown, then the offspring which did not attain that completeness may be said to have been *retarded* in their development. If, on the other hand, the parents were like those less fully grown, then the offspring which have added something have been accelerated in their development… This is a simple statement of the law of “acceleration and *retardation*” of some American naturalists, which probably expresses better than any other the “manner of evolution,” the proposition with which we started” (Cope, 1887, p. 10).

[59] “This has no doubt followed a law the reverse of acceleration, which has been called *retardation*. By the increasing slowness in the growth of the individuals of a genus and later assumption of the characters of the latter, they would be successively lost” (Cope, 1887, p. 142).

распознаем *онтогенетическую ретардацию* или задержку (когда в онтогенезе орган появляется относительно позже, чем он должен был быть в соответствующей филогении). Например, при следующих процессах: позднее появление половых желез у большинства метазойных, очень позднее формирование у многих из них кишечного канала и целома. Ярким примером является позднее образование перегородки передней камеры (septum atriorum) в зародышевом сердце высших позвоночных, которое следует за развитием желудочковой перегородки (septum ventriculorum). В филогении позвоночных животных, наоборот, первое предшествует последнему, как доказывают двоякодышащие, земноводные и рептилии»[60].

Ключевой таксон: не определен.

Замечания. ***1. О критерии аббревиации***. Важнейшая особенность ретардации – выпадение или аббревиация у потомков анцестральных взрослых стадий. На это указано Копом при обсуждении причины утраты признаков в филогенезе в следующей фразе: «Там, где теряются признаки, которые появляются позже всего в эмбриональной истории (*онтогенезе – здесь*), мы имеем дело с обычной ретардацией, благодаря которой животное в последующих поколениях не может вырасти до высшей точки завершения развития, откатываясь все дальше и дальше назад, и, таким образом, представляя все более медленный рост в особом направлении, о котором идет речь»[61] (Cope, 1887, p. 13). Та же особенность хорошо проиллюстрирована на примере аммонитов Смитом (Smith, 1898; 1900a,b; 1914), который показал, что ретардация сопровождается остановкой развития (arrest of development) потомка на более ранней стадии развития, чем предка вследствие выпадения более поздних стадий: «Теперь, если мы определим закон акселерации развития в том смысле, что в прогрессивном ряду молодые потомки соответствуют взрослым стадиям их более отдаленных предков, мы обнаружим, что это не относится к регрессивному (испытывающему ретардацию) ряду. В этом последнем случае мы должны переформулировать закон (*ретардации*) следующим образом: взрослые потомки соответствуют молодым стадиям их более отдаленных предков, причем высшие родовые стадии, которых достигли эти предки, были отброшены последовательной ретардацией или задержкой развития»[62] (Smith, 1900b, p. 190).

2. О трактовке аббревиации. Понятие аббревиации, используемое здесь, следует понимать по В. Францу (Franz, 1927, p. 39) как сокращение (Abkürzung) онтогенеза (морфогенеза) потомка путем выпадения у него анцестральной взрослой стадии. Оно, в целом, соответствует отрицательной анаболии А. Н. Северцова (1939), но не отвечает аббревиации Е. Менерта (Mehnert, 1898). Последний рассматривал аббревиацию как раннее, до

[60] "Umgekehrt erkennen wir eine *ontogenetische Retardation* oder Verspätung (wo in der Ontogenie das Organ verhältnissmässig später auftritt, als es ursprünglich in der entsprechenden Phylogenie der Fall gewesen sein muss) z. B. in folgenden Vorgängen: das späte Auftreten der Sexualdrüsen bei den meisten Metazoen, die sehr verspätete Ausbildung des Darmcanals und des Coeloms bei Vielen derselben. Ein sehr auffallendes Beispiel liefert die späte Bildung der Vorkammer – Scheidewand (Septum atriorum) im embryonalen Herzen der höheren Wirbelthiere, welche der Entstehung der Kammerscheidewand (Septum ventriculorum) nachfolgt. In der Phylogenie der Wirbelthiere ist umgekehrt die erstere der letzteren vorausgegangen, wie die Dipneusten, Amphibien und Reptilien beweisen" (Haeckel, 1877b, S. 72).

[61] "Where characters which appear latest in embryonic history are lost, we have simple *retardation*, that is, the animal in successive generations fails to grow up to the highest point of completion, falling further and further back, thus presenting an increasingly slower growth in the special direction in question" (Cope, 1887, p. 13).

[62] "Now, if we define the law of acceleration of development to mean that in a progressive series the young of the descendants correspond to the adults of their more remote ancestors, we find that this does not apply to a retrogressive (retarded) series. In this latter case we must restate the law as follows: The adults of descendants correspond to the young of their more remote ancestors, the higher generic stages to which these ancestors attained having been dropped away by successive retardation, or arrested development" (Smith, 1904b, p. 190).

наступления взрослой стадии, завершение развития органа, вследствие чего он остается недоразвитым. При ретардации, наоборот, происходит удлинение продолжительности развития органа, в том числе и на взрослой стадии, которая аналогична адолесцентной стадии предка. Аббревиация и ретардация, по Менерту, это независимые процессы органогенеза, которые могут сочетаться любым образом. При этом аббревиация может так же свободно совмещаться с акселерацией и приводить к аналогичному эффекту – более раннему завершению развития. Поэтому Менерт их рассматривал как синергетические компоненты (Mehnert, 1898, S. 61). Столь своеобразная трактовка рассматриваемых терминов объясняется, видимо, тем, что Менерт их понимал, в первую очередь, как факторы индивидуального морфогенеза, нежели филонтогенеза. Это видно по приводимым им примерам *внутривидовой изменчивости* замедления и прекращения развития костных элементов, которые он описывал в понятиях ретардации и аббревиации.

3. О непригодной трактовке понятия. После того, как понятие неотении испытало трансформацию (см. ниже), оно стало употребляться вместо ретардации в исходном понимании (de Beer, 1930 и др.) и впоследствии в таком виде использовалось авторами Канонической модели (Gould, 1977; Alberch et al., 1979; McNamara, 1986 и др.). В системе гетерохроний де Бира присутствует и понятие ретардации, но в весьма своеобразной и узкой трактовке как замедление развития признаков на взрослой (только!) стадии онтогенеза (de Beer, 1940, p. 29, 30). Поскольку такое понимание неоправданно нарушает правило приоритета для обоих терминов, то здесь они рассматриваются в исходном значении. При этом неотения здесь же отнесена к внутривидовым гетерохрониям, а ретардация к межвидовым.

Путаница в понимании неотении, допущенная авторами Канонической модели, привела некоторых специалистов к отказу от названий неотения и ретардация для обозначения процесса филогенетически обусловленного замедления темпов развития. Вместо него С. М. Райлли и соавторы (Reilly et al., 1997) предложили новое название «децелерация». Они также указали, что этот термин выделен специально, чтобы заменить название «неотения» в трактовке авторов статьи Alberch et al., 1979 (Reilly et al., 1997, p. 123). Между тем, смысл децелерации у Райлли практически полностью соответствует приоритетному понятию ретардации, поэтому рассматривается здесь как младший синоним.

1.3.1.2.1.2. Неравная (частичная) ретардация Smith, 1898 emend. (Иванов, 1969)

= unequal retardation: Smith, 1898
= relative retardation: George, 1933
= частичная брадигения: Иванов, 1969
= local neoteny: McKinney, McNamara, 1991
≈ фетализация: Красилов, 1989

Диагноз. Брадигенез большой широты и различной глубины по единичным признакам, не сопровождающийся аббревиацией. Альтернативный феномен: неравная (частичная) акселерация.

Ключевой таксон: аммоноидеи.

Приоритетное определение. Smith, 1898, p. 139: «Другими словами, видовые различия есть только преувеличенная индивидуальная изменчивость, а это, в свою очередь, есть просто *неравная* акселерация или *ретардация* появления определенных признаков»[63].

Замечания. Как и в случае с неравной акселерацией, неравная ретардация была независимо выделена трижды под разными названиями – неравная ретардация Смита, относительная ретардация Георга и частичная брадигения Иванова. Первые авторы, Дж. П. Смит и Т. Н. Георг, не дали определения новому понятию. Его значение можно понять лишь в контексте противопоставления неравной ретардации и неравной акселерации, сущность которой более подробно разобрана Георгом (George, 1933, p. 134) (см. выше). Первое определение этой гетерохронии, под названием частичной брадигении, было дано А. Н. Ивановым при анализе задержек развития у аммонитов: «Частичная брадигения – замедленное развитие

[63] "In other words, specific difference is merely exaggerated individual variation, and this in turn is merely unequal acceleration or retardation of the appearance of certain characters" (Smith, 1904a, p. 139).

отдельных органов, чаще всего скульптуры» (Иванов, 1969, с. 32). Поскольку основным объектом исследования Иванова были аммониты, то в определении присутствует указание на скульптуру – признак раковины аммонитов, по которому наиболее хорошо прослеживаются гетерохронии. В нем не дано сведений о дефинитивном состоянии, в сочетании с которым находится частичная ретардация. В нашем определении этого феномена содержится указание на сохранение у потомка взрослой стадии предка и, соответственно, на отсутствие аббревиации. Эта же особенность присутствует в описании Маккини и Макнамары (McKinney, McNamara, 1991, p. 22, fig. 2-6). Частичная ретардация (=локальная неотения) в их схеме не приводит к каким бы то ни было изменениям в положении старта и продолжительности всех стадий онтогенеза потомка по сравнению с предком – у потомка они сохраняются в неизменном виде. При этом взрослая анцестральная стадия, в отличие от общей ретардации, сохраняется.

Неравная ретардация наряду с неравной акселерацией является причиной неравномерного развития признаков в пределах филогенетической линии, – явления, названного Г. Эймером (Eimer, 1897) гетерэпистазом (приоритетное определение см. ниже при описании филетической неотении).

1.3.1.2.1.3. **Фетализация** Bolk,1922

= foetalisatie: Bolk,1922b
= foetalisation (part.): Bolk,1926; Jelgersma, 1929; Slijper, 1936; Remane, 1956
= neoteny (part.): de Beer, 1930; 1940; 1958; Gould, 1977; Montagu,1983
= hysterotelie: Slijper, 1936
= Infantilismus: Slijper, 1936
= paedomorphosis (part.): McNamara, 1986; McKinney, McNamara, 1991
= неотения: Назаров, 1991

Диагноз. Разновидность брадигенеза, при котором признаки эмбриональной стадии предка распространяются на постэмбриональные стадии потомка. Фетализация может сопровождаться факультативной аббревиацией или афанизией.

Приоритетные определения: 1. Bolk, 1922b, B. 1538: «Таким образом, форма человеческого тела создается в результате того, что я бы назвал "процессом *фетализации*", и этот тезис составляет основную концепцию того, что можно назвать "теорией *фетализации*" эволюции человека. Соответственно, этот термин достаточно объяснен в его названии»[64].

2. Bolk, 1922b, p. 1539: «В несколько броской и резкой формулировке я выразил этот вывод в описании: человек является зрелым плодом примата»[65].

Ключевой таксон: гоминиды.

Замечания. ***1. История выделения***. Приоритетными таксонами, на основе которых было разработано учение о фетализации Луисом Больком, является род *Homo* и гоминиды в целом. Согласно представлениям Болька, некоторые морфологические особенности взрослого человека соответствуют признакам эмбриональной стадии человекообразных обезьян и более древних гоминид (Bolk, 1921; 1922a). На основании этого им сделан вывод о педоморфном происхождении человека путем фетализации, то есть через задержку эмбриональных признаков (Bolk, 1922b; 1926). Наиболее категорическое изложение этого вывода содержится в ранней работе Болька (Bolk, 1922b, B. 1538), согласно которому человек по соматическим признакам является половозрелым плодом примата[66]. Суть этого процесса хорошо выразил друг и коллега Болька А. Кейт: «фетализация — это продвижение зародышевых или младенческих структур во взрослую жизнь»[67] (Keith, 1948, p. 198). Не вдаваясь в

[64] "De menschelijke lichaamsvorm is dus ontstaan tengevolge van wat ik wil noemen een "*foetalisatieproces*" en deze thesis vormt het grondbegrip van wat men als "*foetalisatietheorie*" der menschelijke evolutie kan aanduiden. Hiermede is deze in het opschrift voorkomende term voldaende toegelicht". (Bolk, 1922b, B. 1538).

[65] "In een eenigzins pakkende en scherpe formuleering gaf ik hiervoor aan deze conclusie uitdrukking door de omschrijving: de mensch is een geslachtsrijp geworden Primatenfoetus". (Bolk, 1922b, B. 1539).

[66] "...als somatisch verschijnsel is de mensch een geslachtsrijp geworden Primatenfoetus». (Bolk, 1922b, B. 1538).

[67] "...foetalization is a prolongation of foetal or infantile structures into adult life" (Keith, 1948, p. 198).

обсуждение частных особенностей учения Болька, которые подробно разобраны в других публикациях (Keith, 1948; Barge, 1927; Slijper, 1936; Gould, 1977; Montagu, 1983), рассмотрим лишь номенклатурные вопросы данного термина.

Первоначально принцип фетализации в отношении эволюции человека и других таксонов был принят многими исследователями (Barge, 1927; Jelgersma, 1929; Slijper, 1936 и др.) но впоследствии большинство авторов рассматривало фетализацию как младший синоним других феноменов развития. Де Бир один из первых предложил использовать вместо него наименование «неотения», полагая, что указание на зародыш в названии неоправданно сужает значение термина: «Его идеи были основаны на изучении эволюции человека, но, поскольку они могут также применяться к другим животным, у которых нет зародышевой стадии, представляется целесообразным сохранить более всеобъемлющий термин неотения…»[68] (de Beer, 1940, p. 48). Такой подход впоследствии был принят авторами Канонической модели и другими исследователями (Gould, 1977; Montagu,1983; Назаров, 1991). Некоторые авторы рассматривают фетализацию как синоним более широкого понятия педоморфоза (McNamara, 1986) или неогенеза (Красилов, 1977). Существует и обратный пример, когда неотения частично рассматривается как разновидность фетализации (Remane, 1956, S. 185-186).

2. О сущности феномена. Фетализация (от foetus, лат. – зародыш) – один из немногих терминов для обозначения гетерохроний, чья трактовка может быть исчерпана его этимологией. Задержка развития по эмбриональным признакам – достаточно узкое явление, поэтому не может рассматриваться как синоним педоморфоза, более широкого понятия. Также она характеризует гетерохронию с *наибольшей глубиной* из всех специальных гетерохроний, равной продолжительности всего постэмбрионального периода. Эта глубина гораздо больше, чем у филетической неотении, у которой она соответствует личиночной стадии. На этом основании предлагается использовать понятие фетализации в узком смысле для явлений задержки исключительно эмбриональных признаков, поскольку они характеризуются самостоятельной сущностью и особым филогенетическим эффектом. Оно не должно быть приравнено ни к филетической неотении, ни тем более к классической (внутривидовой) неотении. Несомненно, что масштаб педоморфных преобразований по ранним стадиям развития отличается от таковых по признакам более поздних стадий онтогенеза. Более глубокая задержка развития может быть связана с ключевыми преобразованиями организма, которые определяют перемену и расширение адаптивных возможностей (Remane, 1956, S. 183), по сравнению с педоморфозом по поздним стадиям онтогенеза. Фетализация с большей вероятностью может сочетаться с ароморфными преобразованиями, в то время как менее глубокие гетерохронии (например, филетическая неотения) – с алломорфными и телеморфными, то есть узкой специализации. Поэтому использование понятия фетализации, как и других понятий узкого значения, имеет особую аналитическую ценность. Именно в такой трактовке термин оказался полезен при анализе филонтогенеза многих животных, что особенно хорошо было показано Слайпером на примере китообразных и других млекопитающих (Slijper, 1936).

3. О связи феномена с ретардацией. Согласно Больку (Bolk, 1921; 1922a,b; 1926 и др.), фетализация в человеческой эволюции была обусловлена общей ретардацией эмбриональных признаков. Поэтому этот вид гетерохроний логично рассматривать как разновидность брадигенеза. Однако неоднократно показано, что в эволюции гоминид фетализация определялась разнонаправленными процессами – "консервативными" и "пропульсивными" (Bolk, 1926; Slijper, 1936) и сложным образом сочеталась с другими гетерохрониями, в том числе с филетической неотенией и с гиперморфозом (Gould, 1977; Montagu,1983; McKinney, McNamara, 1991).

[68] "His ideas were based on a study of human evolution, but as they may also be applied to other animals which do not possess a 'foetal' stage, it seems advisable to retain the more comprehensive term neoteny" (de Beer, 1940, p. 48).

Наиболее детальный анализ природы фетализации производит Слайпер (Slijper, 1936, S. 509-528), при этом он приходит к заключению, что ретардация не имела существенного значения в этом явлении (Slijper, 1936, S. 517). По мнению данного автора, это связано с тем, что фетализация никогда не затрагивает целого организма, комплекс первичных признаков и целых органов. Этот процесс «ограничивается фетализацией индивидуальных особенностей (форма, размер, положение, гистологическая структура, функция и т. д.)»[69] (Slijper, 1936, S. 517). Поэтому он рассматривал это явление как сложный процесс, не сводимый только к ретардации. Тем не менее, Слайпер полагал, что фетализация обязательно должна сопровождаться выпадением последних стадий онтогенеза, т. е. аббревиацией или афанизией (Slijper, 1936, S. 518), что свойственно и ретардации. Для феномена, который соответствует общей фетализации, Слайпер предложил название инфантилизм, охарактеризовав его как «торможение развития всей сомы и зародыша»[70] (Slijper, 1936, S. 519).

Возможно, фетализацию в узком значении (по Слайперу) и инфантилизм следует разделять и относить к самостоятельным явлениям (например, также как общую и неравную ретардацию), но в данной работе они рассматриваются в объеме одного феномена – фетализации.

1.3.1.2.1.4. Дезэмбрионизация Захваткин, 1953

= дезэмбрионизация: Захваткин, 1953; Иванова-Казас, 1961, 1995; Расницын, 1969; Хохряков, 1981
= разэмбрионизация: Хохряков, 1981
= брадигенез (частично): Барсков, 1989

Д и а г н о з . Брадигенез небольшой широты по эмбриональному периоду, обусловленный передвижением стадий морфогенеза эмбрионального периода предка в личиночную или ювенильную стадию постэмбрионального периода потомка, что приводит к укорочению эмбрионального периода, редукции эмбриональных оболочек, ларвизации, недоразвитию эмбриона и личинки. Продолжительность личиночной или ювенильной стадии соответствует глубине дезэмбрионизации. Феномен напрямую не влияет на изменение дефинитивной стадии в сторону аббревиации или пролонгации. Альтернативный феномен: эмбрионизация.

К л ю ч е в о й т а к с о н : насекомые с полным превращением (группа Holometabola, в первую очередь стебельчатобрюхие перепончатокрылые [Захваткин, 1953; Иванова-Казас, 1961]). Уровень дезэмбрионизации меняется у жалящих и эндопаразитических групп перепончатокрылых и наибольшей величины достигает у наездников (Иванова-Казас, 1995). В крайнем выражении сопровождается кардинальным уменьшение размеров яйца до микроскопических, редукцией желтка в яйце и внутренних яйцевых оболочек и экстремальным недоразвитием личинки (отсутствие многих систем органов, тканей и структур – кровеносной, дыхательной, выделительной систем, сегментации, ног, антенн, глаз и пр.).

З а м е ч а н и я . Большинство авторов, изучавших дезэмбрионизацию, трактовали ее как адаптивное отклонение от обычного хода раннего индивидуального развития. При этом в качестве определяющего признака феномена упоминалось обеднение яйца желтком, недоразвитие личинки, укорочение эмбрионального периода. По всей видимости, первое упоминание дезэмбрионизации как гетерохронии принадлежит А. П. Расницыну при анализе развития пилильщиков: «достаточно широко распространены и обратные процессы частичной дезэмбрионизации (частный случай *гипо-*

[69] “Es gibt weder eine Foetalisation eines ganzen Organismus, noch eine Foetalisation eines Organismus durch Foetalisation seiner wesentlichen (primären) Merkmale. Ebensowenig besteht im Allgemeinen eine Foetalisation ganzer Organe, sondern der Prozess beschrankt sich auf eine Foetalisation einzelner Merkmale (Form, Grössenverhaltnisse, Lageverhaltnisse, histologische Struktur, Funktion...) bestimmter Organe” (Slijper, 1936, S. 517).

[70] “Infantilismus und Zwergwuchs. Gudernatsch..., Westenhöfer... und Sickenberg... haben schon darauf hingewiesen, dass die auf einer innersekretorischen Erkrankung beruhende Hemmung der Entwicklung des ganzen Soma und Germa, die wir als Infantilismus bezeichnen, weder mit dem Begriff Foetalisation, noch mit dem Begriff Neotenie verwechselt werden darf” (Slijper, 1936, S. 519).

морфной гетерохронии, см. выше), которые могут приводить к превращению шестичлениковой ноги в пятичлениковую» (Расницын, 1969, с. 147) . При этом он рассматривал этот феномен в категориях гипоморфоза, к которому, как и Шмальгаузен, относил и неотению. К близкой разновидности отрицательных гетерохроний – брадигенезу, был отнесен И. С. Барсковым (Барсков, 1989, с. 80) процесс дезэмбрионизации в эволюции ряда головоногих моллюсков (бактритид, аммоноидей и белемнитид), который привел к смене прямого развития на вторично-личиночное.

Дезэмбрионизация способствует появлению организмов, в жизненном цикле которых присутствует личинка. Последняя формируется или видоизменяется за счет ступенчатой ларвизации (термин из: Иванова-Казас, 1995) или как вторичная личинка у потомков, предки которых обладали прямым развитием.

С р а в н е н и е . В данной работе дезэмбрионизация рассматривается как одна из разновидностей брадигенеза, отличающаяся от ретардации небольшой широтой гетерохронного сдвига по эмбриональному периоду, а от фетализации – небольшой глубиной по личиночной стадии. От классической неотении данный феномен отличается таксономическим и филогенетическим эффектом, от филетической неотении – различными широтой и глубиной, общим характером гетерохронии, затрагивающей весь организм (филетическая неотения же мозаична) и отсутствием недоразвития взрослой стадии, которое, наоборот, характерно для всех разновидностей гипоморфоза. Дезэмбрионизация может сочетаться с любыми изменениями дефинитивного состояния – пролонгацией или аббревиацией онтогенеза, что ставит ее особняком среди остальных гетерохроний. Впрочем, эта ее особенность нуждается в подтверждении дополнительными исследованиями.

1.3.1.2.2. Магнификация (Gould, 1977) emend. herein

= proportioned giantism: Gould, 1977; Alberch et al., 1979

= rate hypermorphosis: Shea, 1983; McKinney, 1988

= giantism: McNamara, 1986; McKinney, McNamara, 1991

= gigantisme: Dommergues et al., 1986; Dommergues, 1987

= gigantisme néoténique: Dommergues et al., 1986

Д и а г н о з . Педоморфоз, при котором у потомка наступление и завершение терминальной (геронтической) стадии происходит при бóльших, по сравнению с предком, дефинитивных размерах, без пролонгации онтогенеза и переразвития. Магнификация – комплексная гетерохрония, обусловленная не только индивидуальным ускорением развития и роста, но и отрицательным изоморфозом (см. изоморфоз). Межвидовой аналог брадигеронтии. Альтернативный феномен: минификация.

П р и о р и т е т н ы е о п р е д е л е н и я см. в разделе «минификация».

К л ю ч е в о й т а к с о н : не определен.

З а м е ч а н и я . Автором понятия следует считать С. Гулда, предложившего название пропорциональный гигантизм. Последнее прочно вошло в систему гетерохроний Канонической модели. Тем не менее представляется крайне неудачным использование слова "гигантизм" для обозначения данной гетерохронии, поскольку она не обязательно приводит к появлению в филогенезе гигантов. Во-первых, семантически и нарицательно[71] гигантизм означает достижение необычайно крупных размеров тела. Для рассматриваемой же гетерохронии гигантизм в узком смысле необязателен, поскольку ее результатом может быть простое, даже небольшое, увеличение дефинитивных размеров у потомка по сравнению с предком. Поэтому название не отражает или искажает суть явления.

Во-вторых, гигантизм в узком смысле более присущ гиперморфозу – положительной гетерохронии, сопровождающейся пролонгацией и переразвитием. В данном случае гигантизм – это следствие гетерохронии, а не сама гетерохрония. Поэтому применение одного и того же названия для столь разных сущностей порождает путаницу. Собственный смысл имеет и термин «грандизация», использованный А. П. Хохряковым (1973) для обозначения лю-

[71] Гиганты (от *греч*., Γίγαντες) в мифологии Гесиода – великаны, сыновья богини Геи, родившиеся после ее оплодотворения каплями крови Урана.

бого укрупнения размеров тела в филогенезе, в том числе сопровождающегося пролонгацией и переразвитием.

В-третьих, гигантизм, как и карликовость (см. выше: минификация), изначально медико-антропологический термин, характеризующий аномалию человеческого роста как проявление внутривидовой изменчивости размеров тела (Хрисанфова, Перевозчиков, 1991, табл. 9), патологию[72] или клинический синдром (Тихонова, 1977[73]).

В-четвертых, для гигантизма в понимании С. Гулда мало применим критерий пропорциональности – в той же степени, как и для пропорциональной карликовости (см. замечание 3 в описании минификации).

Поскольку название «гигантизм» имеет многозначное толкование и мало отвечает сути рассматриваемого феномена, для обозначения описываемой гетерохронии предлагается его заменить на название магнификация (от *лат*., magnus – больший, увеличивать, расширять).

1.3.1.2.3. ГИПОМОРФОЗ Шмальгаузен, 1939

= гипоморфоз: Шмальгаузен, 1939; 1983
= неотения: Кольцов, 1936
= hypomorphosis: Shea, 1983; Reilly et al., 1997

Диагноз. Педоморфоз, сопровождающийся аббревиацией по принципу филетической неотении или прогенеза. В первом случае момент наступления половой зрелости может не изменяться в филогенезе, при этом ювенильные или личиночные соматические признаки распространяются на более поздние стадии развития потомка. Во втором случае наступление половой зрелости у потомка происходит на более ранней стадии развития, что сопровождается остановкой соматического морфогенеза, аббревиацией всех последующих онтогенетических стадий и уменьшением дефинитивных размеров.

Приоритетные определения. 1. Шмальгаузен, 1939, с. 153: «…сюда же относятся…процессы установления постоянной неотении (Boas, 1896), что можно обозначить как “*гипоморфоз*”».

2. Шмальгаузен, 1939, с. 155: «*Гипоморфоз* означает недоразвитие организма, связанное обычно с выпадением той смены среды, которая происходила в течение индивидуального развития у исходных форм. Организм, переходивший во взрослом состоянии в иную среду, начинает созревать уже в той среде, которая была характерна только для личинки».

3. Шмальгаузен, 1939, с. 157: «Гипоморфные изменения возможны, по видимому, и без резкой смены среды (как при типичной неотении). Общее уменьшение размеров тела… ниже известных пределов сопровождается также упрощением организации, имеющим характер недоразвития».

4. Шмальгаузен, 1939, с. 159: «Так как *гипоморфоз* покоится на выпадении последних стадий развития, то у животных, происшедших путем гипоморфозов, полностью исчезают признаки взрослых предков…».

Разновидности – филетическая неотения и прогенез.

Замечания. ***1. О трактовках понятия и сущности феномена***. И. И. Шмальгаузен рассматривал гипоморфоз как "частный тип" катаморфоза – формы адапциоморфоза, означающей «регресс и недоразвитие организма» (Шмальгаузен, 1939, с. 153). При этом он считал основным последствием гипоморфоза постоянную неотению – понятие, приписываемое им Боасу. Между тем у Боаса о постоянной неотении нет ни единого упоминания и, скорее всего, она подразумевается, исходя из контекста содержания его работы.

Несмотря на то, что гипоморфоз имеет все черты гетерохронии, Шмальгаузен никогда не рассматривал его как таковую. Впервые это было сделано в работе Б. Т. Шей (Shea, 1983), который использовал термин гипоморфоз как

[72] «Гигантизм – заболевание, связанное с избыточным выделением гормона роста (СТГ) в ростовом периоде» (Хрисанфова, Перевозчиков, 1991, с. 308).

[73] «Гигантизм (*gigantismus*; греч. gigas, gigant[os] гигант) — клинический синдром, развивающийся вследствие гиперпродукции соматотропного гормона и характеризующийся чрезмерным, относительно пропорциональным или непропорциональным ростом» (Тихонова, 1977).

межвидовой аналог прогенеза. При этом он не ссылается на Шмальгаузена, но указывает на работу С. Ловтреп (Lovtrup, 1974), где упоминается название "hypomorph" в близком значении. Впоследствии этот термин был использован группой американских биологов (Reilly et al., 1997) в том же значении, при этом они прямо указывают, что автором термина является Шей. Вероятно, основополагающая работа Шмальгаузена им была неизвестна, и новое понятие этими авторами было придумано независимо и приблизительно с тем же значением.

Описывая процессы, связанные с гипоморфозом, Шмальгаузен привел многочисленные примеры, среди которых одни характеризуют постоянную неотению (мексиканская амбистома, постоянножаберные амфибии – пещерный протей, менобранх, слепой тритон, сирена), другие – прогенез (коловратки, тихоходки, пантоподы, клещи и др.). Это свидетельствует о широком понимании этого понятия его автором. В этой связи более узкая его трактовка как эквивалента прогенеза, которую используют Шей и другие американские авторы, явно недостаточна. Поэтому она должна рассматриваться в приоритетном понимании.

Аналогичные две разновидности гипоморфоза выделяются в работе Шей – "*time hypomorphosis*" и "*rate hypomorphosis*" (Shea, 1983). Первый соответствует прогенезу Канонической модели, на что указывает сам автор: «уменьшение размера и усечение онтогенеза во времени», «гипоморфоз времени равен "прогенезу" в традиционной терминологии»[74] (Shea, 1983, с. 282). Под "rate hypomorphosis" автор подразумевает процесс снижения скорости общего роста тела без изменения длины онтогенеза: «процесс гипоморфоза скорости… простое снижение скорости общего роста тела без изменения продолжительности онтогенеза во времени»[75] (Shea, 1983, p. 282, 283). Этот процесс, в целом, соответствует минификации – положительной гетерохронии, в соответствии с используемой в данной работе концепцией.

2. О гиперпедоморфозе. Особой разновидностью гипоморфоза может быть комплексная гетерохрония, вызванная сочетанием прогенеза и филетической неотении. Для такого явления французскими специалистами по аммонитам было предложено название *гиперпедоморфоз* (hyperpaedomorphose) (Dommergues et al.,1986). По мнению Х. Мейстера, этот феномен прослеживается в разных группах аммонитов (Meister, 1988), тем не менее его сущность нуждается в уточнении. Поскольку упомянутые в ссылках авторы придерживались понимания неотении в рамках Канонической модели, то в нашей трактовке ей соответствует термин ретардация, а не филетическая неотения. Опыт изучения морфогенеза аммонитов показывает, что гетерохронии могут образовывать любые комбинации, поэтому практика обозначения разных сочетаний собственными названиями вряд ли является продуктивной.

1.3.1.2.3.1. Филетическая неотения Franz, 1927 emend. (de Beer, 1930)

= phyletische Neotenie (part.): Franz, 1927
= paedogenesis and neoteny (part.): de Beer, 1930; 1940; 1958
= неотения: Северцов, 1935 (1945); 1939; Иванова-Казас, 1995
= paedogenesis (part.): Slijper, 1936
= phylogenetische Neotenie: Remane, 1956
= foetalisation (part.): Remane, 1956
= neoteny (part.): Gould, 1977; Alberch et al., 1979; McNamara, 1986; McKinney, McNamara, 1991 и др.
= nèotènie (part.): Dommergues et al., 1986; Dommergues, 1987

Д и а г н о з . Педоморфоз ограниченной широты, при котором соматические ювенильные или личиночные признаки предка распространяются на более поздние стадии развития потомка. Филетическая неотения может иметь комплексную природу за счет разнообразного сочетания других гетерохроний.

[74] "...size decrease and truncation of ontogeny in time», «time hypomorphosis equals "progenesis" in the traditional terminology" (Shea, 1983, p. 282).

[75] "decreased rates of weight growth in time with no decrease in length of ontogeny in time», «process of rate hypomorphosis… a simple decrease in rate of overall body growth with no shift in length of ontogeny in time" (Shea, 1983, p. 282, 283).

Ключевой таксон: не определен.

Замечания. ***1. История выделения***. Вероятно, идея рассматривать неотению в основном как межвидовую гетерохронию, впервые возникла у В. Франца, несмотря на то, что он отдает приоритет В. Г. Кюкенталю: «О филетической неотении или частичной филетической неотении, насколько мне известно, впервые упоминает Kükenthal в 1889 году, хотя и не под этим названием, а как "задержка", "...задержка на эмбриональном и, следовательно, филогенетическом уровне образования"…»[76] (Franz, 1927, S. 32). Кюкенталь, описавший различные случаи задержки развития у китообразных (Kükenthal, 1893), понимал их весьма широко. В одном случае он пишет о филогенетическом замедлении развития эмбриональных скелетных элементов, что больше соответствует фетализации Болька, а в другом описывает изменчивость скелетных структур у разных особей одного и того же вида (Kükenthal, 1893, S. 66), что может отвечать различным разновидностям реювенации, в том числе и классической (не филетической) неотении. Поэтому автором как понятия, так и термина следует считать Франца.

Согласно Э. С. Терехину (1977), идея "филогенетического звучания" неотении могла принадлежать О. Хаманну (Hamann, 1892). При этом он ссылается на Е. И. Сляйпера, который об этом якобы сообщает в своей монографии (Slijper, 1936). Изучение работы Сляйпера не только не обнаружило этого указания, но даже упоминания публикаций Хаманна. Вероятно, Терехин ссылку на Хаманна взял у Ремане, где тот прямо указал на него как на автора термина филетическая неотения (Remane, 1956, S. 184). Близкая по содержанию фраза Хаманна действительно существует в его работах, как в первой (Hamann, 1892; S. 171), где он подразделяет педогению на новую и древнюю (Neo-Pädogenie, Palaeo-Pädogenie); так и во второй (Hamann, 1895; S. 41), где он выделяет филопедогению (Phylo-Pädogenie). Несомненно, что Хаманн использует термин К. Э. Бэра педогенез, при этом он под неопедогенией подразумевает педогенез у современных организмов (в приоритетном значении этого термина), а палеопедогению – как его филогенетический аналог. Вероятно, палеопедогению Хаманна следует считать синонимом прогенеза, а не неотении, как это еще отмечал С. Дж. Гулд (Gould, 1977, p. 226).

Сам Франц филетическую неотению в узком смысле понимал как частичную неотению, обусловленную задержкой развития отдельных органов без ускорения созревания: «Термин неотения лучше всего использовать для сохранения эмбриональных или ювенильных признаков на взрослой стадии, таких как срастание грудины у лошади, неполное слияние костей задних конечностей у пингвинов. Неотения в этом смысле всегда есть частичная неотения. Ибо, если бы всё оставалось в молодом состоянии, в том числе и показатель роста, то онтогенез на ювенильной стадии был бы укорочен по сравнению с его предыдущим состоянием. Примером последнего служат коловратки в сравнении с типом кольчатых червей, поскольку коловратки "похожи" на личинки кольчатых червей»[77] (Franz, 1927, S. 31).

Пример с коловратками он относил к тотальной неотении, при которой, по Францу, происходит ускоренное созревание и аббревиация вроcлой стадии потомка (= прогенез, см. ниже). Также это явление он предложил называть эпистазом (Franz, 1927, S. 31), применяя название, ранее выделенное Густавом Эймером (Eimer, 1890, 1897). Использование данного

[76] “Die phyletische Neotenie…oder partielle phyletische Neotenie wurde meines Wissens zum ersten Male von Kükenthal 1889 erwähnt, obwohl nicht unter dieser Bezeichnung, sondern als "Rückschlag", "Zurückbleiben auf embryonaler, also auch phylogenetischer Ausbildungsstufe" ” (Franz, 1927, S. 32).

[77] “Den Ausdruck Neotenie reserviert man am besten für die Erhaltung von Embryonal- oder Jugendcharakteren bis ins Alter, wie das Knorpligbleiben des Brustbeins beim Pferd, das unvollständige Verschmelzen der Laufknochen bei den Pinguinen. Neotenie in diesem Sinne ist stets partielle Neotenie. Denn bliebe alles jugendlich, auch das Wachstumsmaß, so würde die Ontogenese auf jugendlichem Stadium abgeschnitten vor ihrem vormaligen Ende. Dies ist z. B. der Fall des Rädertiertypus gegenüber dem Ringelwurmtypus, da das Rädertier der Ringelwurmlarve "gleicht" ” (Franz, 1927, S. 31).

наименования Францем явно ошибочно, поскольку слово «эпистаз» относилось к двум различным терминам с отличающимися названиями. Первый термин Эймера, – генэпистаз (Genepistasis), означал сосуществование видов (и других таксонов) с различным уровнем эволюционного развития, то есть эволюционно примитивных и продвинутых таксономических групп: «…основной причиной разделения видов, как представляется, является устойчивость положения ряда видов на определенно более низком эволюционном уровне, в то время как остальные продвигаются дальше в модификации. Этот способ происхождения вариаций или видов, в зависимости от обстоятельств, я назвал Genepistasis»[78] (Eimer, 1890).

Второй, более поздний термин Эймера был обозначен с написанием “Heterepistase” и уже имел онтогенетическое содержание: «Однако огромное значение для происхождения видов имеют также различные стадии развития, *гетерэпистаз*, в результате которого одни характеристики формы сохраняются, другие прогрессируют, а третьи даже регрессируют»[79] (Eimer, 1897); «Закон различающихся стадий развития или *гетерэпистаз*: тот факт, что различные признаки в одном и том же организме могут развиваться в разной степени и в разных направлениях»[80]. В качестве примера гетерэпистаза Эймер привел организацию акулы, у которой нервная система в развитии опередила хрящевой скелет.

Эти разновидности эпистаза (в переводе с греч., по Эймеру – стоять на месте [stand still]) характеризуют явления неравномерности эволюционного развития таксонов (генэпистаз) или признаков в одном организме (гетерэпистаз[81]). Последнее имеет непосредственное отношение к гетерохрониям, включая филетическую неотению, но все же обозначает специфический феномен. Обобщая эти два явления Эймер сформулировал отдельный "закон трансмутации" (10-й в перечне из 11) – закон инерции: «Общий закон инерции или задержанного развития, *эпистаз*: действительный факт, что развитие часто может оставаться на определенной стадии в течение длительного времени»[82] (Eimer, 1897, S. 20). Несмотря на то, что эпистаз в таком определении напоминает формулировки филетической неотении, его нельзя трактовать как гетерохронию – это термин более широкого порядка, характеризующих разного рода неравномерные эволюционные тенденции.

2. О трактовках понятия. После Франца понятие филетической неотении было принято как собственно неотения де Биром (de Beer, 1930; 1940; 1958). Лучшими примерами неотении де Бир считал различные роды постоянножаберных земноводных (de Beer, 1940, p. 21): *Proteus, Necturus, Typhlomolge*. Эти таксоны, упоминающиеся во многих работах, посвященных анализу неотенических явлений, можно считать ключевыми для определения филетической неотении (Remane, 1956, S. 185). Согласно определению де Бира, (филетическая) неотения обусловлена, в первую очередь, ретардацией соматических признаков: «Признак, который присутствует или проявляется на

---

[78] “…the essential cause of the separation of species is seen to be the persistence of a number of individuals at a definite lower grade of this evolution, while the rest advance farther in modification. This mode of origin of varieties or species, as the case may be, I have named Genepistasis” (Eimer, 1890, S. 31).

[79] “Höchst wichtig für die Entstehung von Arten ist aber auch die verschiedenstufige Entwickelung, *Heterepistase*, welche bedingt, daß an einer Form gewisse Eigenschaften stehen geblieben, andere fortgeschritten sind, während noch andere sogar sich rückbildeten” (Eimer, 1897, S. 8).

[80] “Das Gesetz der verschiedenstufigen Entwickelung oder der *Heterepistase*: die Thatsache, daß verschiedene Eigenschaften in demselben Organismus in verschiedenem Grade und nach verschiedenen Richtungen sich entwickeln können” (Eimer, 1897, S. 19).

[81] Для подобных явлений в 1956 г. А. Л. Тахтаджяном (1966) было предложено другое название – эволюционная разноступенчатость или гетеробатмия, вероятно синонимичное термину гетерэпистаз.

[82] “Das allgemeine Beharrungsgesetz oder der Entwickelungsstillstand, Epistase: die Thatsache, daß die Entwickelung oft lange Zeit auf einer bestimmten Stufe stehen bleiben kann” (Eimer, 1897, S. 20).

молодой стадии предкового животного, может в онтогенезе потомка проявиться у взрослых путем относительной задержки развития телесных структур по сравнению с репродуктивными органами, что приводит к педогенезу и неотении»[83] (de Beer, 1930, p. 37). Тем не менее как и определение Франца, оно является противоречивым, поскольку включает в себя и педогенез (=прогенез). Поэтому сущность неотении де Бира соответствует гипоморфозу в полном объеме (см. выше).

Более узкую трактовку понятия дал С. Гулд (Gould, 1977, p. 9, 228, 256, 483), который рассматривал неотению, в основном, как ретардацию соматических признаков: «Неотения. Педоморфоз (сохранение ранее ювенильных признаков взрослыми потомками), вызванный задержкой соматического развития»[84]. (Gould, 1977, p. 483). Впоследствии эта трактовка стала широко использоваться авторами Канонической модели для определения неотении. Как нетрудно заметить, оно почти целиком совпадает с ретардацией, при этом последняя авторами Канонической модели упразднена из системы гетерохроний (см. замечание 2 в разделе «Ретардация»). В этой связи нами используется другая трактовка филетической неотении, которая здесь рассматривается как межвидовой эквивалент классической неотении (см. ниже).

В другом месте той же работы Гулд вводит дополнение, включив в определение задержку не только соматических, но и репродуктивных признаков: «Неотения с отсрочкой созревания, связанная с задержкой дифференцировки и сохранением гибкой ювенильной морфологии (сравнительно часто)»[85] (Gould, 1977, p. 345). Это определение лучше раскрывает сущность неотенического процесса и, собственно, филетической неотении.

1.3.1.2.3.2. **Прогенез** Giard,1887

= progenèse: Giard,1887; Giard, Bonnier, 1887; Dommergues et al., 1986; Dommergues, 1987; Meister, 1988; Reboulet, 1995; Bonnot, 1995

= Palaeo-Pädogenie: Hamann, 1892

= Phylo-Pädogenie: Hamann, 1895

= Eutelie: Martini, 1909; Slijper, 1936

= педогенез: Арциховский, 1911

= Epistase: Franz, 1927

= paedogenesis: de Beer, 1930; 1940; Slijper, 1936

= неотения (частично): Иванов, 1960; 1969; 1975; Тахтаджян, 1964, 1970; Красилов, 1989; Иванова-Казас, 1995

= progenesis: Gould, 1977; Alberch et al., 1979; McNamara, 1986; Dommergues et al., 1986; Swan, 1988; McKinney, McNamara, 1991; Landman, Geyssant, 1993; и др.

= neoteny: Kennedy, 1977

= неогенез: Красилов, 1977; 1989

= time hypomorphosis: Shea, 1983; McKinney, 1988

≈ accelerated progenesis: Dommergues et al., 1986, Bert et al., 2018

≈ pseudo-dwarfism: Dommergues et al., 1986, Bert et al., 2018

≈ miniaturization (part.): Hanken, 1983, 1984; Hanken, Wake, 1993

Диагноз. Педоморфоз, обусловленный ускоренным созреванием и остановкой развития на адолесцентной, ювенильной или личиночной стадии. Сопровождается аббревиацией или афанизией и, весьма часто, уменьшением дефинитивных размеров.

Приоритетные определения. 1. Giard,1887, p. 23: «В целом мы считаем, что изменения, вызванные паразитарной кастрацией, должны быть приравнены к изменениям, которые являются результатом *прогенеза*. Мы говорим, что *прогенез* существует, когда у животного половое размножение происходит более или менее рано, то есть когда половые продукты (яйца или сперматозоиды)

[83] "A character which is present or makes its appearance in the young stage of an ancestral animal may in the ontogeny of a descendant appear in the adult, by a relative retardation of the development of the bodily structures as compared with the reproductive organs, resulting in paedogenesis and neoteny" (de Beer, 1930, p. 37).

[84] "Neoteny. Paedomorphosis (retention of formerly juvenile characters by adult descendants) produced by retardation of somatic development" (Gould, 1977, p. 483).

[85] "Neoteny, with delayed maturation linked to retarded differentiation and retention of flexible juvenile morphology (moderately common)" (Gould, 1977, p. 345).

образуются и созревают прежде чем наступает полное развитие»[86].

2. Giard,1887, p. 24: «Всякий раз, когда происходит *прогенез* того или иного типа, мы тем самым отмечаем либо на мгновение, либо на окончательном уровне *остановку роста и развития*: у прогенетического животного, по-видимому, формируется организация личинки по сравнению с другим полом, или с соседними формами, которые не проявляют феномен *прогенеза*»[87].

К л ю ч е в о й т а к с о н : паразитические изоподы подотряда Cymothoida (по: Giard, Bonnier, 1887).

З а м е ч а н и я . ***1. О сущности феномена***. В приоритетной работе Жиара существует несколько неясных моментов, которые препятствуют пониманию особенностей прогенеза. Вследствие этого трудно установить, какой таксон является ключевым при его выделении. Большая часть статьи (22 страницы) посвящена не прогенезу, а описанию и обсуждению анатомических и физиологических изменений, возникающих у десятиногих ракообразных, зараженных паразитами-ракообразными. Последние относятся к изоподам (Cymothoidae, Bopyridae и др.) и максиллоподам (*Sacculina*). Также описываются изменения у пчел рода *Andrena* под влиянием паразита из рода *Stylops*.

Прогенез обсуждается только на трех страницах (Giard, 1887, p. 23-25), причем первое предложение, где впервые упоминается этот термин, содержит утверждение: «В целом мы считаем, что изменения, вызванные паразитарной кастрацией, должны быть приравнены к изменениям, которые являются результатом прогенеза». (Giard, 1887, p. 23, первый абзац главы VI). Что имеется в виду в данном случае под прогенезом – изменения у паразита или у хозяина, или у обоих одновременно? Это трудно понять из-за двусмысленности структуры содержания статьи. В ней практически не описаны специфические особенности онтогенеза паразитов, и большая часть статьи рассматривает *модификационные* (ненаследственные) изменения в онтогенезе хозяина, вызванные паразитизмом, в первую очередь бесплодие и во вторую – появление в морфотипе признаков противоположного пола. Эти особенности вообще не соответствуют прогенезу, поскольку в дальнейшем определении Жиара ясно указано на раннее созревание как главную его черту. Тем не менее в статье несколько раз указывается на явление остановки развития у хозяев (arrêt de développement) вследствие атрофии гениталий (Giard,1887, p. 16, 21). В этой связи суть вышерассмотренной цитаты становится еще более непонятной, а выделение нового термина происходит без явной связи с предыдущим содержанием. Прямое указание на прогенетические таксоны даны на с. 23, 24, где указаны следующие группы: *Stylops* (насекомые), *Bonellia* (аннелиды), усоногие раки, коловратки, лосось, угорь и всего один раз паразитические изоподы Cymothoidae. В большинстве этих примеров прогенез встречается только у самцов, причем к паразитам относятся только *Stylops* и Cymothoidae. У всех этих групп прогенез является, несомненно, проявлением *филогенеза,* а не модификаций.

Смешивание примеров модификационных и филогенетических изменений затрудняет не только определение ключевого таксона, но и отнесение прогенеза к внутривидовым или межвидовым гетерохрониям. Уточнения смысла понятия могут быть найдены в объемной монографии Жиара и Бонни (Giard, Bonnier, 1887), в которой даны описания только

---

86 “D’une manière générale, nous croyons qu’il faut assimiler les modifications dues à la castration parasitaire à celles qui sont le résultat de la *progenèse*. Nous disons qu’il y a *progenèse* lorsque chez un animal la reproduction sexuée s’opère d’une façon plus ou moins précoce, c’est-à-dire lorsque les produits sexués (oeufs ou spermatozoides) se forment et mûrissent avant que l’être n’ait atteint son complet développement” (Giard,1887, p. 23).

87 “Chaque fois qu’il y a *progenèse* dans un type déterminé, on constate donc soit momentanément, soit d’une façon définitive, un *arrêt de croissance et de développement*: l’animal progénétique a, par suite, l’aspect d’une larve sexuée, lorsqu’on le compare soit à l’autre sexe, soit aux formes voisines qui ne présentent pas le phénomène de la *progenèse*” (Giard,1887, p. 24).

паразитических изопод подотряда Cymothoida, и, в первую очередь, надсемейств Bopyroidea и Cryptoniscoidea. В разделе «Диморфный гермафродитизм и протандрический прогенез энтонисцидий» (Giard, Bonnier, 1887, p. 207) все примеры прогенеза отмечаются только у видов данной группы паразитических изопод. Так, на с. 209-211 отмечается, что все личинки (только самцы) криптонискоид уже содержат зрелые семенники, то есть характеризуются ювенильной скороспелостью. В дальнейшем эти половозрелые личинки могут претерпевать частичный метаморфоз, превращаясь в самок или оставаясь самцами (в тех случае, когда они менее связаны с хозяином), однако у некоторых видов метаморфоз не происходит, что позволяет констатировать остановку развития. У изопод проявления протандрического прогенеза разнообразны (Giard, Bonnier, 1887, таблица на с. 214), но все описанные разновидности являются таксоноспецифичными.

Таким образом, вторая работа Жиара свидетельствует, что ключевым таксоном для прогенеза следует считать паразитических изопод, а сам прогенез правильнее относить к межвидовым гетерохрониям. Данные по разнообразию жизненных циклов у ключевого таксона позволяют уточнить и особенности прогенеза: раннее созревание при прогенезе является обязательным признаком, в то время как остановка развития и роста необязательным. Тем не менее в общей характеристике всех самцов изученных изопод (Giard, Bonnier, 1887, p. 45, 155) отмечается, что для всей группы характерен резкий половой диморфизм по размеру тела, поскольку самцы всегда значительно меньше самок. Это означает, что прогенез у самцов был связан в той или иной степени с остановкой роста.

2. О трактовках феномена. Понятие прогенеза, как и неотении, испытало различные трансформации в своей трактовке. С одной стороны, его неоднократно смешивали с неотенией (см. синонимику), даже сам автор термина А. М. Жиар, который приводил в качестве примера прогенеза аксолотля и личинок тритонов (Giard, 1887, p. 23). Иногда прогенез рассматривают не как гетерохронию, а как механизм неотении (Rosmini, 1901). В рамках Канонической модели прогенез понимается как отрицательная межвидовая гетерохрония, при которой созревание потомка по сравнению с предком происходит на ювенильной стадии с остановкой роста и развития соматических признаков: «Педоморфоз посредством *прогенеза* (ускоренного созревания по сравнению с соматическим развитием)...Онтогенез потомка просто усекается ранним достижением половой зрелости… В отношении соматического развития потомок меньше по размеру и педоморфен, – иными словами, сексуально зрелый и ювенильный. Соотношение размера и формы остается неизменным»[88] (Gould, 1977, p. 256).

Похожие формулировки в основной работе С. Гулда встречаются неоднократно (Gould, 1977, p. 9, 179, 228, 256, 485) и они, в целом, формально совпадают с приоритетным определением. Тем не менее ряд авторов (Reilly et al., 1997) полагают, что от определения Жиара они отличаются. В частности, Райли с соавторами полагают, что в нем не содержится указаний на задержку развития соматических признаков, вследствие чего прогенез, по их мнению, должен рассматриваться как исключительно репродуктивная гетерохрония. Это несомненная ошибка, проистекающая от того, что данные авторы опираются на определение Жиара только в цитатах из работы Гулда со страницы 23 (см. выше). Складывается впечатление, что оригинальных работ Жиара они не читали, поскольку в них содержится четкое указание на остановку роста и развития соматических признаков в нескольких местах текста, где он описывает сущность прогенеза (Giard, 1887, p. 23-25). В особенности это касается цитаты со с. 24 (см. выше). Таким образом, трактовка прогенеза Гулда вполне соответствует определению Жиара.

Кроме вышеозначенной дискуссии в работе Райли и соавторов содержится еще несколько странных и противоречивых

[88] "Paedomorphosis by *progenesis* (acceleration of maturation with respect to somatic development). …Descendant ontogeny is simply truncated by the early attainment of sexual maturity. … In somatic development, the descendant is both smaller and paedomorphic - in other words, it is a sexually mature juvenile. The correlation of size and shape is unchanged" (Gould, 1977, p. 256).

замечаний, касающихся прогенеза. Указанные авторы предлагают отказаться от прогенеза как термина для описания перехода к более раннему завершению развития[89]. Судя по тексту, авторы имели в виду отказ от трактовки прогенеза по Гулду и Алберч и др., поскольку, как они отмечают, ссылаясь на различные публикации (Reilly et al., 1997, p. 126), гетерохронии по репродуктивным и соматическим признакам никогда не совпадают. Тем не менее здесь же утверждается, что прогенез вполне может быть описан как случай (то есть разновидность) репродуктивного изоморфоза (новый термин, введенный Райли с соавторами). Между тем в предлагаемой ими системе гетерохроний прогенез не упоминается вообще, а вместо него используется термин гипоморфоз с указанием на прецедент такого решения : «Наконец, гипоморфоз является логичным и однозначным описательным термином для противоположности гиперморфоза. В нем четко описан частный случай гетерохронного сдвига, включающего более раннее смещение развития определенного признака, и он не имеет других значений, которые могли бы вызвать путаницу. Некоторые авторы уже отказались от прогенеза *sensu* Alberch et al., (1979), предпочитая ему термин гипоморфоз (Shea, 1983, 1988; McKinney & McNamara, 1991; Reilly, 1994)»[90] (Reilly et al., 1997, p. 127). Характерно, что в данной цитате в ссылках на публикации была допущена ошибка: в работе McKinney & McNamara, 1991 прогенез занимает привычное для Канонической модели место в системе педоморфозов, в то время как гипоморфоз отсутствует.

Позиция Райли с соавторами в отношении прогенеза выглядит весьма противоречиво, поэтому отказ от этого термина следует считать необоснованным. Несмотря на то, что несовпадение гетерохроний по разным признакам является общепризнанной закономерностью, несостоятельно отрицать комплексные гетерохронии, к которым, по всей видимости, принадлежит прогенез.

1.3.1.3. ИЗОМОРФОЗ Reilly et al., 1997

= isomorphosis: Reilly et al., 1997; Hart, Wray, 1999

Диагноз. Положительная или отрицательная межвидовая гетерохрония любого ранга, сопровождающаяся проксимальным или дистальным смещением границ онтогенетических стадий без изменения их количества и пропорций, что не приводит к морфологическим изменениям в филогенезе. Межвидовой аналог изогенеза.

Приоритетное определение. Reilly et al., 1997, p. 123: «Гетерохрония также может возникать, не влияя на форму потомка в большем количестве случаев, связанных с комбинациями двух или трех простых возмущений... Форма признака у предка и потомка одинакова, но потомок достиг одной и той же формы через различные онтогенетические траектории. Поскольку у потомка нет усечения или растяжения формы, то это нельзя отнести ни к педоморфозу, ни к пераморфозу. Мы предлагаем термин *изоморфоз* для случаев, когда гетерохрония не влияет на форму потомка»[91].

---

[89] "Rejection of progenesis as a term for describing a shift to an earlier offset" (Reilly et al., 1997, p. 125).

[90] "Finally, hypomorphosis is the logical and unambiguous descriptive term for the opposite of hypermorphosis. It clearly describes the restricted case of a heterochronic shift involving an earlier offset of development in a particular trait and has no other meanings that could cause confusion. Several workers have already abandoned progenesis *sensu* Alberch *et al.*, (1979) in favor of the term hypomorphosis.» (Shea, 1983, 1988; McKinney & McNamara, 1991; Reilly, 1994)" (Reilly et al., 1997, p. 127).

[91] "Heterochrony can also occur without affecting the offset shape in a large number of cases involving combinations of two or three of the simple perturbations (Fig. 2B). Shape of the trait in the ancestor and descendant is the same but the descendant arrived at the same shape via a different ontogenetic trajectory. Because there is no truncation or extension of shape in the descendant, this is not paedomorphosis or peramorphosis. We propose the term isomorphosis for cases in which heterochrony does not affect the offset shape" (Reilly et al., 1997, p. 123).

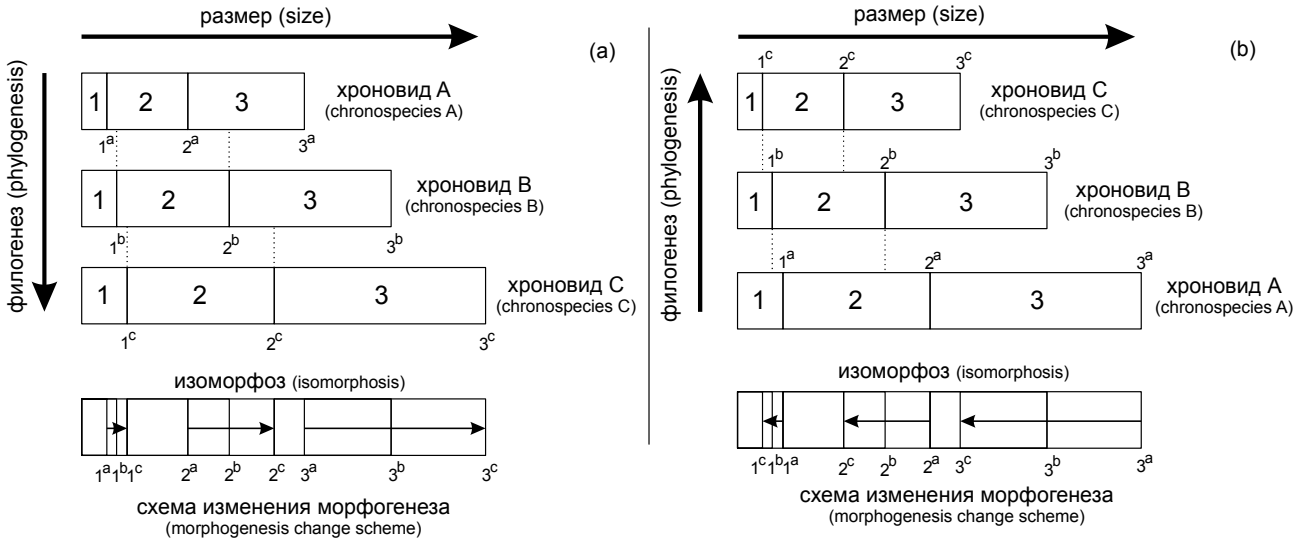


Рис. 8. Схема изоморфоза, образующегося при увеличении филетического размера (магнификации) **(a)** и его уменьшении (минификации) **(b)**. Цифрами 1-3 обозначены стадии развития. Во всех этих вариантах размер принят в качестве хронометра развития. Продолжительность стадий морфогенеза изменяется строго пропорционально в филетической последовательности.

Figure 8. Scheme of isomorphosis resulting from an increase in phyletic size (magnification) **(a)** and a decrease in phyletic size (minification) **(b)**. Numbers 1-3 indicate stages of development. The size is taken as a chronometer of individual development in all these variants. The duration of the morphogenetic stages varies strictly proportionally in phyletic sequence.

Р а з н о в и д н о с т и . Могут быть выделены две разновидности изоморфоза – отрицательный, приводящий к дистальному смещению стадий, и положительный, при проксимальном сдвиге стадий.

З а м е ч а н и я . Изоморфоз лучше всего наблюдается при изменении филетического размера (магнификация и минификация, см. выше) без нарушения последовательности и пропорций онтогенетических или морфогенетических стадий[92]. При магнификации происходит дистальное смещение и пропорциональное растяжение стадий, напоминающее брадигенез (кажущийся брадигенез) (**рис. 8a,** см. также **рис. 33**), при минификации, наоборот, стадии развития смещаются проксимально и испытывают пропорциональное сжатие, напоминающее тахигенез (кажущийся тахигенез) (**рис. 8b**). Настоящие брадигенез или тахигенез всегда приводят к нарушению пропорций морфогенетических стадий и изменению формы у потомка по сравнению с предковым состоянием. Все эти проявления показаны на примере аммоноидей (см. ниже).

[92] Соблюдение этого принципа возможно в том случае, если размер организма используется в качестве хронометра развития, как это принято при изучении морфогенеза многих таксонов, в частности аммонитов (см. ниже).

1.3.2. Внутривидовые гетерохронии

1.3.2. Intraspecific heterochrony

Внутривидовые гетерохронии (авторство: Reilly et al., 1997) – это таксономически не выраженный результат внутривидовой изменчивости скорости развития, который приводит к смещению границ стадий морфогенеза и онтогенеза в проксимальную (перагенез) или дистальную сторону (реювенация). *Изменчивость скорости морфогенеза* выражается в появлении морфологических вариаций на разных стадиях онтогенеза. Ускорение морфогенеза означает тахиморфию, замедление – брадиморфию. *Изменчивость времени завершения развития* (или просто времени развития) приводит или к остановке развития (прогения, протетелия), его удлинению или пролонгации (гиперперагенез). *Изменчивость скорости созревания и темпов роста* также может выражаться в их ускорении (тахигеронтия) или замедлении (брадигеронтия). Все эти разновидности изменчивости скорости развития объединяются в две группы – перагенез и реювенация.

1.3.2.1. ПЕРАГЕНЕЗ Reilly et al., 1997

= peragenesis: Reilly et al., 1997

Диагноз. Внутривидовая положительная гетерохрония максимально широкого ранга. Внутривидовой аналог геронтоморфоза. Альтернативный феномен: реювенация.

Приоритетные определения. 1. Reilly et al., 1997, p. 135: «Для терминов общего порядка, обозначающих процессы, вызывающих внутривидовую гетерохронию (как параллели с общепринятыми процессами педоморфоза, изоморфоза и пераморфоза), мы предлагаем термины педогенез, *перагенез* и изогенез, соответственно»[93].

2. Reilly et al., 1997, p. 137: «Термин *перагенез* предложен для всех процессов удлинения развития особей внутри вида. Он был выбран как параллель к термину "пераморфоз"»[94].

Разновидности – тахиморфия, тахигеронтия и гиперперагенез.

Замечания. Авторы данного понятия и названия С. М. Райлли с соавторами (Reilly et al., 1997) не подразделяли перагенез (и обратный ему, в их трактовке, педогенез) на гетерохронии подчиненного ранга. Вместо этого они обозначили модусы (способы) гетерохронных изменений или элементарные нарушения развития (simple developmental perturbations), с помощью которых реализуются гетерохронии. К модусам перагенеза и пераморфоза ими отнесены акселерация, гиперморфоз и предисплайсмент, а к модусам педогенеза (=реювенации) и педоморфоза – децелерацию, гипоморфоз и постдисплайсмент, то есть явления развития, которые рассматриваются в литературе чаще всего как самостоятельные межвидовые гетерохронии. Данное решение Райлли и др. мотивируют тем, что гетерохронии всегда имеют комплексную природу, обусловленную сочетанием нескольких модусов, а не одного.

1.3.2.1.1. Тахиморфия Schmidt, 1925, 1926

= онтогенетическое ускорение (частично): Берг, 1922, 1977

= Tachymorphie: Schmidt, 1925, 1926

= тахиморфия: Иванов, 1945а,б; 1969; 1976; Митта, 1990; Киселев, 2020б; 2022

[93] "For the general terms for *processes* producing intraspecific heterochrony (to parallel the general processes of paedomorphosis, isomorphosis, and peramorphosis) we propose the terms paedogenesis, *peragenesis* and isogenesis, respectively" (Reilly et al., 1997, p. 135).

[94] "The term *peragenesis* is proposed for the general process of extending development among individuals within species. It was chosen to parallel the term peramorphosis" (Reilly et al., 1997, p. 137).

Д и а г н о з . Перагенез с большой широтой, характеризующийся ускорением морфогенеза соматических признаков при сохранении постоянной скорости роста сомы и терминальной стадии морфогенеза. Тахиморфия не приводит к изменению дефинитивных размеров. Альтернативный феномен: брадиморфия.

П р и о р и т е т н о е о п р е д е л е н и е . 1. Schmidt, 1925, S. 520: «...изменения формы (метаморфозы), которые должны претерпеваться в ходе развития, не всегда происходят при одном и том же размере. Таким образом, от нормально развивающейся промежуточной формы можно отличить те особи, которые изменяются только тогда, когда они увеличиваются в размерах или медленнее, – я называю их *брадиморфными*, а с другой стороны, те, которые изменяются быстрее, – их назвали бы *тахиморфными*»[95].

2. Schmidt, 1925, S. 526: «Признаки изменчивости, которые нередко трактуются неверно, особенно ярко проявляются в том, что изменение формы у любого вида происходит несколько раньше или позднее, или, вернее, у чуть более крупных или более мелких особей. Таким образом, у таких видов можно различать медленно развивающиеся, или *брадиморфные*, и быстро развивающиеся, или *тахиморфные*, группы особей: при одинаковых размерах брадиморфные формы имеют широкие ювенильные обороты, тахиморфные – высокие взрослые обороты»[96].

3. Schmidt, 1926, S. 199: «Мы сравниваем только экземпляры одного размера и обнаруживаем, что некоторые индивиды претерпевают метаморфоз – мы называем их быстро сформировавшимися: *тахиморфы*; другие все еще находятся в состоянии метаморфоза, они медленно формируются: брадиморфы»[97].

4. Schmidt, 1926, S. 203: «Мы рассматриваем брадиморфию и тахиморфию как проявление обычного варьирования ископаемых аммонитов»[98].

К л ю ч е в о й т а к с о н : аммоноидеи.

З а м е ч а н и я . ***1. О сущности феномена***. Из приоритетных определений наиболее ясно следует, что брадиморфия и тахиморфия – это проявления внутривидовой изменчивости, что является главной особенностью внутривидовой гетерохронии. Другие составляющие определений Х. Шмидта нуждаются в пояснении. Так, в характеристике бради- и тахиморфии автором названий используется слово «метаморфоз», что дает основание брадиморфию рассматривать как синоним или разновидность неотении (о чем можно заключить даже из заголовка статьи Шмидта). Понимание метаморфоза Шмидтом достаточно широкое: на первой странице своей статьи (Schmidt, 1926) он рассматривает его в классическом смысле как процесс разрушения личиночных признаков при переходе к взрослой стадии онтогенеза, однако затем он допускает, что аммониты (ключевой таксон в его исследовании) могли претерпевать метаморфоз несколько раз. Очевидно, метаморфоз по Шмидту следует понимать как смену любых морфологических стадий, которые можно проследить в морфогенезе

[95] "...die im Laufe der Entwicklung durchzumachenden Formänderungen (Metamorphose) gehen durchaus nicht immer bei gleicher Größe vor sich. Man kann also von einer normal sich entwickelnden Mittelform solche Individuen unterscheiden, die sich erst bei bedeutenderer Größe oder langsamer verändern – ich nenne sie bradymorph, und andrerseits solche, die sich schneller verändern – diese wären tachymorph zu nennen" (Schmidt, 1925, S. 520).

[96] "Variationsmerkmale, die oft verkannt worden sind, zeigen sich besonders darin, daß der irgendeiner Art izukommende Formwechsel bald früher, bald später, oder richtiger gesagt, bei etwas größeren oder etwas kleineren Individuen eintritt. Man kann also bei solchen Arten zurückgebliebene oder bradymorphe und frühreife oder tachymorphe Individuengruppen unterscheiden: bei gleicher Größe haben dann die bradymorphen Formen die breitmündige Jugendwindung, die tachymorphen die hochmündige Altersform" (Schmidt, 1925, S. 526).

[97] "Wir vergleichen nur gleichgroße Stücke und finden, daß einige Individuen in der Metamorphose vorausgeeilt sind – diese nennen wir schnell umgeformt: *tachymorph*; andere sind in der Metamorphose noch zuruck, diese sind langsam urngeformt: bradymorph" (Schmidt, 1926, S. 199).

[98] "Wir haben Bradymorphie and *Tachymorphie* als normale Variation fossiler Ammoneen kennen gelernt" (Schmidt, 1926, S. 203).

раковины аммонитов. Именно такую смену он продемонстрировал на примере *Eumorphoceras reticulatum* Phill. Брадиморфные экземпляры, в отличие от тахиморфных, сохраняют во взрослом состоянии морфотип ювенильной стадии развития (jugosus), а более поздней морфологической стадии (dorsalis) не достигают.

Таким образом, тахиморфию и брадиморфию, по Шмидту, следует рассматривать как процесс ускорения или замедления морфогенеза, в результате которого индивидуальная особь в разном возрасте достигает определенной морфогенетической стадии (по одному или нескольким признакам), а в отдельных случаях (при экстремальной брадиморфии) не достигает вообще. Именно в таком понимании брадиморфия и тахиморфия рассматривалась другими исследователями, в первую очередь А. Н. Ивановым: «Вариации в скорости онтогенеза – это уклонения, обычно временные, связанные с тем, что у данной особи тот или иной признак находится в состоянии, которое уже пройдено (брадиморфия) или еще не достигнуто (тахиморфия) нормальной формой, развивающейся со средней скоростью. Однако с приближением взрослого состояния уклонения, обусловленные замедленностью развития или ускоренным развитием, постепенно сглаживаются, и у взрослых форм признаки получают типичное выражение» (Иванов, 1945б, с. 6).

2. О применении критерия зрелости. Брадиморфия и тахиморфия рассматриваются как противоположные модусы изменчивости скорости морфогенеза и развития соматических признаков, которые выражаются независимо от состояния зрелости индивидуумов или наступления той или иной онтогенетической (не морфогенетической) стадии. Поэтому эти феномены можно наблюдать на большей части онтогенеза (или постэмбриогенеза). В приоритетных работах Шмидта понимание этих различий неотчетливо, что проявляется в постоянном использовании понятия зрелости при оценке смещения в ту или иную сторону морфогенетических стадий у аммонитов. Тем не менее автор приходит к выводу, что эти понятия при оценке изменчивости скорости развития нужно различать: «В большинстве случаев, когда рассматривается варьирование у вида аммонитов или гониатитов, речь идет о высокой зрелости или недозрелости. Случайно ли это или тахиморфные или брадиморфные формы следует понимать в этом смысле?»[99] (Schmidt, 1926, S. 199). Шмидт не дает недвусмысленного ответа на этот вопрос, однако, судя по контексту приводимых им примеров, автор не использовал четких критериев определения зрелости у аммонитов. По-видимому, единственным критерием зрелости он считал диаметр раковины: более крупные экземпляры рассматривались как более зрелые (Hochmündigkeit), а мелкие – менее зрелые и недозрелые (Breitmündigkeit). Такое употребление понятия следует считать условным, поскольку на момент написания статьи еще не была разработана теория полового диморфизма и неразрывно связянное с ней учение о признаках зрелости у аммонитов (Makowsky, 1962; Callomon, 1963; Иванов, 1971, 1975; Davis, 1972).

1.3.2.1.2. Тахигеронтия Teisseyre, 1889 emend. Mitta, 1990

≈ Tachygerontes: Teisseyre, 1889
≈ mikrogerontisch: Schmidt, 1926; Hölder, 1952
= Mikrogerontie: Hölder, 1952
= тахигеронтность: Митта, 1990
= тахигеронтия: Киселев, 2020; 2022

Диагноз. Перагенез, при котором наступление терминальной (геронтической) стадии происходит при меньших, по сравнению с нормальными особями, дефинитивных размерах. Тахигеронтия обусловлена комплексом причин, в том числе индивидуальным ускорением развития и замедлением роста. Она всегда сопровождается положительным изогенезом (см. изогенез, ниже). Альтернативный феномен: брадигеронтия.

Приоритетные определения. 1. Teisseyre, 1889, S. 616: «С другой стороны, в индивидуальном развитии внутри

[99] "Um Hochmündigkeit oder Breitmündigkeit handelt es sich in den meisten Fällen, wo vom Variieren einer Art von Ammoniten oder Goniatiten die Rede ist. Ist das ein Zufall oder haben wir da jedesmal in diesem Sinne aufzufassende tachymorphe oder bradymorphe Formen?" (Schmidt, 1926, S. 199).

другой группы Perisphincten – *тахигеронтов*, которые в средней юре выражены серией мутаций *Perisph. martiusi* и *Perisph. tenuiplicatus*, обычно представлены небольшими формами...»[100].

2. Teisseyre, 1889, S. 618: «После потери своих парабол, *тахигеронты* должны пройти сравнительно короткий период роста, чтобы завершить свое развитие, для достижения так называемого абсолютного размера, что указывает на данный вид… Кстати, здесь можно заметить, что *тахигеронты* были обязаны своим названием только этой последней характеристике, так что в этом смысле их можно было назвать только быстро стареющими формами»[101].

3. Митта, 1990, с. 50: «Под *тахигеронтными* особями понимаются экземпляры, рано достигающие зрелости и, по-видимому, заканчивающие свой рост. Они отличаются от обычных представителей вида взрослыми признаками раковины (слабообъемлющий последний оборот, очень широкий пупок) при вдвое-втрое меньших размерах».

Ключевой таксон: аммоноидеи.

Разновидности. При обычной тахигеронтии изменяется только скорость роста, а скорость морфогенеза остается постоянной. Вследствие этого изменение дефинитивных размеров не зависит от изменения последовательности и количества онтогенетических и морфогенетических стадий. В обратном случае тахигеронтия может сопровождаться тахиморфией (микрогеронтия).

Замечания. ***1. О сущности феномена***. Приоритетная трактовка термина изменена по принципу используемости (см. выше). Лоренц Тейссейр под названием брадигеронтов и тахигеронтов обозначил формы аммонитов, достигающие различного конечного диаметра и неодинакового развития специфических морфологических признаков (параболических ребер). При этом брадигеронтные аммониты рано теряют ювенильную скульптуру и достигают больших терминальных размеров, а у тахигеронтов ювенильные ребра сохраняются на зрелой стадии развития при меньших дефинитивных размерах. После работ Дж. Калломона (Callomon, 1963) подобные формы принято относить к макроконхам и микроконхам. Иную трактовку бради- и тахигеронтии предложил В. В. Митта (Митта, 1990), который рассматривал оба явления как проявление внутривидовой изменчивости скорости наступления зрелости, дефинитивных размеров и последней стадии морфогенеза. Таким образом, трактовка данных понятий претерпела трансформацию, автора которой следует считать первым ревизующим бради- и тахигеронтии. В своей статье В. В. Митта на примере волжских аммонитов показал частотное и размерное соотношение бради- и тахигеронтов с нормогеронтными экземплярами. Им отмечается существенные размерные отличия и весьма редкую встречаемость бради- и тахигеронтов, поэтому к этим группам отнесены резко уклоняющиеся экземпляры. Изучение других групп аммонитов показало, что вариации конечного размера у аммонитов могут распределяться более плавно, поэтому соотношение бради-, тахи- и нормогеронтов может быть любым (Киселев, Рогов, 2018; Киселев, 2020б). Границы между этими группами определяются, в основном, статистически по терминальному размеру. Морфологические отличия на дефинитивной стадии уже следует рассматривать как проявления бради- и тахиморфии.

2. ***О применении названий Шмидта и Хёльдера***. Для обозначения морф изменчивости, которые можно рассматривать как близкие

---

[100] “Dem gegenüber sind für den individuellen Entwickelungs lauf innerhalb des anderen Stammes von Perisphincten - *Tachygerontes*, welcher in dem mittleren Jura durch die Mutationsreihe des *Perisph. martiusi* und jene des *Perisph. tenuiplicatus*, somit im Allgemeinen durch kleinwuchstige Formen repräsentirt wird, die folgenden Erscheinungen massgebend” (Teisseyre, 1889, S. 616).

[101] “Nach dem Verluste ihrer Parabeln haben foglich die *Tachygerontes* nur mehr eine verhältnissmässig überaus kurze Wachstumsphase durchzumachen, um ihre Entwickelung endgilting abzuschliessen, d.h. um die für die gegebene Art bezeichnende, sozusagen absolute Grösse der Dimensionen zu erreichen….Nebenbei mag hier bemerkt werden, dass die *Tachygerontes* blos diesem letzteren Charakterzuge ihren Namen zu verdanken haben, so dass sie blos in diesem Sinne als rasch alternde Formen bezeichnet werden könnten” (Teisseyre, 1889, S. 618).

в отношении тахигеронтных и брадигеронтных морфотипов, Х. Шмидт (Schmidt, 1926) предложил названия "микрогеронтический" и "мегалэфебический", которым не дал строгого определения. Явления, обозначенные ими, он трактовал как сугубо теоретические альтернативы тахиморфии и брадиморфии (Schmidt, 1926, S. 199): «Строго говоря, все это (*тахиморфия и брадиморфия*) выполняется при соблюдении требования постоянной скорости роста, иначе теоретически оставалась бы возможность, при которой скорость развития была бы постоянной, а скорость роста была бы небольшой у тахиморфов и большой у брадиморфов; но словосочетания, которые бы в этой связи были бы наиболее адекватны (такие как *микрогеронтический* и *мегалэфебический*), являются недостаточно оправданными»[102]. Этими названиями умозрительно определены результаты развития, мало отличающиеся от брадиморфии и тахиморфии, однако процессы, которые к этому могут привести, диаметрально противоположны. К результатам таких процессов следует отнести и изменение терминальных размеров индивидуума: уменьшение при микрогеронтии и увеличение при мегалэфебии, то есть то, что является важнейшим следствием тахигеронтии и брадигеронтии. Сам Шмидт концепцию этих феноменов не развивал, поэтому трудно судить, насколько точно они соответствуют друг другу. Однако, в дальнейшем Х. Хёльдеру удалось продемонстрировать их проявления на примере аммонитов: «Как это ни парадоксально, мелкоразмерные и, следовательно, медленно растущие экземпляры имеют "тахиморфный" вид, более крупные экземпляры – более "брадиморфный". Парадокс только в том, что Х. Шмидт ввел эти прилагательные для быстрого и медленного развития формы раковин, которые увеличивали линейные размеры с одинаковой скоростью, тогда как явление в нашем случае относится к разной скорости роста. Поэтому целесообразно пользоваться понятием *микрогеронтии* (наступление зрелости при небольшом размере раковины), которое рассматривал и Шмидт»[103]. (Hölder, 1952, S. 46). Гетерохронию с такими признаками, по-видимому, следует рассматривать как частный случай тахигеронтии.

3. ***О критериях и границах феномена***. Вариации дефинитивных размеров индивидуумов зависят от различных причин (см. замечание 2 в разделе «Минификация»). При работе с массовым эмпирическим материалом их определить чаще всего невозможно, в особенности у ископаемых таксонов, поэтому бради- и тахигеронтию удобнее использовать и в том случае, когда истинная природа конечных размеров не вполне выяснена. Вариации терминального размера при сохранении полноценной одной и той же дефинитивной стадии онтогенеза у всех особей одной популяционной выборки можно объяснить двумя альтернативными способами: 1) при одинаковой скорости роста разные особи заканчивают онтогенез *в разное время* (*в разном возрасте*) вследствие замедления или ускорения общего развития (включая созревание и морфогенез соматических признаков). При таких различиях в развитии одни особи завершают онтогенез раньше при меньших терминальных размерах (рано "стареющие" – собственно тахигеронты), а другие позднее при больших размерах (поздно "стареющие" – собственно брадигеронты); 2) при разной скорости роста разные особи завершают онтогенез в *одно и то же время развития*, но при различных терминальных размерах. У быстрорастущих особей дефинитивный размер будет больше

[102] “Genau genommen steckt hierin noch die Voraussetzung, daß die Wachstumsgeschwindigkeit einigermaßen konstant war, sonst bestünde theoretisch noch die Möglichkeit, daß die Umwandlungsgeschwindigkeit dieselbe war und nur die Wachstumsgeschwindigkeit bei tier Tachymorphie sehr klein, bei tier Bradymorphie sehr groß war; aber Wortbildungen, die in dieser Beziehung exakt wären (wie *mikrogerontisch* and *megalephebisch*), erschienen nicht verstandlich genug” (Schmidt, 1926, S. 199).

[103] “Kleinwüchsige und also langsam wachsende Stücke zeigen deshalb paradoxerweise ein „tachymorphes“, größerwüchsige Stücke ein mehr „bradymorphes“ Erscheinungsbild. Die Paradoxie rührt aber lediglich daher, daß H. Schmidt (1926) diese Adjektiva für schnelle und langsame Form-Entwicklung gleich schnell wachsender Gehäuse geprägt hat, während die Erscheinung in unserem Fall auf verschieden schnelles Wachstum zurückgeht. Es empfiehlt sich daher, den ebenfalls von Schmidt schon erwogenen Begriff der Mikrogerontie (Eintritt der Reife-Merkmale bei geringer Gehäuse- Größe) zu verwenden” (Hölder, 1952, S. 46).

(брадигеронты s. l. или мегалэфебы), у медленнорастущих – меньше (тахигеронты s. l. или микрогеронты).

Теоретически между разными типами роста и развития могут наблюдаться различные соотношения, что должно обеспечивать высокое разнообразие дефинитивных размеров. Взаимное (триггерное) усиление разных типов скорости роста и развития может привести к появлению гигантов (быстрый рост и медленное развитие) или карликов (медленный рост и быстрое развитие). Остальные размерные классы (крупный, средний, мелкий) могут достигаться в популяции при различных сочетаниях типов скорости роста и развития, включая буферные взаимодействия. Последние наиболее благоприятны для достижения средних терминальных размеров особи, то есть для нормы (**табл. 5**).

Изменчивость скорости развития (собственно гетерохронии) и скорости роста (не относящейся к гетерохрониям) очень трудно отделить друг от друга при практическом изучении организмов, и различать собственно брадигеронтов и тахигеронтов от их условных двойников почти невозможно. Поэтому эти категории следует рассматривать в более широком смысле (s. l.), не только в отношении медленного или быстрого созревания особей и морфогенеза. Соответственно, к брадигеронтам следует относить *любые* (в отношении скорости роста и развития) крупноразмерные и гигантские особи (**табл. 5**, выделено сплошной заливкой), а к тахигеронтам любые мелкоразмерные и карликовые особи (**табл. 5**, выделено штриховкой). Поэтому описываемые разновидности внутривидовых гетерохроний невозможно относить ни к соматическим, ни к репродуктивным гетерохрониям (по: Reilly et al., 1997, p. 126). Они могут иметь комплексную природу.

Если же различать брадигеронтию и тахигеронтию в узком смысле, то есть как феномены, образующиеся при постоянной скорости роста, но различающиеся скоростью созревания, то к брадигеронтам следует относить только медленно созревающие особи, а к тахигеронтам – быстро созревающие (**табл. 6**). Этот подход, по вышеописанным причинам, рассматривается в данной работе только как теоретический, однако он может иметь и практическое применение, если появится возможность различать влияние на дефинитивные размеры скорости роста и развития в отдельности.

1.3.2.1.3. Гиперперагенез (Dommergues et al., 1986) emend. herein

= переразвитие: Соболев, 1924
= hypermorphose (part.): Dommergues et al., 1986

Диагноз. Перагенез, вызванный отсрочкой созревания, в результате которой происходит пролонгация онтогенеза и, как следствие, переразвитие (усложнение дифференцировки или морфологии) соматических органов и увеличение размеров индивидуума. Внутривидовой эквивалент гиперморфоза.

Ключевой таксон: головоногие.

Замечания. ***1. Обоснование выделения***. Данный феномен может быть рассмотрен на примере изменчивости скорости развития у аммонитов вида *Aegoceras capricornum* (Dommergues et al., 1986; Dommergues, 1987). Его норму составляют брадигенетические карлики с мономорфным морфогенезом. К редким внутрипопуляционным разновидностям относятся более крупные особи с биморфным морфогенезом, которые в конце развития надстраивают новую стадию с более сложным строением скульптуры (более детальный разбор этого примера см. ниже в разделе 2.2.3). Ж. Л. Доммерге с соавторами не считали необходимым разделять внутривидовые и межвидовые гетерохронии и рассматривали биморфную разновидность *A. capricornum* как результат гиперморфоза. Черты переразвития у данной формы очевидны и характеризуют многие признаки гиперморфоза, за исключением одного: они не составляют норму вида, а их появление не связано с филогенезом таксона, свойственного гиперморфозу в приоритетном понимании. Поэтому описанный феномен следует относить к самостоятельному виду положительных внутривидовых гетерохроний, для обозначения которых здесь используется рабочее название гиперперагенез.

Другие примеры гиперперагенеза могут быть найдены среди таксонов современных головоногих, отличающихся высокой изменчивостью дефинитивных размеров и размерным полиморфизмом. Например, у кальмара *Doryteuthis gahi* в популяция зрелых самцов

Таблица 5. Положение размерных групп брадигеронтов s.l. (показаны сплошной заливкой) и тахигеронтов s.l. (показаны штриховкой) на схеме, отражающей зависимость терминальных размеров индивидуумов от общей скорости роста и общей скорости созревания.

Table 5. Position of size groups of bradygeronts s.l. (shown by solid fill) and tachygeronts s.l. (shown by shading) in a diagram showing the dependence of terminal size of individuals on overall growth rate and overall maturation

Параметры скорости онтогенеза		Общая скорость созревания		
		Низкая (при медленном созревании)	Средняя (при нормальном созревании)	Высокая (при быстром созревании)
Общая скорость роста	низкая (при замедленном росте)	среднеразмерные	мелкоразмерные	карлики
	средняя (при нормальном росте)	крупноразмерные	среднеразмерные	мелкоразмерные
	высокая (при ускоренном росте)	гиганты	крупноразмерные	среднеразмерные

выделяются три размерные морфы, из них самая крупная, получившая название "супербыка" (Superbull), появляется редко и нерегулярно (Jones et al., 2019a, fig. 6), причем моменты максимальной численности этой морфы совпадают с экстремумами циклов течения Эль-Ниньо (Jones et al., 2019b). Морфа "супербыка" (длина мантии более 25 см) отличается от нормальной морфы (длина мантии 10-20 см):

а) гигантизмом;

б) существенно увеличенной продолжительностью жизни и отсрочкой созревания (Jones et al., 2019b, fig. 5); и

в) заметным переразвитием некоторых соматических и генеративных органов и изменением их корреляций (Jones et al., 2019b, fig. 3) (**рис. 9**).

Таблица 6. Положение размерных групп брадигеронтов s.s. (показаны сплошной заливкой) и тахигеронтов s.s. (показаны штриховкой) на схеме, отражающей зависимость терминальных размеров индивидуумов от общей скорости роста и общей скорости развития.

Table 6. Position of size groups of bradygeronts s.s. (shown by solid filling) and tachygeronts s.s. (shown by shading) in a diagram showing the dependence of terminal size of individuals on overall growth rate and overall rate of development.

Параметры скорости онтогенеза		Общая скорость созревания		
		Низкая (при медленном созревании)	Средняя (при нормальном созревании)	Высокая (при быстром созревании)
Общая скорость роста	низкая (при замедленном росте)	среднеразмерные	мелкоразмерные	карлики
	средняя (при нормальном росте)	крупноразмерные	среднеразмерные	мелкоразмерные
	высокая (при ускоренном росте)	гиганты	крупноразмерные	среднеразмерные

Тело "супербыка" имеет значительно более вытянутую форму, бóльшую площадь и массу плавников по-сравнению с другими морфами (Jones et al., 2019a), что также означает переразвитие эктосоматических органов в одном направлении. Все эти особенности могут свидетельствовать о формировании у *D. gahi* новой стадии морфогенеза и пролонгации индивидуального развития в пределах одной из внутривидовых морф.

2. Отличия от брадигеронтии. Переразвитие индивидуума сопровождается ростом линейных размеров особи, вследствие чего гиперперагенез имеет сходство с брадигеронтией. Отличить эти феномены можно по

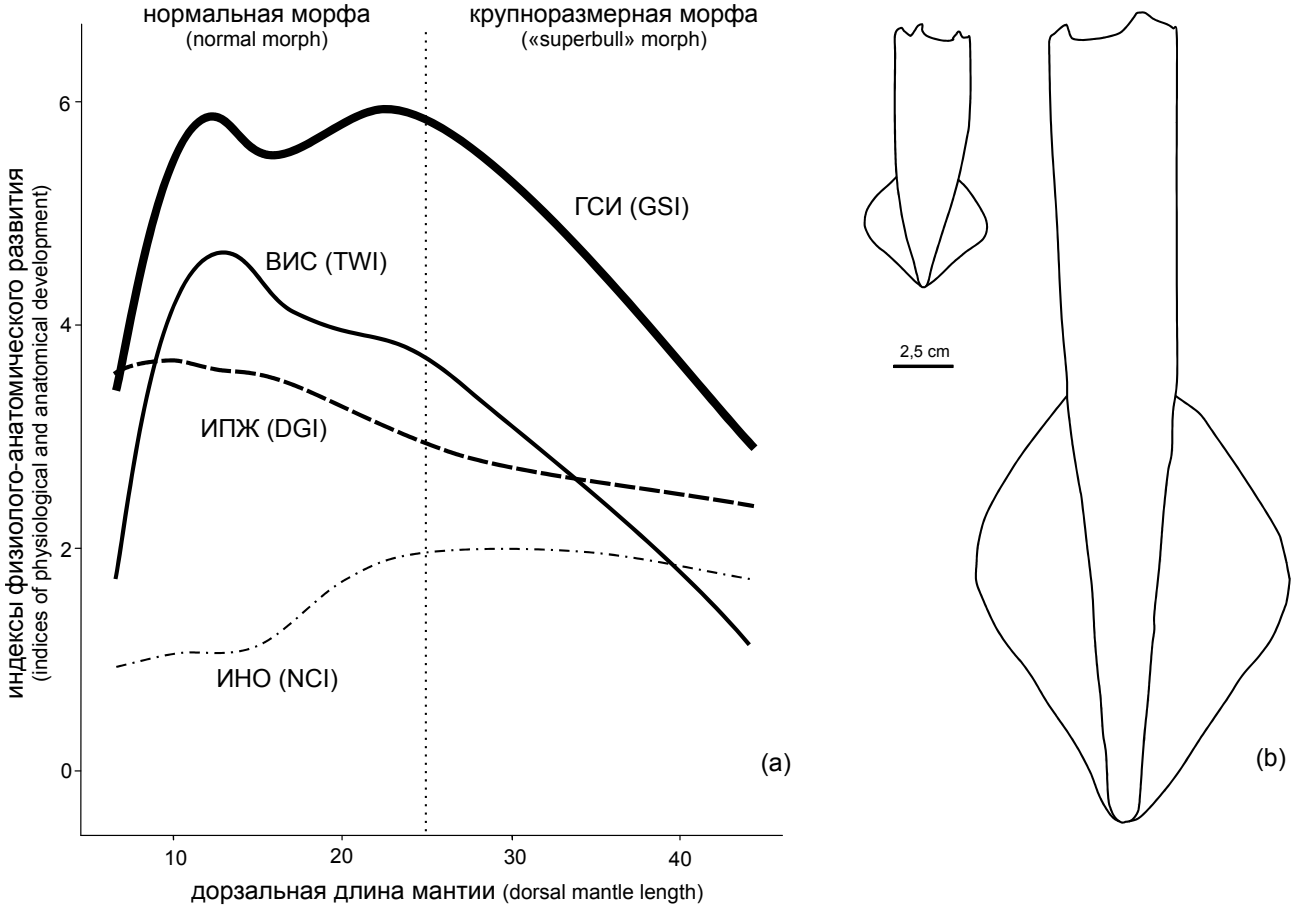


Рис. 9. Признаки гиперперагенеза у крупноразмерной морфы самцов кальмара *Doryteuthis gahi.* **(a)** – диаграмма изменения параметров физиолого-анатомического развития в морфогенезе, по (Jones et al., 2019b, fig. 3, с изменениями), демонстрирующая пролонгацию онтогенеза и симптомы переразвития у морфы "супербыка". ГСИ – гонадосоматический индекс, ИПЖ – индекс пищеварительной железы, ВИС – весовой индекс семенников, ИНО – индекс нидхэмова органа. **(b)** – изображение мантии зрелых особей нормальной морфы (слева) и крупноразмерной морфы – "супербыка" (справа) с сохранением пропорций размера и формы, по (Jones et al., 2019a, fig. 2, с изменениями).

Figure 9. Signs of hyperperagenesis in the large-sized male squid morph *Doryteuthis gahi*. **(a)** – diagram of changes in physiological and anatomical development parameters during morphogenesis, from (Jones et al., 2019b, fig. 3, with modifications), showing prolongation of ontogenesis and symptoms of overdevelopment in the "superbull" morph. GSI, gonadosomatic index, DGI, digestive gland index, TWI, testis weight index, and NCI, Needham's complex index. **(b)** – image of the mantle of mature individuals of the normal morph (left) and the large-sized morph, "superbull" (right), with proportions of size and shape preserved, according to (Jones et al., 2019a, fig. 2, with modifications).

качественным признакам. Во-первых, увеличение соматических размеров при брадигеронтии обусловлено высокой скоростью роста и (или) медленным созреванием (см. выше), а при гиперперагенезе отсрочкой созревания и более продолжительным жизненным циклом. Во-вторых, гиперперагенез сопровождается пролонгацией и, как следствие, появлением новой стадии морфогенеза (онтогенеза), чего никогда не бывает при брадигеронтии.

1.3.2.2. РЕЮВЕНАЦИЯ (Gould, 1977) emend. (Reilly et al., 1997)

≈ rejuvenescence: Child, 1915
≈ rejuvenation (part.): Gould, 1977
= juvenilization (part.): Gould, 1977
= paedogenesis: Reilly et al., 1997

Этимология: от *rejuvenatio, rejuvenationis* (лат.) – омолаживание, омоложение.

Диагноз. Внутривидовая отрицательная гетерохрония максимально широкого ранга, включающая любые разновидности индивидуальной задержки развития, как соматические, так и репродуктивные. Внутривидовой аналог педоморфоза. Альтернативный феномен: перагенез.

Разновидности – брадиморфия, неотения, прогения, протетелия, ложный атавизм и брадигеронтия.

Замечания. Идея выделения гетерохронии с вышеозначенными свойствами принадлежит американским авторам С. М. Райлли, Е. О. Вайли и Д. Дж. Майнхардт (Reilly et al., 1997). Для ее обозначения ими было предложено название «педогенез»: «Мы используем термин педогенез для обозначения общего процесса, в результате которого образуются внутривидовые паттерны с усеченным развитием»[104] (Reilly et al., 1997, p. 135). В их статье отмечается, что авторство названия принадлежит К. Э. Бэру (1866), однако новая трактовка термина отличается от приоритетного определения, предложенного Бэром: «Мы просто *расширили значение педогенеза*, чтобы описать любой паттерн (репродуктивный или соматический) усеченного развития среди особей внутри вида (педогенный) и общий процесс, который производит такие усеченные паттерны (педогенез), будь то децелерация, гипоморфоз или постдисплайсмент»[105]. (Reilly et al., 1997, p. 136). Выше (см. замечания к разделу «Педоморфоз») было показано, что педогенез по приоритетному определению Бэра следует относить не к гетерохрониям, а к разновидности бесполого размножения. Педогенез Бэра и педогенез Райлли и др. – омонимы. В этой связи мы не имеем право использовать название «педогенез» для обозначения гетерохроний и в данной статье оно заменено словом «реювенация». За основу взято название rejuvenescence Ч. М. Чайлда (Child, 1915), с помощью которого он описывал внутривидовую изменчивость комплекса физиологических процессов, влияющих на омоложение и старение при индивидуальном развитии и регенерации. Несмотря на то, что Чайлд не рассматривал «реювенесценцию» в категории гетерохрониий и понимал ее в самом широком смысле, тем не менее показанная им связь процессов омоложения с *внутривидовой изменчивостью* роста и дифференцировки позволяет рассматривать этот процесс как родственный гетерохрониям.

Также для данного феномена может быть использовано название ювенилизация, которое часто применяется в литературе как термин свободного пользования в самом широком смысле. Наиболее широко его использует С. Гулд при обсуждении различных видов педоморфоза и внутривидовых задержек развития (Gould, 1977, p. 282, 301, 304, 305, 435, 436). Чаще название «ювенилизация» применяется для обозначения эволюционно значимых задержек развития. Поэтому более логично его рас-

[104] "We use the term *paedogenesis* for the general process that produces intraspecifically truncated patterns" (Reilly et al., p. 135).

[105] "We have simply expanded the meaning of *paedogenesis* to describe any pattern (reproductive or somatic) of truncated development among individuals within species (paedogenic) and the general process that produces such truncated patterns (*paedogenesis*) whether by deceleration, hypomorphosis or postdisplacement" (Reilly et al., 1997, p. 136).

сматривать как синоним отрицательных гетерохроний.

1.3.2.2.1. Брадиморфия Schmidt, 1925, 1926

= bradymorphie: Schmidt, 1925; 1926
= брадиморфия: Иванов, 1945а,б; 1969; 1976; Митта, 1990; Киселев, 2020б; 2022

Диагноз. Реювенация большой широты, характеризующаяся замедлением развития соматических признаков при сохранении постоянной общей скорости роста. Брадиморфия, в основном, не приводит к аббревиации терминальной стадии морфогенеза и изменению дефинитивных размеров. Альтернативный феномен: тахиморфия.

Приоритетное определение дано Х. Шмидтом (Schmidt, 1926, S. 199, 203), см. в разделе «тахиморфия».

Ключевой таксон: аммоноидеи.

Замечания. Согласно представлениям А. Н. Иванова (Иванов, 1945а,б; 1976), которые сформировались при изучении изменчивости скорости развития аммонитов, у зрелых брадиморфных особей терминальная морфогенетическая стадия развития не должна отличаться от таковой тахиморфных особей: «Колебание в скорости онтогенеза в популяции вида...не отражается на внешнем облике и размерах взрослых форм аммонитов». (Иванов, 1976, с. 27). Тем не менее существуют наблюдения редких случаев аббревиации терминальной стадии, присущей брадиморфам, у отдельных особей аммонитов, свидетельствующие об экстремальном замедлении их развития (см. ниже, раздел 2.2.1). Такие вариации можно рассматривать как частные случаи брадиморфии, но не исключено, что имеет смысл их отделять от брадиморфии как самостоятельную разновидность реювенации. Остальные замечания см. в разделе «тахиморфия».

1.3.2.2.2. Неотения Kollmann, 1883 emend. Camerano, 1883

= Neotenie: Kollmann, 1883 (1884a); 1884b; Schmidt, 1926; Slijper, 1936
= Neotenia: Camerano, 1883; 1884
= Неотения: Соболев, 1924

Диагноз. Реювенация ограниченной широты, обусловленная распространением соматических личиночных признаков на более поздние стадии развития без метаморфоза или с задержкой метаморфоза. Половое созревание в конце онтогенеза не является обязательным. Аббревиация факультативна. Неотения может иметь комплексную природу за счет разнонаправленных векторов развития (консервативного и пропульсивного, по: Slijper, 1936) или сочетания других гетерохроний – брадиморфии, гиперморфоза и др. (Reilly et al., 1997; Ryan, Semlitsch, 1998).

Приоритетные определения. Kollmann, 1883 (1884a), S. 391: «Вместо того, чтобы превратиться в сухопутную форму, они используют свою ювенильную форму, феномен, который я буду называть, ради краткости и чтобы иметь термин для обозначения этого явления, *неотенией* (νέοι – молодой, τείνώ – оставаться)»[106]. Это же определение почти буквально повторяется во второй статье того же автора (Kollmann, 1884b, S. 268[107]).

В литературе принято обозначать дату выхода основной работы Колльманна 1885 годом. Между тем, ее автор при цитировании своей работы (Kollmann, 1884b) указывал на 1883 г. На эту же статью с той же датой ссылается и Лоренцо Камерано, который в те же

[106] "Ihre Natur ist gar nicht mehr so begierig, terrestrisch zu werden, sie halten ihre jugendliche Form fest, eine Erscheinung, die ich der Kürze halber mit *Neotenie* bezeichnen will, um dafür ein Wort zu besitzen. (νέος - jung, τείνώ - halten, hinhalten)" (Kollmann, 1884a, S. 391).

[107] "Nicht minder auffallend ist ferner neben der Breite der Anpassung, daß die Thiere aus der nach unsern Vorstellungen ihnen aufgedrungenen Gefangenschaft in dem feuchten Element nicht sofort entfliehen, sobald sich die Gelegenheit hierfür bietet. Statt daß sie mit den ersten lauen Lüften an das Land steigen, ziehen sie vielmehr, gegen unsere Erwartung, einen längeren Aufenthalt im Wasser vor. Ihre Natur ist gar nicht mehr so begierig, terrestrisch zu werden, sie halten ihre jugendliche Form fest, eine Erscheinung, die ich der Kürze halber mit *Neotenie* (νέος jung, τείνώ halten) bezeichnet habe" (Kollmann, 1884b, S. 268).

годы, что и Колльманн, опубликовал две работы, посвященные неотении у земноводных (Camerano, 1883; 1884). При этом он использовал приоритетное определение неотении, взятое из обеих статей Колльманна, что не оставляет сомнения как в авторстве этого понятия, так и дате выхода основной статьи.

В своей первой статье Камерано отмечает, что название «неотения» недостаточно отражает суть явления, но он «готов принять название Колльманна при условии, если точно установлено, что он хочет этим сказать»[108] (Camerano, 1883, p. 87). Он также отмечает, что само слово неудачно отражает суть явления и, по его мнению, более приемлемыми названиями могли быть близкие к той же морфеме – неотония, неотазия или неотозия. После этого Камерано предлагает дополнительные варианты замены слова неотения: эмменонеотезия (emmenoneotesia – оставаться несовершеннолетним), эбосозия (ebososia) или эботерезия (eboteresi – сохраняться в юношеском состоянии), которые, по его мнению, более точно характеризует феномен (Camerano, 1883[109]). Тем не менее в дальнейшем эти названия он не использует.

К л ю ч е в о й т а к с о н: бесхвостые амфибии.

Р а з н о в и д н о с т и – полная и частичная неотения. Обе разновидности были выделены автором понятия (Kollmann, 1883 (1884b), S. 394, 396). Полная неотения (totale Neotenie) характеризуется задержкой развития как соматических признаков (у земноводных выражается в криптобранхии), так и половых органов, вследствие чего неотенические особи могут не достигать половой зрелости. Частичная неотения (partielle Neotenie) выражается в задержке развития соматических признаков (фанеробранхия у земноводных) при нормальном наступлении половой зрелости. Полную неотению В. Франц ошибочно относит к эпистазу (Franz, 1927 non Eimer, 1890). По всем характеристикам, которые он указал в своей работе (Franz, 1927, S. 31), эпистаз следует относить к гипоморфозу.

З а м е ч а н и я. ***1. О сущности феномена***. Неотения – один из самых запутанных терминов среди обозначений гетерохроний. Причина неоднозначного понимания неотении может быть связана с отсутствием конкретики в приоритетном определении, согласно которому это явление можно трактовать как онтогенетическую задержку развития в самом широком смысле, в том числе и как синоним педоморфоза. В такой ситуации уточнить формулировку можно только с помощью принципа ключевого таксона, который позволяет выяснить, какую именно задержку развития понимал автор. Необходимость такого уточнения впервые была сформулирована Слайпером (Slijper, 1936, S. 520) задолго до появления Канонической модели. Он недвусмысленно показал, что «название существовало до того, как явление было рассмотрено более подробно», после чего раскрыл необходимость изучения неотении у ключевого таксона: «если мы тщательно изучим феномен у тритона и других уроделий, мы сможем определить понятие неотении так, чтобы значение этого явления было ясным и резко отличалось от фетализации и педогенеза»[110].

Ключевыми таксонами и объектами исследования в работах Колльманна и Камерано являются бесхвостые амфибии *Rana esculenta* (=*Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758)), *Rana muta* Laurenti, 1768 (=*Rana temporaria*

---

[108] "...e sono disposto ad accettare la denominazione del Kollmann purché si stabilisca bene che cosa con essa si vuole indicare" (Camerano, 1883, p. 87).

[109] "Mi si permetta di osservare, che la parola *neotenia* (essendo τείνώ la seconda parte del composto, dovrebbe aversi piuttosto *neotonia*, o *neotasi*, o *neotosia*) non può significar altro che *tensione recente*: perchè il tenie *neo* in greco non ha mai significato oggettivo ma attributivo quando è nella prima parte di un composto: e perchè τείνώ non volle dir altro mai in greco che *stendersi*, propongo dunque piuttosto *emmenoneotesia*, che sarebbe il più preciso, *ebososia* o *eboteresi*, che sarebbero piu comodi;..." (Camerano, 1883, p. 87, курсив сохранен).

[110] "Der Name bestand also, bevor die Erscheinung genauer untersucht war. ... Untersucht man jedoch die Erscheinung bei Triton und anderen Urodelen gründlich, so kann man den Begriff Neotenie so definiëren, dass der Sinn der Erscheinung klar hervortritt und sich von Foetalisation und Paedogenesis scharf unterscheidet" (Slijper, 1936, S. 520).

Linnaeus, 1758) и *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), у отдельных особей (головастиков) которых авторы исследовали задержку ювенильных признаков. Свои наблюдения Колльманн сравнивает с данными по другим земноводным, в том числе и по аксолотлю. Первую часть статьи он посвятил описанию эмпирических наблюдений изменчивости развития у личинок бесхвостых лягушек, после чего ввёл новый термин «неотения». И только во второй части статьи он обсуждает природу неотенических особенностей аксолотля. В этой же части он полемизирует с Вайсманном (F. L. A. Weismann) относительно природы подобных задержек развития, которые тот рассматривал как проявление атавизма. Сам Колльманн неотению характеризует словом «Hemmungsbildungen», которое примерно (не буквально) соответствует понятию "задержка развития".

В работах Колльманна и Камерано нет ни одной фразы об эволюционном значении неотении, в то время как большую часть их содержания составляют данные изучения *изменчивости* проявления личиночных признаков во взрослом состоянии после созревания у разных видов земноводных. Это свидетельствует о том, что неотению следует рассматривать исключительно как *внутривидовую* гетерохронию, характеризующуюся небольшой широтой по личиночной стадии развития. Для такого вывода достаточно использовать только приоритетные публикации, без дополнительных отсылок к ревизионным работам. Тем не менее после Колльманна и Камерано понимания неотении в приоритетном значении придерживались немногие специалисты. Из их числа следует отметить Х. Шмидта (Schmidt, 1926), которым выделено две новые разновидности внутривидовых гетерохроний – тахиморфия и брадиморфия. Эти феномены он рассматривал как близкие к неотении проявления внутривидовой изменчивости. При этом он предположил, что неотения может являться экстремальным случаем брадиморфии (Schmidt, 1926, S. 203): «Настоящая неотения также может быть показана на нашем ископаемом материале, я имею в виду экстремальные формы брадиморфов, которые больше не связаны с переходными формами, тем самым создавая впечатление ненормальности»[111].

При этом Шмидт важнейшим проявлением неотении считал задержку метаморфоза. К таким же выводам приводит детальный разбор явления неотении по ключевым таксонам Е. И. Слайпера (Slijper, 1936, S. 520). Он значительно суживает значение термина, отсекая более поздние трактовки, близкие к филетической неотении или прогенезу (см. ниже), а также делает важное заключение: «термин неотения неразрывно связан с термином метаморфоз»[112]. Этот тезис полностью игнорируется в определении неотении в Канонической модели. Определение Слайпера, которое было сформулировано им после анализа развития ключевых таксонов, также не получило признания в современной доминирующей концепции гетерохроний. В нем сущность неотении неотделима от феномена метаморфоза и, что особенно важно, проявляется не более как внутривидовая изменчивость развития: «Неотения – это явление, при котором нормальный метаморфоз задерживается на неопределенное время; таким образом, индивид продолжает развиваться в направлении, характерном для личиночной жизни. В этом случае в развитии достигается этап, которого никогда не смогут достичь нормальные *особи* вида. Таким образом, в настоящем определении неотенические *особи* сравниваются с нормальными *особями того же вида*»[113] (Slijper, 1936, выделение и курсив автора).

---

[111] “Echte Neotenie haben wir vielleicht bei fossilem Material auch, ich denke da an extreme, mit Normalformen nicht mehr durch Ubergange verbundene Bradymorphformen, die den Eindruck der Abnormität machen” (Schmidt, 1925; S. 203).

[112] “Andererseits ist der Begriff Neotenie unzertrennlich an den Begriff Metamorphose gebunden;...” (Slijper, 1936, S. 520).

[113] “Neotenie ist dann die Erscheinung, bei der die normale Metamorphose für unbestimmte Zeit hinausgezögert wird; das Individuum entwickelt sich also weiter in der Richtung, die für das Larvenleben kennzeichnend ist. Hierbei wird dann ein Stadium erreicht, das normale Individuen der Art niemals erreichen können. Bei der vorliegenden Definition werden also neotenische Individuen mit normalen Individuen der gleichen Art verglichen” (Slijper, 1936, S. 520).

2. О прогенетической трактовке неотении. После Колльманна и Камерано значение понятия неотении расширялось, начиная с первых ревизий. В работе Йохана Боаса (Boas, 1896) появляется указание на обязательность половозрелого состояния у неотенической особи: «Многочисленные случаи неотении, перечисленные здесь, имеют общую черту: животное становится половозрелым на той стадии развития, когда другие его органы – все или некоторые – не достигли полного образования, или даже вообще не достигают этого состояния»[114]. Тем самым неотения сближается с прогенезом Жиара, хотя их сходство или различие Боасом констатируется неотчетливо: в одной части статьи утверждается, что эти явления, в целом, одинаковые[115] (Boas, 1896, S. 5), а в других он предлагает их разделять. Еще ближе к прогенезу находится неотения в трактовке Менерта, который в этом вопросе ссылается на Боаса: «Но и в животном мире сдвиги половой зрелости относятся к регулярным явлениям. Ибо речь идет о событиях, которые известны давно, и при определенных условиях животные все еще становятся половозрелыми в очень молодом возрасте. Это явление недавно было кратко рассмотрено Боасом и получило название неотения, предложенное Колльманном»[116] (Mehnert, 1898, S. 161). Несомненно, что в этой фразе речь идет не о сущности неотении, а о прогенезе. Впоследствии такое смешивание неотении и прогенеза стало весьма часто использоваться в зоологической практике (например, в: Rosmini, 1901; Zanandrea, 1956).

3. О непригодной трактовке понятия. Филогенетические последствия неотении были рассмотрены уже Боасом, который, наряду с примерами изменчивости скорости развития, привел многочисленный перечень таксонов, происхождение которых можно объяснить неотенией. Но, вероятно, идея рассматривать неотению в основном как межвидовую гетерохронию, впервые возникла у В. Франца (Franz, 1927, см. раздел «филетическая неотения»). По всей видимости, с этого момента состоялась главная трансформация в понимании неотении, которая начала рассматриваться как межвидовая гетерохрония. Впоследствии, такая трактовка в общих чертах была принята де Биром (de Beer, 1930) и другими специалистами, в том числе и авторами Канонической модели.

1.3.2.2.3. **Брадигеронтия** Teisseyre, 1889 emend. Mitta, 1990

≈ Bradygerontes: Teisseyre, 1889
≈ megalephebisch: Schmidt, 1926
= брадигеронтность: Митта, 1990
= брадигеронтия: Киселев, 2020б; 2022

Диагноз. Реювенация, при которой наступление терминальной (геронтической) стадии происходит при бóльших, по сравнению с нормальными особями, дефинитивных размерах. Брадигеронтия обусловлена комплексом причин, в том числе индивидуальным замедлением развития и ускорением роста. Брадигеронтия всегда сопровождается отрицательным изогенезом (см. изогенез, ниже), а иногда может быть связана с брадиморфией и, предположительно, гиперперагенезом. Альтернативный феномен: тахигеронтия.

Приоритетные определения. 1. Teisseyre, 1889, S. 616: «Представители одного рода, в который входят формы

[114] “Sammtliche hier angefiihrten Falle von Neotenie haben das Gemeinsame, dass das Thier auf einer Entwickelungs -Stufe geschlechtsreif wird, auf welcher seine übrigen Organe - alle oder einige - nicht die voile Ausbildung erreicht haben und dann überhaupt diese Ausbildung nicht erreichen” (Boas, 1896, S. 20).

[115] “Weiter ist hervorzuheben, dass die von Giard mit dem Namen progenese bezeichneten Erscheinungen im grossen Ganzen mit der Neotenie zusammenfallen” (Boas, 1896, S. 5).

[116] “Aber auch im Thierreiche gehören Verschiebungen der Geschlechtsreife zu den regelmässigen Erscheinungen. Es handelt sieb nämlich um die schon seit langer Zeit bekannten Vorkommnisse, dass unter gewissen Bedingungen Thiere noch anf einer ganz jugendlichen Stufe geschlechtsreif werden. Diese Erscheinung ist in der neueren Zeit von Boas in zusammenfassender Weise besprochen und mit dem von Kollmann vorgeschlagenen Namen Neotenie belegt worden” (Mehnert, 1898, S. 161).

Perisph. procerus, Perisph. quercinus и, возможно, другие относительно большие перисфинкты,…могут быть названы медленно стареющими формами или *брадигеронтами*»[117].

2. Митта, 1990, с. 51: «Брадигеронтными являются образцы, превышающие в диаметре нормогеронтных представителей вида в 2–3 раза».

Ключевой таксон: аммоноидеи.

Замечания см. в разделе «тахигеронтия».

1.3.2.2.4. **Прогения** (Соболев, 1924) emend. herein

= нанизм: Соболев, 1924
= прогенез: Соболев, 1924
= progenesis (part.): Gould, 1977; Alberch et al., 1979; McNamara, 1986; Dommergues et al., 1986; McKinney, McNamara, 1991.
= time hypomorphosis (part.): Shea, 1983

Диагноз. Реювенация, характеризующаяся общей остановкой индивидуального развития на адолесцентной, личиночной или ювенильной стадии. Сопровождается полной или частичной аббревиацией и, нередко, уменьшением дефинитивных размеров, а иногда (то есть не обязательно) ускоренным созреванием. Внутривидовой эквивалент прогенеза.

Ключевой таксон: аммоноидеи (примеры прогении у аммонитов рассмотрены ниже, в гл. 2.2.4).

Замечания. ***1. Об авторстве понятия***. Вариации индивидуального развития, приводящие к остановке онтогенеза на ранних стадиях, отмечались разными исследователями, но впервые они были обозначены с использованием гетерохронной терминологии, по всей видимости, Д. Соболевым (Соболев, 1924, с. 101-102). Подобные внутривидовые и внутрипопуляционные вариации у растений он отнес к феномену нанизма, а у животных – прогенеза и неотении. В этой связи автором понятия можно считать Д. Соболева, несмотря на то, что он не считал необходимым отличать внутривидовые гетерохронии от межвидовых.

2. О сущности феномена. Основная отличительная особенность прогенических особей – раннее завершение онтогенеза, то есть сокращение времени их развития по сравнению с нормальными представителями той же популяции. Поэтому прогенические особи во взрослом состоянии сохраняют морфотип, свойственный стадиям, предшествующим терминальной. В организации последней фазы индивидуального развития у прогенических индивидуумов могут присутствовать признаки, характерные для взрослой стадии нормы. При этом последняя стадия морфогенеза, в норме свойственная для вида, не сохраняется или сильно видоизменяется, что означает ее полную или частичную аббревиацию. Такие особи не обязательно достигают половозрелого состояния, поэтому в той или иной степени могут считаться аберрантными. При выделении прогенических особей критерии половозрелости и (или) скороспелости чаще всего неприменимы, в особенности при изучении ископаемых таксонов.

3. Сравнение. В отличие от прогенеза прогения возникает не у вида, а только у особи и не связана с появлением новых таксонов. Также она не обязательно приводит к половозрелому состоянию и чаще всего является результатом аномалии индивидуального развития. У прогенических особей организация взрослой стадии неустойчивая, во многом случайная, что обусловлено незавершенной коадаптацией органов и сменой программы развития. При прогенезе, наоборот, формируется новая устойчивая норма, характерная для вида в целом. В популяции с однородной структурой прогенические особи редки, но при географической дифференциации ареала они могут стать основой для формирования дискретной адаптивной нормы (как это показано на примере аммонитов: см. раздел 2.2.4).

Прогения наиболее близка к протетелии, которая также относится к отрицательным внутривидовым гетерохрониям. Главное отличие между ними состоит в широте гетерохро-

[117] “Die Vertreter des einen Stammes, zu welchem die Formenreiche des *Perisph. procerus*, jene des *Perisph. quercinus* und wahrscheinlich noch andere relativ grosswüchsige Perisphincten gehören,…somit als *Bradygerontes* bezeichnet werden” (Teisseyre, 1889, S. 616).

нии: у прогении она включает и личиночную и адолесцентную стадии, в то время как протетелия только личиночную. Также при протетелии, как это показано на примере ключевого таксона (насекомые), формируется своеобразная взрослая стадия с участием архаичных структур, в норме отсутствующих на взрослой стадии. Таких особенностей при прогении не наблюдается, тем не менее протетелию можно рассматривать как частный случай прогении, более широкого явления.

1.3.2.2.5. Протетелия Kolbe, 1903

= prothetelie: Kolbe, 1903
≈ metathetely: Strickland, 1911
= hysterotelie: Schulze, 1922
= progenesis (part.): Gould, 1977; McNamara, 1986; McKinney, McNamara, 1991

Диагноз. Специфичная реювенация небольшой широты, сопровождающаяся общей остановкой индивидуального развития на личиночной стадии и полной или частичной аббревиацией. Организация последней стадии морфогенеза представляет сочетание (нередко индивидуально уникальное) личиночных и взрослых признаков, при этом последние не характерны в полной мере для взрослых нормальных особей. Факультативные (не обязательные) особенности: уменьшение дефинитивных размеров и ускоренное созревание. Внутривидовой эквивалент прогенеза, возможная разновидность прогении.

Приоритетные определения. Kolbe, 1903, S. 28: «Для явления преждевременного развития личинок я хотел бы предложить термин "*протетелия*". Это слово происходит от προθείν = ожидание и τέλος = цель развития, конечная цель»[118].

Ключевой таксон: насекомые, в первую очередь чешуекрылые.

Замечания. Явление остановки развития, получившее название протетелия, было впервые изучено автором термина Германном Кольбе на примере соснового коконопряда *Dendrolimus pini*. Среди гусениц этого вида найдены аномальные особи, у которых развитие заканчивается перед метаморфозом, то есть до стадии куколки. Из таких гусениц формируются своеобразные "взрослые", но неполовозрелые особи, у которых сохраняются личиночные признаки и органы (зачатки половой системы, сердца и центральной части нервной системы, глаза) и появляются органы, онтогенетически продвинувшиеся в развитии, то есть условно взрослой организации (антенны, ротовой аппарат, ноги). Похожие превращения были также отмечены у аномальных гусениц тутового шелкопряда *Sericaria mori*, которые превращались до стадии формирования кокона в мотыльков с телом гусеницы, недоразвитыми головой и крыльями. Близкий феномен описан и у личинок жесткокрылых (*Tenebrio molitor*).

Кольбе интерпретировал новообразованные органы в теле личинки как органы куколки и имаго, преждевременно развитые в результате неполного метаморфоза, не характерного для нормальных особей (претерпевающих полный или "катастрофический" метаморфоз). Неполный метаморфоз, по мнению автора, был характерен для предков чешуекрылых. Также "взрослые" органы аномальных личинок имеют архаичное строение, так же не свойственное норме. Организация таких гусениц соответствует нимфе, при этом сами аномальные гусеницы обозначены Кольбе как возвратные формы (Rückschlags-Formen), поскольку «эти личинки, имеющие онтогенетически прогрессивное формирование отдельных органов, выглядят филогенетически регрессивными»[119].

Описание протетелии у ключевого таксона характеризует это явление как остановку развития, в конце которого сформирована условно взрослая стадия, не достигшая половой зрелости. Соответственно, истинно взрослая стадия (имаго) и предшествовавшая ей стадия куколки испытали аббревиацию. Такое явление больше всего напоминает прогению, но отличается от нее небольшой широтой только по личиночной стадии, по поздней границе которой происходит усечение онтогенеза, а также архаичным своеобразием морфологии новообразованной "взрослой" стадии. Вероятно, такая своеобразная гетерохрония может быть описана

[118] "Für die Erscheinung der vorschnellen Entwickelung von Larven möchte ich die Bezeichnung „*Prothetelie*" vorschlagen. Dieses Wort ist hergeleitet aus προθείν = vorauseilen und τέλος = Entwickelungsziel, Endziel" (Kolbe, 1903, S. 28).

[119] "Während die genannten Larven ontogenetisch eine progressive Ausbildung einzelner Organe aufweisen, erscheinen sie phylogenetisch regressiv" (Kolbe, 1903, S. 30).

только у некоторых животных с личиночным развитием в первую очередь насекомых

От прогенеза протетелия отличается так же, как и прогения (см. выше).

Вероятным синонимом протетелии является гистеротелия, выделенная П. Шульце (Schulze, 1922) в работе о задержках развития у бабочек-пядениц и других насекомых: «С самого начала следовало ожидать, что иногда будет происходить обратный процесс, а именно, что отдельные органы куколки и имаго аномальным образом останутся в личиночном состоянии. Я хочу назвать это явление применительно к Кольбе термином гистеротелия (ύστέρος – отставать)»[120]. Сам автор рассматривал это явление как разновидность протетелии.

Метателия выделена Е. Стрикландом в работе о влиянии паразитизма на развитие двукрылых – симулид: «Для ненормально задержанного в развитии состояния, вызываемого у личинок *Simulium* присутствием *Mermis*, я хотел бы предложить слово "метателия" (Μεταθείν, отставать, и τέλος, завершение)»[121] (Strickland, 1911, p. 313).

Авторы этих наименований привели несколько примеров явлений остановки развития на личиночной стадии онтогенеза или сохранения личиночных органов у отдельных особей насекомых на стадии куколки или имаго. Никаких указаний на филогенетическое значение этих гетерохроний в статьях не содержится. Все это свидетельствует о том, что протетелию, гистеротелию и метателию следует рассматривать только как проявления *изменчивости* времени завершения развития, то есть внутривидовую гетерохронию, близкую к прогении. Так, для метателии по ключевому таксону (симулиды) характерна, как и для прогении, остановка развития на ювенильной стадии, отсутствие скороспелости и необязательность уменьшения дефинитивных размеров. К специфичным чертам метателии относится причинная основа – паразитизм и признаки патологии на условно взрослой стадии. В той же мере это относится и к гистеротелии.

Характерной особенностью описаний протетелии и всех ее разновидностей является отсутствие указаний на скороспелость аномальных особей. Кольбе специально отмечал, что ничего не может сказать о развитии половых органов у протетелических индивидуумов, поэтому все приводимые им примеры относятся к задержке развития соматических органов. Дальнейшие исследования протетелии или метатели у насекомых также не отмечают у них признаков ускоренного созревания и созревания вообще (William, 1914; Hyslop, 1916; Chapman, 1926; Landis, Davidson, 1934; Oosthuizen, Shepard, 1936; Doane, 1980). Это свидетельствует о том, что протетелия приводит чаще всего к аберрации развития, чем к формированию новой адаптивной нормы.

1.3.2.2.6. Ложный атавизм (Kohlbrugge, 1897) emend. herein

= Rückschlagsbildung: Gerlach, 1880
= Atavismus: Gerlach, 1880
= Entwicklungshemmungen (part.): Kohlbrugge, 1897
= Atavismus (part.): Eimer, 1897; Mehnert, 1897
= atavism (part.): Hall, 1984, 2010; McKinney, McNamara, 1991; Tomić, Meyer-Rochow, 2011; Zanni, Opitz, 2013
= задержки развития (частично): Шмальгаузен, 1938
= атавизм (частично): Биологический...словарь, 1986

Диагноз. Остановка развития эмбриональных признаков, сохраняющихся в постэмбриональном периоде как редкие внутривидовые вариации. Внутривидовой аналог фетализации.

Ключевой таксон: большинство примеров данного феномена, приведенных Я. Г. Кольбрюгге и И. И. Шмальгаузеном, относится к человеку (см. ниже).

Замечания. В настоящее время под полноценным атавизмом принято понимать повторное случайное появление у отдельных

[120] "Es war von vornherein zu erwarten, daß auch der umgekehrte Vorgang gelegentlich vorkommen würde, daß nämlich einzelne Organe der Puppe und Imago abnormerweise auf einem larvalen Zustand stehen bleiben würden. Ich will diese Erscheinung in Anlehnung an die Kolbesche Bezeichnung *Hysterotelie* nennen (ύστέρος - zurückbleibend)" (Schulze, 1922, S. 111).

[121] "For the abnormally retarded condition as produced in the *Simulium* larvae by the presence of *Mermis* I should like to suggest the word "*metathetely*." «Μεταθείν, to run behind, and τέλος, the completion" (Strickland, 1911, p. 313).

особей признаков, ранее полностью утраченных, в то числе и в результате филетической редукции (Correns et al., 1912, p. 30; Hall, 1984, p. 89; Корж, Гасанов, 2022, с. 228). Это определение не вполне соответствует этимологии названия[122], приоритетному пониманию термина, как в отношении автора названия, так и первого ревизующего, а также примерам атавизмов, приводимым различными авторами. В этой связи необходимо разобраться в исторических трансформациях данного термина.

Появление термина «атавизм» принято связывать с трудами французского ботаника Антуана-Николя Дюшена (Duchesne Antoine-Nicolas [1747-1827]), который, по мнению Г. Занни и Дж. М. Опитца (Zanni, Opitz, 2013, p. 2823), предположительно (seems), может считаться автором данного названия или понятия.

Мне не удалось обнаружить в тексте двух упоминаемых в литературе трудов Дюшена, посвященных «натуральной истории земляники» (Duchesne, 1766; 1786), упоминания слова «атавизм». Также не замечено, чтобы этот автор использовал близкие по значению наименования (например, réversion), ставшие в дальнейшем синонимами атавизма в специальной литературе. Тем не менее, в тексте работ Дюшена иногда встречаются указания на возможность возвращения исходного, но утраченного потомками фенотипа у некоторых рас земляники. К ним относятся две фразы из поздней его работы (Duchesne, 1786, p. 532): «Мы даже не видели, чтобы он производил особей, которые имеют тенденцию восходить к первобытной расе» и «...с тех пор он постоянно распространялся и даже воспроизводился с помощью своих семян, а также путем производства нескольких особей, восходящих к первобытной расе».[123] В этих предложениях отражен феномен появления дикого фенотипа (вероятно по комплексу признаков) у отдельных особей, что отчасти отвечает определению атавизма. Но вряд ли такое почти случайное упоминание этой формы изменчивости земляники может рассматриваться как описание нового биологического явления.

На авторство Дюшена указано и в работе его современника, французского ботаника Огюста Сажере (Sageret, 1826), но без ссылок на публикации. Впоследствии, ботаник Огюст Пирами де Кондолье (или Декандоль) к авторам термина относит Дюшена и Сажере (A. P. de Candólle, 1832, p. 737), но при этом дает ссылку на приоритетную публикацию только для одного Сажере (на с. 701). Таким образом, мы можем рассматривать определение атавизма Сажере как приоритетное до тех пор, пока не будет найдено оригинальное высказывание Дюшена (если оно существует в каких-либо работах). Сажере характеризует этот феномен следующим образом: «Атавизм, слово, взятое от латинского atavus, aïenl, которое, по мнению M. (=*monsieur*) Дюшена, выражает либо сходство, которое растения и животные могут иметь со своими предками, либо даже более заметную склонность, которую они, по-видимому, должны вспомнить и снова демонстрировать, даже в довольно отдаленные времена, после некоторого забвения, со своими предками, иногда даже по косвенной линии, например, с дядями, тетями и т. д.»[124] (Sageret, 1826, p. 288).

В качестве примеров атавизма Сажере рассматривает случаи повторного появления дискретных (несмешиваемых) признаков и их комбинаций у отдельных особей гибридных сортов различных растений (в первую очередь дыни и тыквы) и, в меньшей степени, у животных и человека. Предками таких атавистических особей являются генеалогически ближайшие поколения того же вида или скрещиваемых сортов. В точности таком же ключе, как у Сажере, понимают атавизм А. П. де Кондолье (A. P. de Candólle, 1832, p. 737-742) и его сын, – выдающийся систематик растений Альфонс де Кондолье (A. L. de Candólle, 1838, S. 272; 1855, p. 1084-1085). Нетрудно заметить, что все

---

[122] Название «атавизм» происходит от латинского слова atavus, которое буквально переводится как отец прапрадеда или дед прапрадеда (Дворецкий, 1976, с. 109).

[123] “Nous ne l'avons même pas vu produire d'individus qui tendissent à remonter à fa race primitive».; «...il s’est depuis propagé constamment, & est même reproduit par ses graines, mais en produisant aussi quelques individus remontés à la race primitive” (Duchesne, 1786, p. 532).

[124] “Atavisme, mot tiré du latin atavus, aïenl, imaginé par M. Duchesne pour exprimer soit la ressemblance que les plantes et les animaux peuvent avoir avec leurs ascendans, soit encore plus une tendance marquée qu’ils paraissent avoir à rappeler et à offrir de nouveau cette ressemblance, même à des époques assez éloignées, après une espèce d’oubli, avec leurs ascendans, quelquefois mème en ligne indirecte, comme avec les oncles, tantes, etc.” (Sageret, 1826, p. 288).

описываемые Сажере и другими французскими ботаниками случаи атавизма объясняются менделевским расщеплением[125] и не соответствуют атавизму в современном значении.

Новое, более широкое понимание атавизму придал Чарльз Дарвин. В своей первой, наиболее известной работе (Darwin, 1859) он еще не использовал слово «атавизм», а многочисленные случаи соответствующего ему явления охарактеризовал как реверсии к давно утерянным признакам (reversion to ancestral characters, reversions to long-lost characters) и рассматривал их как проявление изменчивости, наблюдаемое у пород и сортов, выведенных путем селекции (Darwin, 1859, p. 14-26, 150-170). В другой своей известной работе, посвященной изменчивости животных и растений, возникающей под влиянием одомашнивания, Дарвин уже употребляет слово «атавизм» и посвящает ему отдельную главу (Darwin, 1868, p. 28-61). В ней он разбирает многочисленные случаи возвращения дикого фенотипа у животных и растений, при этом разрабатывает классификацию атавизма. Он выделяет 5 типов атавизма[126], среди которых случаи менделевского расщепления уже занимают более скромное место.

Таким образом, Дарвин существенно расширил понимание атавизма и может рассматриваться как первый ревизующий этого термина. Другая трансформация термина связана с работой крупного германского зоолога Людвига Плате (1910, по: Шмальгаузен, 1938, с. 57). Этот автор к атавизмам отнес филетически далекие признаки, в то время как возобновление признаков (в первую очередь рецессивных, проявляющихся в фенотипе вследствие менделевского расщепления) на протяжении немногих поколений исключал. Такая смещенная трактовка термина наиболее близка к современному его пониманию и существенно отличается от приоритетной.

Анализируя классификацию атавизмов, разработанную Плате,[127] И. И. Шмальгаузен исключил из нее третью категорию группы спонтанных атавизмов: «в) задержки развития, т. е. случайные остановки на палингенетических эмбриональных стадиях. Например: лишние грудные соски, гипертрихоз, шейная фистула у человека[128] и т. п.» (Шмальгаузен, 1938, с. 58). При этом он пишет (там же): «Последнюю группу атавизмов Л. Плате я бы не стал относить к атавизмам, так как при этом не восстанавливается исчезнувший признак, а сохраняется эмбриональный. Такие остановки развития на палингенетической стадии принципиально ничем не отличаются на остановки в развитии на какой-нибудь неогенетической стадии». Ранее к тому же выводу пришел нидерландский морфолог Якоб Генрих Кольбрюгге (Kohlbrugge, 1897, S. 9), который рассматривал случаи сохранения хвоста у человека во взрослом состоянии как задержку развития (Entwicklungshemmungen).

Точка зрения Кольбрюгге и Шмальгаузена используется в настоящей работе в качестве основания для выделения внутривидового аналога фетализации – ложного атавизма. Его широкое распространение у млекопитающих предполагалась еще Э. Слайпером (Slijper, 1936, S. 507), однако автором этой разновидности внутривидовых гетерохроний, по всей видимости, следует считать Кольбрюгге. Отчасти характеристика данного феномена близка представлениям Г. Эймера (Eimer, 1897, S. 23) и Э. Менерта (Mehnert, 1897, S. 105), которые полагали, что любые атавизмы следует рассматривать как индивидуальные задержки развития, то есть гетерохронии в нашем понимании.

---

[125] В этой связи показательно, что А. Сажере относят к предшественникам Г. Менделя (Zirkle, 1951).

[126] Все атавизмы или реверсии Ч. Дарвин разделяет на следующие группы: 1. Реверсия к утерянным признакам чистыми или нескрещенными формами. 2. Реверсия у одичавших животных и растений. 3. Реверсия к признакам, полученным от скрещивания, в случае субвариаций, рас и видов. 4. Реверсия путем размножения почками – частичная реверсия сегментами в одном и том же цветке или плоде или в разных частях тела одного и того же животного. 5. Скрещивание как непосредственная причина реверсии.

[127] Среди атавизмов Л. Плате выделяет (Шмальгаузен, 1938, с. 57-61): 1. Гибридные атавизмы. 2. Спонтанные атавизмы, включающие разновидности: а) дегрессивные; б) прогрессивные; в) задержки развития.

[128] К той же категории принадлежат широко распространенные в литературе примеры атавизма, такие, как сохранение во взрослом состоянии полноценных рудиментов хвоста у человека (Gerlach, 1880; Hall, 1984, 2010; Tomić, Meyer-Rochow, 2011) и задних конечностей у китообразных (Hall, 1984; McKinney, McNamara, 1991; Tomić, Meyer-Rochow, 2011; Zanni, Opitz, 2013). Их нельзя относить к атавизму не только в приоритетном его понимании, но и в поздней трактовке данного термина (Дарвина), поскольку эти образования формируются еще у эмбриона как часть нормы развития, а не являются случайными аномалиями.

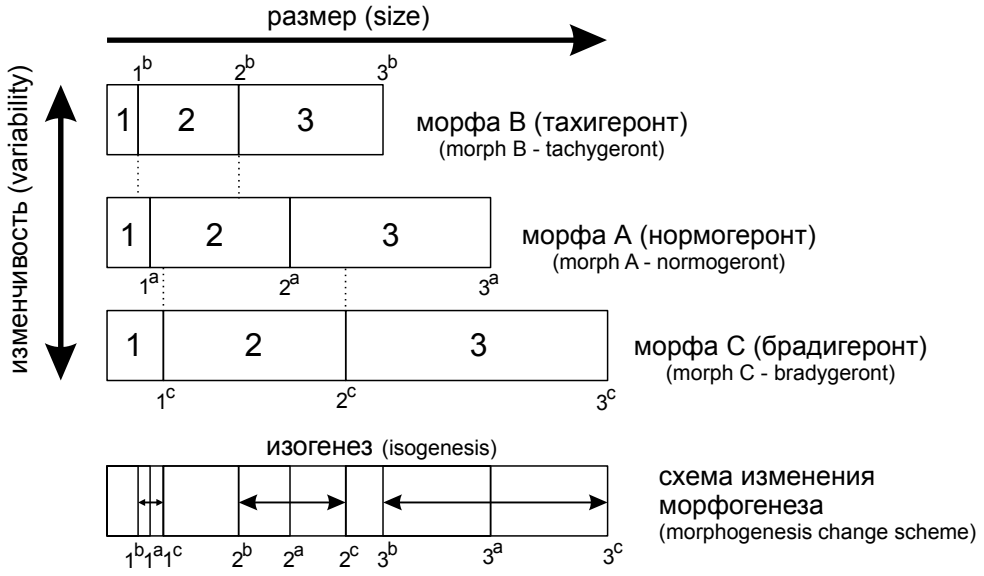


Рис. 10. Схема изогенеза, образующегося при внутривидовой изменчивости дефинитивного размера в сторону его увеличения (брадигеронтии) или уменьшения (тахигеронтии). Цифрами 1-3 обозначены стадии развития. Во всех этих вариантах размер принят в качестве хронометра индивидуального развития.

Figure 10. Scheme of isogenesis resulting from intraspecific variability of the definitive size in the direction of its increase (bradygeronty) or decrease (tachygeronty). The size is taken as a chronometer of individual development in all these variants.

1.3.2.3. ИЗОГЕНЕЗ Reilly et al., 1997

= isogenesis: Reilly et al., 1997

Диагноз. Положительная или отрицательная внутривидовая гетерохрония любого ранга, сопровождающаяся относительно нормы вида проксимальным или дистальным смещением границ онтогенетических стадий без изменения их количества и пропорций, что не приводит к морфологическим изменениям при внутривидовой изменчивости. Внутривидовой эквивалент изоморфоза.

Приоритетное определение. Reilly et al., 1997, p. 138: «*Изогенез*. Индивидуумы, которые достигают компенсации формы вида через другую онтогенетическую траекторию, называются изогенными»[129].

Разновидности. Могут быть выделены две разновидности изогенеза – отрицательный, приводящий к дистальному смещению стадий, и положительный, при проксимальном сдвиге стадий.

Ключевой таксон. В качестве примеров изогенеза авторами названия и понятия указаны земноводные *Ambystoma talpoideum.*

Замечания. Изогенез лучше всего наблюдается при внутривидовой изменчивости дефинитивных размеров (брадигеронтия и тахигеронтия, см. выше) без нарушения последовательности и пропорций онтогенетических или морфогенетических стадий. При брадигеронтии происходит дистальное смещение и пропорциональное растяжение стадий, напоминающее брадиморфию (кажущаяся брадиморфия), при тахигеронтии, наоборот, стадии развития смещаются проксимально и испытывают пропорциональное сжатие, напоминающее тахиморфию (кажущаяся тахиморфия) (**рис. 10**). Все эти проявления показаны на примере аммонитов (см. ниже в разделе 2.2.2).

[129] "*Isogenesis*. Individuals that attain the species offset shape via a different ontogenetic trajectory are termed isogenic" (Reilly et al., 1997, p. 138).

1.4. Заключение по разделу

1.4. Conclusion by the section

Чтобы отражать реальные случаи темпоральных изменений в развитии организмов, система гетерохроний не должна быть чрезмерно теоретизирована, умозрительна и упрощена. Простота Канонической модели побеждает "тиранию терминов" (по выражению Маккини и Макнамары), но заменяет ее деспотизмом схемы, хотя и не лишенной известного изящества. Это существенно ограничивает аналитические возможности данной концепции. Означенная проблема усугубляется еще и тем, что решая вопрос с избытком труднозапоминаемых терминов с помощью избирательной синонимии, теория не разрешает проблему номенклатуры названий, которая не может быть урегулирована простым назначением одного из возможных синонимов.

Большинство феноменов, входящих в классификационные схемы гетерохроний, имеют сложную природу, которая обусловлена не только сочетанием скорости развития и временных рамок гетерохронных сдвигов, как это принято в Канонической модели, но и другими признаками: широтой и глубиной, дефинитивным состоянием, глобальностью, локальностью и другими признаками. Поэтому окончательный перечень гетерохроний может включать множество разновидностей, отражающих реальное разнообразие изменений онтогенеза.

Не исключено, что со временем могут быть эмпирически выявлены и описаны новые виды гетерохроний, включая своеобразные разновидности, характерные лишь для некоторых таксонов. Например, у млекопитающих весьма вероятно разделение фетализации на общую (=инфантилизм, по Слайперу) и частичную (классическую, в понимании Слайпера). Выделение внутривидовых аналогов можно предполагать в отношении адультации (например, у асцидий), эмбрионизации и дезэмбрионизации.

Также в дальнейшем могут быть выделены как особые феномены разные виды локальных гетерохроний. В настоящей работе охарактеризованы только две такие разновидности – неравная акселерация и неравная ретардация. Теоретически локальные аналоги могут быть выделены для всех видов глобальных или системных межвидовых гетерохроний, включая прогенез (как это предлагает Маккини и Макнамара), а также и у внутривидовых гетерохроний. Однако, вряд ли такие действия являются продуктивными без предварительного эмпирического описания подобных феноменов. Отличительная особенность рассмотренной выше системы гетерохроний – ее эмпиричность, поскольку она включает описание явлений, существование которых подтверждено наблюдениями.

Распознавание гетерохроний узкого значения позволяет проводить более тонкий анализ индивидуального развития и филонтогенезов, чем при использовании категорий общего значения, принадлежащих теоретическим схемам. В этой связи сохранение ряда специфических разновидностей (адультация, фетализация и др.), не нашедших место в различных моделях, имеет практическую ценность для описания *разнотипных* явлений. Уже начиная с работ Гарстанга, неоднократно констатировалось, что не все гетерохронии таксономически всеобщи, поэтому некоторые из них могут иметь неодинаковое значение в филогенезе тех или иных таксонов. В этой связи все гетерохронии можно разделить на *универсальные* и *специфичные*. К разновидностям первой категории, которые могут быть найдены у любых таксонов, относится большинство положительных (акселерация, гиперморфоз, минификация, тахиморфия, тахигеронтия) и отрицательных гетерохроний (ретардация, магнификация, брадиморфия, брадигеронтия). К группе с высокой спецификой относятся гетерохронии, характерные для организмов, в индивидуальном развитии которых присутствует метаморфоз (неотения, филетическая неотения, адультация, протетелия). Весьма специфичны прогенез и

прогения, которые свойственны, в основном, беспозвоночным и растениям, и менее присущи высшим позвоночным. Фетализация, наоборот, более характерна для организмов с длительно развивающимся эмбрионом, в первую очередь позвоночных.

Важно не забывать, что все разновидности гетерохроний выделены при изучении макроскопических животных. По-видимому, у микроорганизмов и высших растений, отличающихся особой механикой развития и критериями границ морфогенетических стадий, могут быть выделены собственные и высокоспецифичные гетерохронии, которые лишь в общих чертах могут соответствовать универсальным гетерохрониям, установленным у животных. В отношении растений такая возможность обусловлена «своеобразием приложения “основного” (*биогенетического*) закона биологии к ботаническим объектам» и его связи с «доктриной индивидуации у растений» (Козо-Полянский, 1937, с. 7). В отличие от животных у растений корреляционные зависимости выражены слабее, вследствие чего гетерохронии приводят к более выраженным последствиям (Тахтаджян, 1946, с. 83) и, скорее всего, характеризуются большей диссоциативностью. Соответственно, у растений можно предполагать большее развитие, чем у животных, частичных (локальных) разновидностей гетерохроний.

Также различная специфика гетерохроний может наблюдаться у организмов с адитивным и диффузным ростом (термины Б. М. Козо-Полянского, 1937). В первом случае изменение структур в онтогенезе происходит путем надстройки с сохранением структур всех стадий развития (высшие растения, кораллы, аммоноидеи, фораминиферы и др.) (Ежиков, 1940). При диффузном росте (характерен в первую очередь для бесскелетных беспозвоночных и хордовых) сохраняются чаще всего структуры последних стадий онтогенеза, что обусловлено полным или частичным преобразованием структур предшествующих стадий.

Принцип специфичности гетерохроний близок тезису Георга о невозможности или неправомерности установления у палеонтологических таксонов тех феноменов, которые могут наблюдаться, в основном, у неонтологических таксонов. Это правило было сформулировано Т. Н. Георгом в отношении неотении: «Под педоморфозом у вымерших организмов здесь подразумевается нечто большее, чем относительное ускорение развития репродуктивных органов (неотения), как это происходит, по преимуществу, у многожаберных саламандр; действительно, среди ископаемых организмов почти невозможно применить этот критерий, поскольку половая зрелость редко сопровождается какой-либо постоянной сопутствующей модификацией скелета в какой-либо группе» (Georg, 1933, p. 132).

Правило Георга применимо и в случае классической и филетической неотении для таксонов, в развитии которых настоящая личиночная стадия и метаморфоз отсутствуют. Однако, не все ископаемые таксоны, у которых доказано наличие личинки и метаморфоза, могут развиваться по неотеническому пути. Например, у аммонитов существование в онтогенезе стадии личинки (точнее, вторичной личинки или дейтероцереллы) весьма вероятно (Барсков, 1989, с. 77), тем не менее в эволюции аммонитов не известны примеры распространения признаков аммонителлы (в первую очередь, структурного типа раковины) на взрослые стадии развития. В то же время у аммонитов хорошо распознаются множество других гетерохроний – разновидности брадигенеза и тахигенеза (кроме фетализации и адультации), прогенеза, гиперморфоза, магнификации, карликовости, тахи- и брадиморфии, тахи- и брадигеронтии (см. ниже).

К сожалению, принцип приоритета не позволяет унифицировать исторически сложившиеся наименования феноменов по единым правилам для отрицательных и положительных гетерохроний, с одной стороны, и внутривидовых и филогенетических, с другой. Но на сегодняшний день сохранить исторические названия валидных феноменов – это единственный способ решить проблему хаоса в номенклатурном обозначении гетерохроний.

ЧАСТЬ 2.

ТАКСОНОСПЕЦИФИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ГЕТЕРОХРОНИЙ (НА ПРИМЕРЕ АММОНОИДЕЙ)

Part 2. Taxon-specific Diversity of Heterochrony (by Example of Ammonoidea)



«В биологических науках нередко успех науки в известной степени зависит от удачного выбора постоянного подопытного объекта. Физиология животных во многом обязана лягушке, еще более генетика – мушке дрозофиле. Не такое, но во всяком случае наиболее крупное значение в палеонтологии беспозвоночных имеют аммониты... Здесь они получают заслуженную славу, к сожалению мало выходящую за пределы специальных палеонтологических сочинений. Между тем, аммониты дают настолько яркие примеры проявления биогенетического закона, что им давно пора найти место в учебниках общей биологии».

А. Н. Иванов (Иванов, 1939б, с. 177-178)

«И мне кажется, что онтогенетические и филогенетичеекие отношения наиболее детально изученных мною пролеканитид могут сами служить хорошим примером подтверждения правильности биогенетического принципа. Они не противоречат законам Бэра и выводам акад. Северцова».

А. П. Карпинский (Карпинский, 1927: 1945, с. 488)

«Когда-то аммониты были цитаделью рекапитулянтов. К сожалению, современные специалисты по этой группе высказывают так много скептицизма в отношении работ своих предшественников, что трудно найти примеры, не вызывающие подозрений»[1].

Х. Х. Суиннертон (Swinnerton, 1938, p. 70)

Введение

Introduction

Формирование гетерохроний имеет общие черты у большинства макроскопических организмов (в первую очередь животных), но, несомненно, что у разных таксонов существует своя специфика. Отличие может заключаться в разнице удельного веса той или иной гетерохронии, которая является результатом эволюции таксона в целом или отдельных ее этапов в некотором интервале времени. Следовательно, соотношение всех гетерохроний, характеризующих эволюцию таксона, также может быть специфичным. И, наконец, существуют гетерохронии, которые должны происходить только у некоторых групп организмов (правило Георга в отношении ископаемых таксонов), характеризующихся своеобразием онтогенеза и жизненного цикла. Изучение таксоноспецифического разнообразия гетерохроний включает описание всего комплекса темпоральных процессов и этапности их образования, анализ удельного веса и сочетаний каждого из них на разных этапах филогенеза или при внутривидовой изменчивости.

Использование классификации гетерохроний Канонической модели не позволяет выявить тонкую таксономическую специфику, поскольку все относящиеся к ней разновидности являются универсальными. По всей видимости, для мегатаксонов (от класса и выше) такая специфичность наименее вероятна, а для

[1] “At one time the ammonites were the citadel of recapitulationists. Unfortunately so much scepticism is expressed by present-day specialists on this group concerning the work of their predecessors that it is difficult to find examples that are above suspicion” (Swinnerton, 1938, p. 70).

макротаксонов (семейства и отряды) – незначительна. Свежим примером может служить интересный и показательный анализ структуры гетерохроний в разных группах ракообразных (Haug, Haug, 2015). В эволюционном сценарии ранних ракообразных отмечается акселерация, гиперморфоз, предисплайсмент, постдисплайсмент; у Cephalocarida – акселерация, неотения, предисплайсмент, постдисплайсмент; у Maxillopoda и Thecostraca – акселерация, неотения, прогенез; у Mystacocarida и Copepoda – акселерация, прогенез, предисплайсмент, постдисплайсмент. Соответственно, для ракообразных как класса свойственны все гетерохронии Канонической модели. Это означает отсутствие специфики в разнообразии гетерохроний у данной группы животных, несмотря на то, что в индивидуальном развитии ракообразных существуют особенности, присущие только этому классу. Есть все основания полагать, что такой результат отражает не столько сущность изучаемой группы организмов, сколько качество и недостатки применяемой теории.

В этой части данной работы приводятся результаты изучения и описание гетерохроний у аммоноидей – макротаксона вымерших головоногих моллюсков, которые являются одной из наиболее показательных групп организмов для выяснения соотношений онтогенеза и филогенеза. Их раковины сохраняют все стадии развития, начиная с эмбриональной и заканчивая геронтической, поэтому могут быть самым пригодным материалом для исследования разнообразия филонтогенетических процессов. Именно на аммонитах были выделены в приоритетных публикациях большинство разновидностей гетерохроний, поэтому аммоноидеи взяты в качестве примера для описания и анализа этих феноменов развития в данном разделе.

Цель такого описания – показать все разнообразие темпоральных изменений в онтогенезе, которое может быть выявлено у одного таксона. Одновременно с этим тестируется валидность и устойчивость классификации гетерохроний, рассмотренной в первой части (глава 1.3). Результаты этой проверки должны быть особенно полезны для оценки пригодности разновидностей, которые не используются в Канонической модели как валидные категории. В этой связи также представляется важным показать, какое место в эволюции организмов занимают те или иные гетерохронии и как, на примере некоторых семейств аммонитов, это можно использовать в систематике.

Число публикаций, где рассматриваются в той или иной форме гетерохронии у аммоноидей, необозримо. Тем не менее специальной работы, посвященной описанию полного разнообразия гетерохроний у данной группы в целом, не существует. Ряд обзорных публикаций включает главы или рубрики с близкой тематикой (Landman, 1988; Yacobucci, 2015; Monnet et al., 2015), однако и в них присутствуют сведения, в основном, общетеоретического характера о роли гетерохроний в эволюции аммоноидей. Больше информации о разнообразии гетерохроний можно почерпнуть в работах таксономического плана, где приводятся результаты изучения морфогенеза и обсуждается филогенез крупных таксономических групп, вплоть до ранга семейства или отряда. Такого рода данные в отношении палеозойских аммонитов содержатся в работах В. Е. Руженцева (1940, 1949, 1960, 1962), Б. И. Богословского (1969) и Т. Б. Леоновой (2014, 2016), а мезозойских (в основном юрских и меловых) – преимущественно в публикациях французских специалистов (Tintant, 1963; Dommergues,1987; Marchand, Dommergue, 1988; Meister, 1988; Bonnot, 1995; Bert, 2004; Lebrun, 2008).

По всей видимости, первые сводки разнообразия гетерохроний у аммонитов представлены в работах поздних представителей рекапитуляционистского направления, созданного А. Хайаттом, в первую очередь С. С. Бакмена (Buckman, 1909-1930) и Дж. П. Смита (Smith, 1904a,b; 1914). Эти авторы не использовали название «гетерохрония», но соответствующее ему понятие характеризовали как нарушение или испорченность точной записи палингенезов в онтогенезе потомка по сравнению с предком (Buckman, 1909, p. 7), то есть близко к приоритетному пониманию гетерохроний Геккелем. Бакмен разработал собственную классификацию таких "нарушений записи" (“Irregularity of record”) и выделил шесть разновидностей: сальтативный палингенез (saltative palingenesis), задержанный палингенез (cunctative palingenesis), опережающий палингенез (precedentive palingenesis) (Buckman, 1909), липопалингенез (lipopalingenesis), пропалингезез

Таблица 7. Разновидности гетерохроний и характеризующие их таксоны аммоноидей в работах С. С. Бакмена (Buckman, 1909-1930). Перечень гетерохроний и их соответствие таксонам приведено согласно тексту публикаций (без интерпретации).

Table 7. Varieties of heterochrony and their characteristic taxa of ammonoids in the S. S. Buckman works (1909-1930). The list of heterochrony and their correspondence to the taxa is given according to the text of publications (without interpretation).

Таксоны аммоноидей	Saltative palingenesis	Lipopalingenesis.	Precedentive palingenesis	Cunctative palingenesis	Bradypalingenesis
Oxynoticerates	+				
Oxynoticerates spp. I				+	
Oxynoticerates spp. II				+	
Oxynoticerates oxynotus	+				
A. armatus (Aegoceras armatum)				+	
Arnioceras spp. II, III	+				
Coroniceras spp. I	+				
Coroniceras spp. II				+	
Liparoceras bechei	+				
Aegoceras capricornus				+	
Deroceras anguiforme				+	
Deroceras validus				+	
Vertebriceras quadratum				+	
Diplesioceras		+			
Ataxioceratidae					+
Proplanulites spp.					+
Lissoceras	+				
Toxamblyites	+				
Kerberites kerberus			+	+	+

(propalingenesis), брадипалингенез (bradypalingenesis) (Buckman, 1920). Эти названия после Бакмена систематиками не использовались, тем не менее они соответствуют ранее и позднее выделенным трем разновидностям гетерохроний – тахигенезу Хайатта (=сальтативный палингенез, липопалингенез), неравной акселерации Смита (=опережающий палингенез, пропалингенез), брадигенезу Грабау (=задержанный палингенез, брадипалингенез). Не вдаваясь в смысловые нюансы использованных Бакменом терминов (разбор их содержания см. выше), рассмотрим лишь приведенные автором характеризующие их примеры (**табл. 7**). Из 740 таксонов юрских аммонитов (включающих семейства, роды и виды), описанных и упомянутых Бакменом в его фундаментальном труде «Типы Йоркширских аммонитов», в качестве примеров различных гетерохроний указано всего 19 названий, из которых большинство (14) относится к видам, остальные к родам (4) и семействам (1). Из них 9 таксонов характеризуют положительные гетерохронии (сальтативный палингенез, липопалингенез) и 11 – отрицательные. Большинство гетерохроний являются ключевыми, то есть связаны с происхождением таксона, и только один пример – *Kerberites kerberus*, отличается присутствием нескольких гетерохроний разного знака, что характеризует мозаичность развития у этого вида.

Несмотря на то, что Бакмена считают последователем Хайатта, теоретические положения о соотношении онтогенеза и филогенеза и, в частности, законы рекапитуляции и акселерации, он разработал независимо от него (Donovan, 1973) при написании монографии об аммонитах нижнего оолита (Buckman, 1889). Вероятно, это одна из причин своеобразия используемой им терминологии. Самобытными являются и принципы систематики, на основе которых выделение новых таксонов производилось не столько исходя от специфики эмпирических наблюдений, сколько в зависимости от теоретических представлений о филогенезе группы. Следствием такого подхода было массовое выделение видов, из которых во многих группах большинство (а в отдельных случаях свыше 90 %, например в роде *Sonninia* [Westermann, 1966]) на данный момент рассматриваются как невалидные.

Противоречивость подхода Бакмена и других последователей Хайатта в систематике и реконструкции филогенеза отчасти стала причиной скептического отношения к изучению и выделению гетерохроний у аммоноидей, поэтому ряд крупнейших специалистов по юрским аммонитам (Л. Ф. Спат, У. Аркелл), не использовали в своих работах терминологию не только Хайатта и Бакмена, но и других сторонников палингенетического метода. Причины такого отношения наиболее выразительно были объяснены Аркеллом: «Внушительные работы Хайатта (особенно 1889 г.) были основным источником этой доктрины, которая была полностью принята Бакменом и большинством других исследователей. Работы 2-го и 3-го десятилетий 20-го века, написанные в рекапикуляционистской вере, сейчас читаются странно. Если, как

это часто обнаруживалось, в онтогенезе не было всех ожидаемых стадий, то они должны были быть пропущены; тогда "факт" того, что стадия была пропущена, сам по себе стал иметь большое значение, и формы были объединены в один класс из-за признаков, которыми ни одна из них не обладала! Все это, конечно, было облечено в научный жаргон: "тахигенез", "брадигенез", "палингенез", "липопалингенез" и другие термины. Бакмен смог с комфортной уверенностью и авторитетом ex cathedra высказываться о филогении и родственных связях всех аммонитов, с которыми он имел дело»[2] (Arkell et al., 1957).

Недоверие к методам распознавания палингенезов в первой половине XX века усиливалось из-за устойчивоого разочарования в биогенетическом законе и геккелевском подходе в понимании рекапитуляций. Об этом свидетельствуют не только утверждения о недостаточности доказательств рекапитуляций в онтогенезах аммоноидей, но и прямое отрицание рекапитуляционизма и биогенетического закона специалистами-аммонитологами. Наиболее радикальные высказывания по этому поводу содержатся в выводах работы Л. Ф. Спата, посвященной эволюции головоногих: «"Законы", которые постулировал Хайатт, на мой взгляд, не являются естественными законами, и его "Genesis of the Arietidae" является для меня одним огромным заблуждением, поскольку он основан на рекапитуляции предка с гладкой раковиной»... «Палингенетические методы дискредитированы в результате практических исследований автора. Эволюционные ряды Хайатта и его последователей, построенные по принципу рекапитуляции, конечно, не могут быть использованы в поддержку такого палингенеза»[3] (Spath, 1933, p. 449, 460).

Столь негативное восприятие закона акселерации Хайатта-Копа способствовало благосклонному отношению к концепции протерогенеза Шиндевольфа – эволюционного процесса, при котором новые признаки, возникшие у предков на юных стадиях развития, распространяются на поздние стадии развития потомков. Признанию протерогенеза способствовали многочисленные наблюдения возникновения у аммонитов филогенетически перспективных инноваций на молодых стадиях развития, описанные в работах Спата, Шиндевольфа и других авторов. Это во многом объясняет то, что в монографиях об аммонитах, опубликованных до создания Канонической модели, примеры протерогенеза преобладают или являются единственными упоминаниями проявлений эволюционного процесса, который привел к появлению гетерохроний. В справочнике (Третизе) по юрским и меловым аммонитам (Arkell et al., 1957) упомянуто всего 5 таксонов, чье происхождение связано с гетерохрониями, и все эти примеры относятся к протерогенезу (**табл. 8**). При этом авторы Третиза рассматривают протерогенез как основной путь эволюции аммонитов. Аналогичный подход виден в монографии Г. Тинтана (Tintant, 1963), посвященной семейству Kosmoceratidae: из 9 упомянутых в тексте примеров эволюции, связанных с гетерохрониями, ни один не характеризует положительные гетерохронии. Пять из них относятся к

[2] "The imposing works of Hyatt (especially 1889) were the principal source of this doctrine, which was accepted wholesale by Buckman and most other workers. The papers of the 2nd and 3rd decades of the 20th century, written in the recapiculationist faith, make strange reading now. If, as was often found, all the expected stages were not present in ontogeny, they must have been skipped; then the "fact" that a stage had been skipped became itself of great significance, and forms were classed together because of characters which none of them possessed! All this was, of course, wrapped up in a scientific jargon: "tachygenesis," "bradygenesis," "palingenesis," "lipopalingenesis," and other terms. Buckman was enabled to pronounce with comfortable certainty and ex cathedra authority on the phylogeny and relationships of all the ammonites with which he dealt" (Arkell et al., 1957, p. L110).

[3] "The "laws" that Hyatt postulated to my mind are not natural laws, and his "Genesis of the Arietidae" is to me one huge fallacy, in so far as it is based on the recapitulation of a smooth ancestor" (Spath, 1933, p. 449).

"Palingenetic methods are discredited as the result of the writer's practical experience. Hyatt's and his followers' evolutionary series being constructed on the principle of recapitulation cannot, of course, be used in support of such palingenesis" (Spath, 1933, p. 460).

Таблица 8. Гетерохронии, характеризующие происхождение и эволюцию таксонов аммоноидей, указанные в обзорных и монографических публикациях. Перечень гетерохроний и их соответствие таксонам приведено согласно тексту публикаций (без интерпретации).

Table 8. Heterochrony characterizing the origin and evolution of ammonoid taxa, indicated in review publications on ammonites. The list of heterochrony and their correspondence to taxa is given according to the text of publications (without interpretation).

Таксоны аммоноидей	публикации	Типы и виды гетерохроний и близких феноменов											
		педоморфоз	пераморфоз	ретардация	неотения	брадигенез	прогенез	гигантизм	протерогенез	карликовость	тахигенез	акселерация	гиперморфоз
		Pm	₱	R	N	B	P	G	Pg	D	T	A	Hr
Propopanoceras	Руженцев, 1940					+							
Vidrioceras	Руженцев, 1949; 1960; 1962										+		
Prostacheoceras	Руженцев, 1949; 1960; 1962										+		
Waagenina	Руженцев, 1949; 1962										+		
Waagenina krasnopolskyi	Руженцев, 1949										+		
Marathonitidae	Руженцев, 1949										+		
Neopronorites permicus	Руженцев, 1949				+								
Sakmarites	Руженцев, 1949				+								
Nomismoceras	Руженцев, 1960				+								
Reticuloceras	Руженцев, 1960				+								
Paragastrioceras	Руженцев, 1960				+								
Paragastrioceratidae	Руженцев, 1960				+								
Phenacoccratidae	Руженцев, 1960				+								
Nomismoceratidae	Руженцев, 1960				+								
Gastrioceratidae	Руженцев, 1960				+								
Glaphyrites submodestus	Руженцев, 1960										+		
Agathiceras uralicum	Руженцев, 1960										+		
Eosianites concinnus	Руженцев, 1960										+		
Kargalites typicus	Руженцев, 1960										+		
Artinskia nalivkini	Руженцев, 1960										+		
Psiloceratidae	Руженцев, 1962				+								
Phenacoceratidae	Руженцев, 1962				+								
Nomismoceratidae	Руженцев, 1962				+								
Gastrioceratidae	Руженцев, 1962				+								
Paragastrioceratidae	Руженцев, 1962				+								
Ceratitida	Руженцев, 1960; 1962				+								
Ammonitina	Руженцев, 1962				+								
Paraschistoceras	Руженцев, 1962										+		
Schistoceras	Руженцев, 1962										+		
Artinskia	Руженцев, 1962										+		
Medlicottia	Руженцев, 1960; 1962										+		
Medlicottia intermedia	Руженцев, 1960										+		
Medlicottia orbignyana	Руженцев, 1960										+		
Eumedlicottia	Руженцев, 1962										+		
Eumedlicottia burckhardi	Руженцев, 1962										+		
Androgynoceras sparsicosta	Arkell et al., 1957								+				
Androgynoceras henleyi	Arkell et al., 1957								+				
Quenstedtoceras	Arkell et al., 1957								+				
Kepplerites	Arkell et al., 1957								+				
Kosmoceras	Arkell et al., 1957								+				
Toricellites	Tintant, 1963				+								
Gulielmina	Tintant, 1963				+								
Gulielmiceras	Tintant, 1963				+								
Spinikosmoceras	Tintant, 1963				+								
Kepplerites (*Gowericeras*)	Tintant, 1963								+				
K. (*G.*) *gowerianus densicostatus*	Tintant, 1963								+				
K.(*G.*) *evolutus*	Tintant, 1963								+				
Sigaloceras calloviense	Tintant, 1963								+				
Kosmoceras (*Gulielmiceras*) *robustum*	Tintant, 1963								+				

Таксоны аммоноидей	Публикация	Pm	₱	R	N	B	P	G	Pg	D	T	A	Hr
Ammonoidea	Богословский, 1969										+		
Manticoceras	Богословский, 1969										+		
Koenenites	Богословский, 1969										+		
Hoeninghausia	Богословский, 1969										+		
Timanites	Богословский, 1969										+		
Neomanticoceras	Богословский, 1969										+		
Eobeloceras	Богословский, 1969										+		
Mesobeloceras	Богословский, 1969										+		
Beloceras	Богословский, 1969										+		
Sphaeropharciceras	Богословский, 1969										+		
Pharciceras	Богословский, 1969										+		
Synpharciceras	Богословский, 1969										+		
Neopharciceras	Богословский, 1969										+		
Erbenoceras	Богословский, 1969										+		
Teicherticeras	Богословский, 1969										+		
Gyroceratites	Богословский, 1969										+		
Laganites	Богословский, 1969										+		
Fasciculoceras	Богословский, 1969										+		
Mimagoniatites	Богословский, 1969										+		
Anarcestes	Богословский, 1969										+		
Anarcestes lateseptatus	Богословский, 1969					+							
Sellanarcestes wenkenbachi	Богословский, 1969					+							
Mimanarcestes	Богословский, 1969					+							
Agoniatites	Богословский, 1969										+		
Werneroceras	Богословский, 1969										+		
Sporadoceras	Богословский, 1969										+		
Imitoceras	Богословский, 1969										+		
Glaphyrites	Богословский, 1969										+		
Crimites	Богословский, 1969										+		
Paragastrioceras	Богословский, 1969										+		
Protacanthoceras	Kennedy, 1977				+								
Calycoceras (Newboldiceras)	Kennedy, 1977				+								
Calycoceras (*Lotzeites*)	Kennedy, 1977				+								
Falloticeras	Kennedy, 1977				+								
Vertebrites	Kennedy, 1977				+								
Euhystrichocerus	Kennedy, 1977				+								
Eoscaphites	Kennedy, 1977				+								
Metacymbites	Kennedy, 1977				+								
Amauroceras	Kennedy, 1977				+								
Trochleiceras	Kennedy, 1977				+								
Flickiidae	Kennedy, 1977				+								
Mantelliceras	Kennedy, 1977								+				
Sharpeiceras	Kennedy, 1977								+				
Acompsoceras	Kennedy, 1977								+				
Graysonites	Kennedy, 1977								+				
Epideroceras planarmatum-birnga	Dommergues,1987				+								
Dayiceras dayiceroides	Dommergues,1987				+							+	
Dayiceras polymorphoides	Dommergues,1987				+				+				
Dayiceras splendens	Dommergues,1987								+				
Dayiceras amaltheiforme	Dommergues,1987						+		+	+		+	
Dayiceras nanum	Dommergues,1987								+				
Dayiceras renzi	Dommergues,1987								+			+	
Uptonia bronni	Dommergues,1987				+								
Uptonia ? sp. nov.	Dommergues,1987											+	
Beaniceras centaurus	Dommergues,1987						+						
Beaniceras rotundum	Dommergues,1987						+						
Liparoceratidae	Dommergues,1987							+				+	+
'*Polymorphites*' sp. aff. *rutilans*	Dommergues,1987								+				
Acanthopleuroceras carinatum	Dommergues,1987								+			+	
Acanthopleuroceras maugenesti	Dommergues,1987											+	
Acanthopleuroceras valdani	Dommergues,1987											+	
Acanthopleuroceras lepidum	Dommergues,1987											+	
Aegoceras capricornis	Dommergues,1987											+	
Aegoceras gr. *maculatum-lataecosta*	Dommergues,1987											+	
Beaniceras gr. *crassum-luridum*	Dommergues,1987											+	
Platypleuroceras	Dommergues,1987											+	
Protogrammoceras monestieri	Dommergues,1987											+	

Таксоны аммоноидей	Публикация	Pm	₱	R	N	B	P	G	Pg	D	T	A	Hr
Protogrammoceras monestieri	Dommergues,1987											+	
Protogrammoceras nitescens	Dommergues,1987											+	
Protogrammoceras "volubue"	Dommergues,1987											+	
Protogrammoceras "isseli"	Dommergues,1987											+	
Liparoceratidae	Marchand, Dommergue, 1988				+								+
Chamoussetia	Marchand, Dommergue, 1988				+								+
Beaniceras centaurus	Marchand, Dommergue, 1988						+						
Aegoceras capricornis	Marchand, Dommergue, 1988						+						
Popanites paturattensis	Marchand, Dommergue, 1988						+						
Oecoptychius,	Marchand, Dommergue, 1988						+						
Protophites	Marchand, Dommergue, 1988						+						
Scaphitoides	Marchand, Dommergue, 1988						+						
Sphaerodomites	Marchand, Dommergue, 1988						+						
Popanites	Marchand, Dommergue, 1988						+						
Neomorphoceras	Marchand, Dommergue, 1988						+						
Kosmoceras enodatum	Marchand, Dommergue, 1988						+						
Kosmoceratinae	Marchand, Dommergue, 1988						+						
Aegoceras maculatum	Marchand, Dommergue, 1988												+
Oistoceras figulinum	Marchand, Dommergue, 1988												+
Amaltheus stokesi	Marchand, Dommergue, 1988												+
Epipeltoceras bimammatum	Marchand, Dommergue, 1988												+
Amaltheidae	Marchand, Dommergue, 1988											+	
Amaltheus gr. *stokesi*	Marchand, Dommergue, 1988											+	
Epipeltoceras berrense	Marchand, Dommergue, 1988											+	
Epipeltoceras bimammatum	Marchand, Dommergue, 1988											+	
Flickiidae	Landmann, 1988	+											
Flickia simplex	Landmann, 1988	+											
Ficheuria pusilla	Landmann, 1988	+											
Ficheuria pernoni	Landmann, 1988	+											
Ficheuria kiliani	Landmann, 1988	+											
Sicanitinae	Landmann, 1988	+											
Acanthoceratidae	Landmann, 1988	+											
Stoliczkaiinae	Landmann, 1988	+											
Acanthoceras	Landmann, 1988	+											
Hoploscaphites nicolleti	Landmann, 1988	+											
Protacanthoceras tegulicium	Landmann, 1988				+								
Brancoceras, Mortoniceras	Landmann, 1988				+								
Clymeniida	Landmann, 1988				+								
Scaphites corlilensis	Landmann, 1988				+								
Scaphites warreni	Landmann, 1988				+								
Scaphites whitfieldi	Landmann, 1988				+								
Scaphites preventricosus	Landmann, 1988				+								
Clioscaphites vermiformis	Landmann, 1988				+								
Protacanthoceras tuberculatum	Landmann, 1988						+						
Pteroscaphites	Landmann, 1988						+						
Imitoceras	Landmann, 1988											+	
Megaphyllites robustus	Landmann, 1988											+	
Gargasiceras gargasense	Landmann, 1988											+	
Otoscaphites puerculus	Landmann, 1988											+	
Amaltheus.stokesi	Meister, 1988				+								
Amaltheus margaritatus s. str.	Meister, 1988											+	
Amaltheus margaritatus forme gibbosus	Meister, 1988						+					+	+
Amaltheus margaritatus f. *salebrosum*	Meister, 1988				+		+						+
Amaltheus margaritatus f. *subnodosus*	Meister, 1988						+					+	
Amaltheus margaritatus f. *bondoniensis*	Meister, 1988				+		+					+	
Amaltheus margaritatus f. *gloriosus*	Meister, 1988						+					+	+
Amaltheus engelhardti	Meister, 1988				+								
Amaltheus bifurcus	Meister, 1988				+		+						
Amauroceras wertheri	Meister, 1988				+		+						
Amauroceras ferrugineum	Meister, 1988				+		+						
Pleuroceras solare forme *apyrenum*	Meister, 1988				+							+	+
Pleuroceras solare forme *yeovilense*	Meister, 1988						+					+	
Pleuroceras solare forme *spinatum*	Meister, 1988											+	+
Pleuroceras solare forme *quadratum*	Meister, 1988											+	+
Pleuroceras transiens	Meister, 1988						+					+	
Pleuroceras	Meister, 1988						+						
Pleuroceras hawskerense f. *elaboratum*	Meister, 1988											+	+
Pleuroceras hawskerense s.s.	Meister, 1988											+	+

Таксоны аммоноидей	Публикация	Pm	₱	R	N	B	P	G	Pg	D	T	A	Hr
Peltoceras athleta morpha *baylei*	Bonnot, 1995			+									+
Peltoceras retrospinatum	Bonnot, 1995			+									
Peltoceras subtense	Bonnot, 1995			+									
Peltoceras schroederi	Bonnot, 1995											+	
Peltoceratoides eugenii	Bonnot, 1995			+			+						+
Peltoceratoides athletoides	Bonnot, 1995			+									
Peltoceratoides interruptum	Bonnot, 1995			+									
Euaspidoceras hirsutum	Bonnot, 1995											+	
Euaspidoceras faustum	Bonnot, 1995			+									
Euaspidoceras subbabeanum	Bonnot, 1995											+	
Euaspidoceras armatum	Bonnot, 1995											+	
Euaspidoceras babeanum	Bonnot, 1995											+	
Euaspidoceras armatum / douvillei	Bonnot, 1995			+			+	+					
Euaspidoceras douvillei	Bonnot, 1995			+									+
Euaspidoceras freii	Bonnot, 1995											+	
Euaspidoceras kobyi	Bonnot, 1995											+	
Euaspidoceras ovale	Bonnot, 1995			+			+						
Mirosphinctes	Bonnot, 1995						+			+			
Bursnardoites	Reboulet, 1995				+								
Busnardoites campylotoxus	Reboulet, 1995											+	+
Karakaschiceras	Reboulet, 1995				+								
Karakaschiceras quadristrangulatum	Reboulet, 1995				+								
Karakaschiceras biassalensis	Reboulet, 1995											+	
Karakaschiceras pronecostatum	Reboulet, 1995				+								
Karakaschiceras n. sp.	Reboulet, 1995				+								
Karakaschiceras companyi	Reboulet, 1995											+	
Neohoploceras	Reboulet, 1995				+								
Neohoploceras gr. *arnoldi*	Reboulet, 1995				+								
Neohoploceras submartini	Reboulet, 1995											+	
Neocomites	Reboulet, 1995						+						
Neocomites neocomiensis	Reboulet, 1995						+						
Neocomites teschenensis	Reboulet, 1995						+						
Neocomites platycostatus	Reboulet, 1995						+						
Neocomites praediscus	Reboulet, 1995											+	
Neocomites peregrinus	Reboulet, 1995												+
Rodighieroites	Reboulet, 1995											+	+
Rodighieroites belimelensis	Reboulet, 1995											+	+
Rodighieroites cardulus	Reboulet, 1995											+	
Himanitoceras	Reboulet, 1995											+	+
Teschenites	Reboulet, 1995											+	+
Teschenites subflucticulus	Reboulet, 1995											+	+
Teschenites subpachydicranus	Reboulet, 1995											+	+
Teschenites aff. subpachydicranus	Reboulet, 1995											+	
Teschenites callidiscus	Reboulet, 1995						+					+	
Teschenites flucticulus	Reboulet, 1995						+					+	
Teschenites pachydicranus	Reboulet, 1995						+					+	
Eleniceras	Reboulet, 1995												+
Breistrofferella	Reboulet, 1995						+					+	
Acanthodiscus	Reboulet, 1995				+								+
Leopoldia	Reboulet, 1995											+	
Saynella	Reboulet, 1995											+	
Criosarasinella	Reboulet, 1995											+	+
Baronnites	Reboulet, 1995						+						
Valanginites	Reboulet, 1995						+						
Spitidiscus	Reboulet, 1995											+	
Olcostephanus (Jeannoticeras)	Reboulet, 1995											+	
Oosterella	Reboulet, 1995				+								+
Crioceratites mandovi	Reboulet, 1995											+	+
Crioceratites furcillata	Reboulet, 1995											+	+
Epiboreoceras lenaense	Dagys, 1999	+											
Praesibirites egorovi	Dagys, 1999												+
Praesibirites kolymensls	Dagys, 1999												+
Praesibirites grambergi	Dagys, 1999											+	
Parasibirites efimovae	Dagys, 1999											+	
Sibirites elegans	Dagys, 1999	+											
Siblrites eichwaldi	Dagys, 1999	+											

Таксоны аммоноидей	Публикация	Pm	₱	R	N	B	P	G	Pg	D	T	A	Hr
Gregoryceras defayi	Bert, 2004											+	+
Gregoryceras tenuisculptum	Bert, 2004											+	+
Gregoryceras riazi	Bert, 2004											+	
Gregoryceras riaziformis	Bert, 2004											+	+
Gregoryceras transversarium	Bert, 2004											+	+
Gregoryceras devauxi	Bert, 2004											+	+
Gregoryceras aff. *fouquei*	Bert, 2004											+	+
Gregoryceras fouquei	Bert, 2004											+	+
Gregoryceras	Bert, 2004				+		+						
Coroniceras	Lebrun, 2008											+	
Agassiceras	Lebrun, 2008											+	
Caenisites	Lebrun, 2008											+	
Eparietites	Lebrun, 2008											+	
Oxynoticeras	Lebrun, 2008											+	
Radstockiceras	Lebrun, 2008											+	
Beaniceras centaurus	Lebrun, 2008						+						
Beaniceras crassum	Lebrun, 2008												+
Aegoceras maculatum	Lebrun, 2008												+
Platypleuroceras sp	Lebrun, 2008						+						
Platypleuroceras gr. *brevispira*	Lebrun, 2008												+
Acanthopleuroceras stahli	Lebrun, 2008				+								
Acanthopleuroceras maugenesti	Lebrun, 2008				+								
Epideroceras planarmatum	Lebrun, 2008				+								
Epideroceras biruga	Lebrun, 2008				+								
Reynesocoeloceras praeincertum	Lebrun, 2008											+	
Bettoniceras sp.	Lebrun, 2008											+	
Prodactilioceras	Lebrun, 2008											+	
Protogrammoceras diomatum	Lebrun, 2008											+	
Protogrammoceras isselioides	Lebrun, 2008				+								
Protogrammoceras monestieri	Lebrun, 2008				+								
Protogrammoceras nitescens	Lebrun, 2008											+	
Protogrammoceras depressum	Lebrun, 2008												+
Dumortieria	Lebrun, 2008		+										
Pleydellia	Lebrun, 2008		+										
Leioceras	Lebrun, 2008		+										
Ludwigia	Lebrun, 2008		+										
Graphoceras	Lebrun, 2008		+										
Hyperlioceras	Lebrun, 2008		+										
Staufenia	Lebrun, 2008		+										
Oecoptychius	Lebrun, 2008						+						
Protophites	Lebrun, 2008						+						
Scaphitodites,	Lebrun, 2008						+						
Sphaerodomites	Lebrun, 2008						+						
Popanites	Lebrun, 2008						+						
Semiformiceras fallauxi	Lebrun, 2008						+						
Arcticoceras	Lebrun, 2008				+								
Chamoussetia	Lebrun, 2008				+								
Longaeviceras	Lebrun, 2008				+								
"Chamoussetia" galdrynus	Lebrun, 2008				+								
Cardioceras	Lebrun, 2008				+								
Megasphaeroceras	Lebrun, 2008						+						
Lilloetia	Lebrun, 2008												+
Eurycephalites	Lebrun, 2008												+
Xenocephalites	Lebrun, 2008	+											
Macrocephalites	Lebrun, 2008												+
Kamptokephalites	Lebrun, 2008												+
Eucycloceras-Subkossmatia	Lebrun, 2008						+						
Mayaites	Lebrun, 2008												+
Epimayaites	Lebrun, 2008												+
Kosmoceratinae	Lebrun, 2008						+					+	
Kosmoceras enodatum	Lebrun, 2008						+						
Rehmannia segestana	Lebrun, 2008						+						
Rehmannia vesuntiana	Lebrun, 2008											+	
Rehmannia formosa	Lebrun, 2008											+	
Collotia pamprouxensis	Lebrun, 2008				+		+						
Collotia gaillardi	Lebrun, 2008											+	
Reineckeia anceps	Lebrun, 2008						+						
Reineckeia tyranniformis	Lebrun, 2008											+	
Reineckeia rugosa	Lebrun, 2008											+	

Таксоны аммоноидей	Публикация	Pm	₱	R	N	B	P	G	Pg	D	T	A	Hr
Physodoceras altenense	Lebrun, 2008											+	
'Orthaspidoceras' ziegleri	Lebrun, 2008											+	
'Orthaspidoceras' garibaldii	Lebrun, 2008											+	
Orthaspidoceras uhlandi	Lebrun, 2008											+	
Orthaspidoceras lallierianum	Lebrun, 2008											+	
Orthaspidoceras schilleri	Lebrun, 2008											+	
Orthaspidoceras orthocera	Lebrun, 2008											+	
Aspidoceras caletanum	Lebrun, 2008											+	
Aspidoceras quercynum	Lebrun, 2008											+	
Aspidoceras catalaunicum	Lebrun, 2008											+	
Epipeltoceras berrense	Lebrun, 2008												+
Epipeltoceras bimammatum	Lebrun, 2008												+
Volanoceras chwertschlageri	Lebrun, 2008											+	
Volanoceras volanense	Lebrun, 2008											+	
Beaticeras baeticum	Lebrun, 2008											+	
Beaticeras enayi	Lebrun, 2008											+	
Beaticeras pusillum	Lebrun, 2008						+						
Calliphylloceras	Lebrun, 2008	+											
Holcophylloceras	Lebrun, 2008	+											
Sowerbyceras	Lebrun, 2008	+											
?Holcolissoceras	Lebrun, 2008	+											
Dayiceras	Lebrun, 2008				+								
Dayiceras renzi	Lebrun, 2008												+
Uptonia lata	Lebrun, 2008												+
Ebrayiceras jactatum	Lebrun, 2008						+					+	
Cardioceras cordatum (m)	Lebrun, 2008						+			+			
Doryceras	Furnish et al., 2009	+											
Pseudovidrioceras	Furnish et al., 2009	+											
Hyattoceras subgeinitzi	Furnish et al., 2009	+											
Eothinitinae	Furnish et al., 2009	+											
Epiglyphioceras	Furnish et al., 2009	+											
Epitauroceras	Furnish et al., 2009	+											
Paedopronorites	Furnish et al., 2009	+											
Difuntites	Furnish et al., 2009	+											
Pronoritidae	Леонова, 2014; 2016											+	
Neopronoritinae	Леонова, 2016			+									
Medlicottiidae	Леонова, 2016											+	
Sicanitinae	Леонова, 2014; 2016			+									
Medlicottiinae	Леонова, 2014; 2016			+								+	
Propinacoceratinae	Леонова, 2014; 2016			+								+	
Shouchangoceratinae	Леонова, 2016			+									
Thalassoceratidae	Леонова, 2014; 2016			+								+	
Aristoceratinae	Леонова, 2014; 2016			+									
Thalassoceratinae	Леонова, 2014; 2016			+								+	
Somoholitidae	Леонова, 2016			+									
Pseudogastrioceratidae	Леонова, 2014; 2016			+									
Spirolegoceratidae	Леонова, 2016			+								+	
Eolegoceratinae	Леонова, 2016			+								+	
Metalegoceratinae	Леонова, 2016											+	
Eothinitinae	Леонова, 2016			+									
Adrianitidae	Леонова, 2016											+	
Pamiritellinae	Леонова, 2014; 2016			+									
Adrianitinae	Леонова, 2014; 2016			+								+	
Emilitinae	Леонова, 2014; 2016												
Texoceratinae	Леонова, 2014; 2016			+								+	
Vidrioceratidae	Леонова, 2016											+	
Neostacheoceratinae	Леонова, 2016											+	
Cyclolobidae	Леонова, 2014; 2016			+								+	
Perrinitidae	Леонова, 2016			+								+	
Paraperrinitinae	Леонова, 2016											+	
Perrinitinae	Леонова, 2016											+	
Marathonitinae	Леонова, 2016											+	
Kargalitinae	Леонова, 2016											+	
Pamiropopanoceratinae	Леонова, 2016											+	
Popanoceratinae	Леонова, 2016											+	

протерогенезу, а четыре – к неотении, то есть к феноменам замедления развития. Тот же подход прослеживается в работе Дж. Калломона (Callomon, 1985), в которой появление и распространение эволюционных инноваций в семействе Cardioceratidae чаще рассматривается как протерогенез.

Любопытно, что в последнем Третизе по позднепалеозойским аммоноидеям (Goniatitida and Prolecanitida: Furnish et al., 2009), составленном в период, когда Каноническая модель-парадигма уже пользовалась широким распространением и поддержкой, сохраняется консервативный подход в отношении классификации гетерохроний. В этой крупной работе, содержащей описание и упоминание более 800 таксонов (от рода и выше) каменноугольных и пермских аммоноидей, отмечено только 8 примеров гетерохроний (6 родов, 1 вид и 1 подсемейство) и все они относятся к педоморфозам.

Появление Канонической модели привело к пересмотру представлений о сущности и разнообразии гетерохроний у аммоноидей (Dommergues et al., 1986; Dommergues, 1987; Marchand, Dommergue, 1988; Swan, 1988; Landman, 1988; Landman, Geyssant, 1993; Korn, 1992; Reboulet, 1996). При этом теория, представляющая синтез идей Де Бира, Гулда, Алберч, Маккини и Макнамара, была объединена, в первую очередь благодаря теоретическим работам французских специалистов по аммонитам, с концепцией о взаимоотношении инноваций с гетерохрониями и связанных с ними различными путями эволюции (палингенез и протерогенез).

В монографии Доммерге, в которой рассмотрена эволюция 18 родов плинсбахских аммонитов (Dommergues, 1987), в соответствии с Канонической моделью, различаются педоморфозы и пераморфозы, при этом приводится около 30 примеров гетерохроний, среди которых отмечаются примеры акселерации (17), неотении (4), прогенеза (3), гиперморфоза (1), гигантизма (1) и карликовости (1). Рассматриваются также примеры разных типов эволюции на основе гетерохроний – протерогенеза (7) и палингенеза (7). Большинство из них характерно для видов, в меньшей степени родов. При этом для некоторых видов (например, для *Dayiceras amaltheiforme*) указано несколько разнонаправленных гетерохроний, что характеризует мозаичность их развития.

В следующей работе того же автора (совместно с Д. Маршаном) (Marchand, Dommergue, 1988) используется тот же подход, при этом среди гетерохроний у юрских аммонитов особое внимание уделяется уже прогенезу (около половины примеров) и его эволюционному значению.

Та же концепция сохраняется в работах Бонно (Bonnot, 1995) и Берта (Bert, 2004). Отметим лишь, что у Бонно вместо неотении используется более приоритетное название "ретардация", что отличает его работы от вышеперечисленных.

Каноническая модель в несколько необычном виде применяется при изучении видов плинсбахских аммонитов Мейстером (Meister, 1988). Им отмечается около 40 примеров гетерохроний (8 – неотении, 11 – прогенеза, 12 – акселерации и 8 – гиперморфоза), при этом более половины из них приводится для морф внутривидовой изменчивости *Amaltheus margaritatus, Pleuroceras solare* и *P. hawskerense*. Это свидетельствует о том, что автор, в соответствии с господствующей парадигмой, не различал внутривидовые гетерохронии как отдельный феномен, но тем не менее описывал внутривидовую изменчивость скорости развития в терминах межвидовых гетерохроний. Для большинства разновидностей также отмечается сочетание гетерохроний разного знака – неотении, прогенеза и гиперморфоза, прогенеза и акселерации и другие сочетания.

Один из самых крупных обзоров гетерохроний у юрских аммонитов принадлежит П. Лебурну (Lebrun, 2008). Он рассматривает эволюцию 12 аммонитовых семейств по реферативным данным, среди которых преобладают работы французских специалистов, включая охарактеризованные выше. В главе «Эволюционные тенденции и гетерохронии развития» Лебурном приведены примеры ключевых для происхождения таксона гетерохроний для 38 родов, 49 видов и 1 семейства. Из 80 примеров гетерохроний 32 отнесены им к акселерации, 19 к прогенезу, по 14 к неотении и прогенезу, и 1 к карликовости. Диагностика гетерохроний, сделанная Лебурном, в целом, соответствует их первоначальной трактовке, содержащейся в реферативных источниках. Тем не менее, в отдельных случаях автор допускает собственное толкование, которое отвечает его теоретическим предпочтениям. Поэтому данный

обзор можно рассматривать как достаточно самостоятельный синтез, составленный в рамках Канонической модели.

Крупное обобщение о разнообразии гетерохроний у юрских и меловых аммонитов представлено в статье Н. Х. Ландмана и Дж. Р. Жейсо (Landman, Geyssant, 1993). Оно составлено также по реферативным источникам и во многом на основании собственных исследований. Собранная ими база данных включает 167 случаев эволюции в 36 семействах аммонитов. Авторы исследовали соотношение всех типов гетерохроний, составляющих Каноническую модель, у различных экологических групп аммонитов – неритических и океанических (по классификации Вестерманна: Westermann, 1990). К сожалению, в небольшой по размеру статье (объемом в 8 страниц), были представлены только основные результаты о закономерностях распределения гетерохроний и выводы о влиянии экологических условий на их формирование у аммонитов. Сама база данных не опубликована, поэтому судить о тонких особенностях распределения различных гетерохроний не представляется возможным. Также непонятно, какие именно гетерохронии имеются в виду в том или ином случае, поскольку эволюционные трансформации онтогенеза, как это показано у многих аммонитов, происходят мозаично и по нескольким признакам одновременно. По всей видимости, при анализе авторы использовали ключевые гетерохронии, определяющие происхождение таксона, но об этом остается только догадываться.

Среди работ по меловым аммонитам вызывает внимание исследование С. Ребуле (Reboulet, 1995), в котором предлагается модель эволюции семейств Neocomitidae и Olcostephanidae, при этом происхождение 21 вида и 19 родов увязывается с различными гетерохрониями. Автор устанавливает 4 вида гетерохроний: неотению (9 случаев), прогенез (10 случаев), акселерацию (24 случая) и гиперморфоз (14 случаев). Поскольку Ребуле использует как основу французский вариант Канонической модели (Dommergues et al., 1986), он также выделяет и несколько сочетаний гетерохроний: акселерация+гиперморфоз (9 случаев), прогенез+акселерация (4 случая), неотения+гиперморфоз (2 случая). В целом, число таких случаев составляет 37 % от общего числа изученных таксонов. Все гетерохронии и их сочетания являются межвидовыми и рассматриваются автором как условия или модальности эволюции (modalités évolutives).

Среди российских специалистов-аммонитологов наиболее сложная система гетерохроний впервые прослеживается в основной теоретической работе Д. Соболева (Соболев, 1924). Он различал эволюционно значимые гетерохронии, – тахигенез и брадигенез, и гетерохронии, отражающие внутривидовую изменчивость скорости развития, – нанизм, прогенез (=прогения) и неотению в приоритетном понимании. Последнюю группу он относил к обратимым процессам онтогенеза, которые описывает в специальной главе (Соболев, 1924, с. 98-102). Тахигенез и брадигенез Соболев рассматривал на примере аммоноидей. В частности, появление различных типов формы первой перегородки (аселлатный, латиселлатный и ангустиселлатный) в разных отрядов аммоноидей он объяснил тахигенезом (позднее И. А. Михайлова [1983] их образование трактует как архаллаксис).

В последующих обзорных работах, посвященным аммонитам, чаще используется дуалистическое понимание гетерохроний (в основном, межвидовых) и, в соответствии с ним, различаются положительные и отрицательные разновидности, названия которых у разных авторов могут меняться (**табл. 8**). В большинстве работ положительные гетерохронии относятся к тахигенезу, отрицательные – к брадигенезу и (или) неотении (Руженцев, 1940, 1949, 1960, 1962; Иванов, 1945а; 1960; 1969). В. Е. Руженцевым брадигенез и неотения чаще всего упоминаются совместно при характеристике задержки развития какого-либо таксона, но без объяснения значения используемой терминологии (видимо, как синонимы). Вместо тахигенеза Руженцев нередко использует синоним "онтогенетическое ускорение или концентрация". Характерно, что автор при анализе онтогенетических трансформаций у палеозойских аммонитов никогда не употреблял названия, предложенные в работах Де Бира и других зарубежных специалистов (Франца, Гарстанга и др.), вероятно полагая что они избыточны для описания темпоральных сдвигов в онтогенезе. Во всех вышеперечисленных работах Руженцева упоминается 18 таксонов (9 видов и 9 родов),

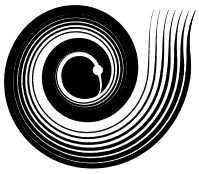
образовавшихся посредством тахигенеза, и 17 таксонов с указанием на брадигенез (неотению) (1 вид, 5 родов, 9 семейств и 2 отряда). Эти величины существенно уступают общему списку таксонов (653 таксонов родового и семейственного ранга), которые отмечаются в одной из основных работ этого автора (Руженцев, 1960). По всей видимости, автор указывал только наиболее показательные примеры гетерохроний по нескольким признакам раковины (структура лопастной линии, форма оборотов и др.), полагая, что они имеют типичные черты, принципиально не отличающиеся у разных таксонов. В первую очередь это относится к тахигенезу, примеры которого могут быть бесчисленны, поскольку онтогенез любого таксона по тем или иным признакам преобразован по принципу ускорения и содержит рекапитуляции. Проявления тахигенеза продемонстрированы Руженцевым при описании большинства родов и семейств палеозойских аммоноидей, но только у некоторых из них они обозначены как гетерохронии, непосредственно связанные с происхождением таксона.

Аналогичный подход применялся и в трудах Б. И. Богословского. В работе, посвященной систематике агониатитов (Богословский, 1969), им приводится 29 примеров гетерохроний, из которых 26 характеризует тахигенез (только роды) и 3 – брадигенез (1 род и 2 вида). При упоминании в тексте 1023 названий семейств и надсемейств, родов и видов палеозойских аммоноидей (не только агониатид) приведенные примеры составляют скромную долю, однако, если сравнивать эту величину с общим количеством родов агониатид, описанных автором (62), то она составит около половины всех таксонов. Богословский предпочитал использовать вместо термина тахигенез названия "онтогенетическое ускорение" и "ускорение развития", а в отношении брадигенеза – "замедление развития". Как видно из перечня примеров, основным способом темпорального преобразования онтогенезов являлся тахигенез, который находился в основе происхождения большинства таксономических групп, включая надотряд Ammonoidea.

В работах И. А. Михайловой (1983) и Т. Б. Леоновой (Леонова, 2014, 2016) гетерохронии также разделяются по дуалистическому принципу на две категории, но с использованием других обозначений: все положительные гетерохронии рассматриваются как акселерации, а отрицательные – ретардации или задержки развития. Среди пермских аммоноидей, изученных Т. Б. Леоновой, примерами служат, в основном, таксоны семейственного ранга из подотрядов пролеканитид и гониатитид (10 семейств и 21 подсемейство). В отличие от работ Руженцева и Богословского, в которых приведены примеры ключевых гетерохроний, связанных с происхожением таксона, в статьях Леоновой указаны и не ключевые гетерохронии, приуроченные к середине или к концу времени существования таксона. Поэтому значительная доля таксонов (4 семейства и 4 подсемейства) отличается сочетанием гетерохроний разного знака, что обусловлено не только сменой филогенетических тенденций в истории этих групп, но и мозаичностью гетерохронных сдвигов.

В монографии И. А. Михайловой в главе о соотношении онтогенеза и филогенеза у меловых аммоноидей (с. 242-259) основное внимание уделено не гетерохрониям, а морфологическим модусам эволюции (филэмбриогенезам Северцова). При этом не только у меловых аммонитов, но и для большинства отрядов аммоноидей продемонстрированы в развитии лопастной линии примеры архаллаксисов, девиаций и анаболий, имеющих ключевое значение при появлении отрядов, семейств и родов. Многие из них (в первую очередь случаи анаболий) можно рассматривать и как примеры гетерохроний.

Большинство вышеперечисленных обзорных работ отличается вниманием только к межвидовым гетерохрониям. Исключение составляет монография Мейстера, где приводятся внутривидовые гетерохронии, хотя и обозначенные в терминах Канонической модели. В работах менее широких по содержанию, в которых предметом изучения является изменчивость отдельных видов аммонитов, гетерохронии также рассматриваются, но чаще всего в терминах и понятиях, принятых для межвидовых гетерохроний.



Глава 2.1. Теоретические проблемы и ограничения в изучении гетерохроний у аммоноидей

Chapter 2.1. Theoretical problems and limitations in the study of heterochrony in ammonoids

Несмотря на то, что раковины аммонитов, в силу уникальных особенностей строения, дают очевидные преимущества при изучении гетерохроний, существуют сложности их фиксации у аммоноидей. Это связано с отсутствием общепризнанных ясных критериев определения онтогенетического возраста в любой точке раковины по всем составляющим классической триады критериев распознавания гетерохронных сдвигов Гулда (Gould, 1977) – возраста (age), размера (size) и формы (shape). Трудности другого рода связаны с разногласиями в отношении периодизации онтогенеза у аммоноидей.

2.1.1. Проблема морфогенетического хронометра

2.1.1. The morphogenetic chronometer problem

Важнейшая проблема изучения гетерохроний у аммонитов – вопрос надежности и достоверности регистрации гетерохронных сдвигов. Ее решение зависит от выбора наиболее точного морфогенетического хронометра, с помощью которого можно определить онтогенетический возраст аммонита. Наиболее популярным и удобным регистратором возраста у аммоноидей является диаметр раковины (Иванов, 1945б). Тем не менее он имеет свои ограничения, в особенности при сравнении с другими, более качественными регистраторами возраста (суточные микрослои и струйки нарастания раковины, порядковый номер септы), которые все вместе образуют "тройной стандарт" измерения возраста у аммонитов (Neige et al., 1997a). Самыми лучшими регистраторами возраста признаются суточные слои прироста раковины, называемые также кольцами роста (Doguzhaeva, 1982; Догужаева, 1990), однако их использование пригодно для решения, в первую очередь, теоретических задач изучения роста у аммонитов. В изучении массового материала, необходимого для таксономических ревизий и применения методов вариационной статистики, метод регистрации суточных приростов не пригоден в силу трудоемкости, а также из-за требовательности к хорошей сохранности раковин.

Метод септограмм, позволяющий привязывать любые изменения в онтогенезе к порядковому номеру септ, также имеет свои недостатки. Во-первых, нет полной уверенности, что септы фрагмокона формировались через близкие (и тем более одинаковые) по продолжительности промежутки времени даже у одного индивидуума аммонитов, не говоря о том, что ритмы их построения могли отличаться у разных таксонов в силу разных причин (Landman, 1983). Так, неоднократно показано, что у современных *Nautilus* время появления новой септы постоянно увеличивалось по мере роста раковины (Landman, Cochran, 1987). Поэтому приходится признать, что красивая идея

о соответствии ритма построения перегородок лунным циклам (Иванов, 1971б; Doguzhaeva, 1982) до сих пор остается гипотезой.

Во-вторых, сам по себе метод анализа межсептальных расстояний технически трудоемок и также, как и метод измерения суточных нарастаний, мало пригоден для изучения массового материала.

Диаметр раковины как регистратор возраста более оперативен в использовании и не имеет ограничений, подобных вышеперечисленным. Тем не менее он характеризует возраст аммонита весьма условно, поскольку этот признак так же изменчив, как и все признаки раковин аммоноидей. Это особенно хорошо заметно, если привязать диаметр раковины к другому независимому хронометру, например, к порядковому номеру перегородки. Так, при изучении корреляции этих признаков у макроконхов *Morphoceras macrescens* и *Cardioceras cordatum* было показано, что диаметр раковины при одном и том же номере перегородки существенно отличается на разных стадиях развития у разных экземпляров из одной популяционной выборки (Neige et al., 1997a, fig. 10, 12). При этом кривые роста всех изученных экземпляров никогда не совпадают. Все это свидетельствует о том, что даже при использовании методов вариационной статистики при фиксации морфогенетических изменений относительно диаметра раковины, полученные замеры не являются полноценными показателями возраста.

Представляется весьма перспективным использование в качестве маркеров возраста у аммонитов номер оборота или полуоборота – показателей, позволяющих определять морфогенетический возраст и находить тонкие внутрипопуляционные и межвидовые отличия в морфогенезе раковины (Currie, 1944; Makowski, 1962; Захаров, Кривошапкина, 1976; Matya, 1994; Bucher et al., 1996; Bucher, 1997; Киселев, 1996; Sprey, 2002) и регистрировать гетерохронные сдвиги как внутривидовые, так и филогенетически значимые (Киселев, 2022). Представляется, что этот показатель менее вариабелен, чем диаметр раковины, однако его использование требует трудоемкой методики (измерение по пришлифовкам или томографическим трехмерным моделям), что также ограничивает его применение.

К сожалению, ни один из признаков, использующихся для определения морфогенетического возраста (у аммоноидей – это признаки раковины) не гарантирует точного определения времени развития и (или) онтогенетического возраста (см. гл. 1.2.1). Это обусловлено комплексностью причин изменения общего роста тела и роста отдельных признаков и их аллометрических соотношений, а также тем обстоятельством, что размеры тела определяются самими гетерохрониями (Shea, 1983; McKinney, 1988). По этим причинам досконально выяснить природу размеров в каждом конкретном случае не представляется возможным. Поэтому при изучении гетерохроний мы вынуждены использовать морфогенетический возраст с некоторыми оговорками как условный возраст развития.

2.1.2. Проблема морфогенетической периодизации

2.1.2. The morphogenetic periodization problem

Описание гетерохроний неразрывно связано с фиксацией и прослеживанием изменений границ стадий развития по любым хронометрическим признакам. В этой связи возникает проблема качества выделения стадий развития, определения их сущности и критериев границ. Поскольку у аммонитов такие стадии выделяются исключительно по морфологическим признакам раковины, то они образуют последовательность в морфогенезе и являются морфогенетическими. Соответственно, морфогенетическая стадия – это часть морфогенеза, в которой происходят некие морфологические изменения. Насколько они соответствуют онтогенетическим стадиям (эмбриональной, личиночной, ювенильной, зрелой и старческой), вопрос дискуссионный. Во всяком случае, онтогенетическая периодизация может быть разработана параллельно по стадиям морфогенеза как допущение или гипотеза в отношении к аммонитам в целом (Hyatt, 1889; Smith, 1897; Иванов, 1971) или отдельных таксонов, например, для подсемейств Dorsoplanitidae (Киселев, 2017) и Cadoceratinae (Иванов, 1960; Киселев, 2022).

Поскольку развитие разных признаков редко протекает согласованно и синхронно и, наоборот, чаще диссоциативно и мозаично, то выделение морфогенетических стадий по одному признаку или даже нескольким признакам далеко не всегда позволяет фиксировать существенные преобразования морфологии раковины. Для описания морфологических изменений они имеют практическое значение, но для изучения гетерохроний и связанных с ними процессов эволюции незначительное. Это связано с несколькими соображениями.

Во-первых, как показывает опыт изучения морфогенеза разных аммоноидей, гетерохронии по разным признакам происходят несинхронно, то есть рассогласованно, независимо и часто с противоположным знаком (Meister, 1988; Киселев, 2020б). Поэтому возникает вопрос, по каким признакам проводить общую периодизацию морфогенеза, поскольку от этого зависит вывод о направлении эволюции. Без выбора таких признаков проблематично установить изменение дефинитивного состояния, то есть пролонгацию или аббревиацию морфогенеза – важнейших результатов эволюции.

Во-вторых, мозаичность морфогенеза препятствует выделению общих или глобальных разновидностей гетерохроний, что в первую очередь относится к межвидовым гетерохрониям. Несмотря на это в различных классификационных конструкциях предпочтение отдается глобальным гетерохрониям (в том числе и в настоящей работе, где локальные аналоги выделены только для акселерации и ретардации). Тем не менее есть основание полагать, что большинство гетерохроний имеют локальный характер.

Получается, что морфогенетические стадии неравноценны: одни из них характеризуют морфогенез отдельных признаков (второстепенные), другие – раковины в целом (основные). Как такие стадии различать, если морфогенез чаще всего происходит диссоциативно? На основании этого вопроса можно наметить два критерия выделения основной стадии:

1. *Согласованное преобразование морфотипа по нескольким признакам*. Такое условие обязательно для идентификации прогенеза, гиперморфоза и их внутривидовых аналогов. Эти феномены у аммонитов нередко устанавливаются по одному параметру – терминальному диаметру раковины – признаку, который также важен при определении магнификации (=гигантизма) и минификации (=карликовости). Поэтому дефинитивный размер не может быть единственным признаком для определения гиперморфоза и прогенеза, что требует при диагностике гетерохроний изучения синхронных изменений онтогенеза по нескольким признакам. Удачным примером описания стадий развития аммонитов по комплексу признаков могут служить стадии морфогенеза, выделенные А. Н. Ивановым (Иванов, 1945а) у космоцератид.

Другим примером согласованного развития разных признаков, на основе которых можно выделять стадии морфогенеза и

проводить анализ гетерохроний, является морфогенез четырех признаков скульптуры у семи филогенетически преемственных видов семейства Collignoniceratinae (роды *Collignoniceras* и *Subprionocyclus*), у которых три, а иногда четыре признака впервые появляются при одном и том же среднестатистическом диаметре раковины (Harada, Tanabe, 2005, fig. 2).

2. *Основная стадия может быть установлена по морфогенезу даже одного признака, но при условии, что он имеет высокий таксономический вес и составляет основное звено эволюции (по: Руженцев, 1960) данной группы*. К таким признакам у аммоноидей, в первую очередь у палеозойских, относится форма лопастной линии или ее отдельных элементов, которая в случае тахигенеза, согласно биогенетическому принципу, усложняется в соответствии с филогенезом группы. Поэтому выделяемые стадии морфогенеза лопастной линии характеризуют этапы предшествующей эволюции и составляют ее основное звено. Например, у семейства Medlicottiidae основным звеном эволюции была первичная умбональная лопасть U, а у семейства Vidrioceratidae наружная боковая лопасть L (Руженцев, 1960, с. 56, 102). Этих признаков достаточно для родовой систематики внутри семейств и установления любых разновидностей тахигенеза и брадигенеза, но для распознавания других гетерохроний (прогенеза и гиперморфоза) их все равно мало.

У других групп аммоноидей основное звено эволюции составляют признаки формы раковины (всех или только некоторых оборотов) или скульптуры. Например, в семействе Cardioceratidae для большинства филогенетических линий к основному звену эволюции относятся два признака: относительный размер умбилика и форма поперечного сечения оборотов на разных стадиях морфогенеза (Киселев, 2022). У некоторых филолиний того же семейства (рондицерасовая группа Cadoceratinae) к ним добавляются признаки скульптуры (плотность и выраженность ребер) на ранних оборотах. У других групп те же признаки имеют таксономическое значение на терминальном обороте (виды *Arcticoceras*). По этим признакам проведена периодизация морфогенеза и выявлено закономерное чередование брадигенеза и тахигенеза у большинства филогенетических линий в семействе (см. 2.2.5).

У многих семейств мезозойских аммонитов (например, у Kosmoceratidae, Perisphinctidae, Aspidoceratidae, Reineckeiidae) основное звено эволюции составляют, преимущественно, признаки скульптуры. Из межвидовых гетерохроний по ним описаны многочисленные случаи тахигенеза, брадигенеза, минификации, магнификации и гиперморфоза (см. 2.2.5-2.2.7).

Рассмотренные выше критерии более объективной периодизации морфогенеза раковины аммоноидей имеют наибольшее практическое применение при изучении эволюционных преобразований онтогенеза и, соответственно, межвидовых гетерохроний. Описание внутривидовых гетерохроний может проводиться по морфогенезу любых признаков, в том числе и таких, которые не имеют таксономического значения. В этом случае схема периодизации развития может разрабатываться одновременно по нескольким признакам, а выделенные по ним стадии могут служить предметом для идентификации гетерохроний. Такие гетерохронии (брадиморфия и тахиморфия, брадигеронтия и тахигеронтия, гиперперагенез и прогения) будут отражать разнонаправленные вариации признаков и служить основой для выделения морф внутривидовой изменчивости (см. 2.2.1-2.2.4).

2.1.3. Проблема выделения личиночной стадии в развитии аммонитов

2.1.3. The problem of determining the larval stage in ammonite development

Существуют разновидности гетерохроний, образующиеся только у таксонов и организмов, в жизненном цикле которых присутствует личиночная стадия. При этом под личинкой понимается организм на ранней стадии постэмбрионального периода, отличающийся от взрослого организма на морфологическом, физиологическом, этологическом и экологическом уровнях, поэтому переход личинки в раннезрелый или взрослый организм сопровождается превращением или метаморфозом. У первичноморских животных, к которым принадлежат и головоногие, личинки относятся к микропланктону и выполняют расселительную функцию в жизненном цикле. К гетерохрониям, которые возможны только у таксонов с личиночной стадией развития, могут быть отнесены неотения классическая (Кольманна), неотения филетическая (Франца) и адультация (см. выше). Выделение таких гетерохроний у аммонитов обоснованно лишь в случае признания личиночной стадии в их развитии.

Проходили ли аммоноидеи в своем индивидуальном развитии стадию полноценной личинки, как это свойственно многим первично-морским беспозвоночным? Данная проблема неоднократно обсуждалась, в том числе начиная с детального исторического обзора гипотез (Руженцев, 1962; Друщиц, Хиами, 1969, 1970; Иванов, 1971; Друщиц, Догужаева, 1981; Барсков, 1989; Landman et al., 1996; De Baets et al., 2015 и др.), поэтому здесь детально рассматриваться не будет. Резюмируя имеющиеся в литературе данные анализа микроморфологического строения раковины можно констатировать, что ответ на вопрос о существовании личинки у аммонитов зависит, в первую очередь, от решения другого вопроса: в какой период жизненного цикла (эмбриональный или постэмбриональный) происходило построение первичного валика в раковине аммоноидей. Это связано с признанием ключевого значения этой части раковины как структуры, которая могла образоваться лишь в результате метаморфоза.

В настоящее время у специалистов нет существенных разногласий относительно последовательности построения структур начальных частей раковины у аммонитов. Она включает следующие этапы:

I этап: образование первичной раковины – протоконха (в начале этапа), просепт и первого оборота раковины (в конце этапа). Все эти структуры состоят из одного или нескольких разнокачественных призматических слоев (в последнем случае – с черепицеобразным налеганием). Перламутровый слой отсутствует, что свидетельствует о недоразвитии мантии в период ее образования и несформированном механизме мантийной секреции раковины.

II этап: построение первичного валика в конце первого оборота. Эта структура состоит из перламутрового слоя – нового типа скелетной ткани, который впервые образуется в онтогенезе аммонита. Последовательность нарастания перламутра происходит регрессивно, то есть иначе, чем на взрослой раковине. На этом этапе наружный призматический слой выклинивается, а внутренний призматический слой еще отсутствует. Появление первичного валика является результатом существенного преобразования мантии и механизма мантийной секреции и, следовательно, метаморфоза (Erben, 1962; Иванов, 1971 и др.). Последний, вероятно, сопровождался временной остановкой или замедлением в росте, что является неизбежным следствием усиленной дифференцировки при метаморфозе (принцип Спенсера). Остановка в росте в конце построения первого оборота должна быть достаточно длительной вследствие двух, следующих друг за другом процессов: 1) метаморфоза перед построением первичного валика и 2) формирования первичного валика.

III этап: образование второго оборота, стенка которого состоит из двух слоев – наружного призматического и внутреннего перламутрового. Одновременно происходит построение перегородок, состоящих из перламутра (накросепты). Перламутровый слой в стенке раковины образуется прогрессивно (в сторону устья), так же, как и на последующих оборотах раковины. Внутренний призматический слой еще отсутствует, что свидетельствует о

частичной недоразвитости мантии и, весьма вероятно, по мнению И. С. Барскова (1989), – прикрепительной мускулатуры. Этот этап не универсален и у многих аммоноидей может выпадать из онтогенеза. Его продолжительность соответствует времени формирования второго оборота или его части (например, у некоторых Cadoceratinae [Друщиц и др., 1977; Киселев, 2022]), а в отдельных случаях и третьего (Erben et al., 1969; Друщиц и др., 1983: у рода *Epivirgatites*).

IV этап: построение взрослого типа раковины, стенка которой состоит из трех слоев – наружного призматического, перламутрового и внутреннего призматического. Такая раковина могла быть образована только полностью сформированной мантией, поэтому переход к этой стадии должен происходить через метаморфоз. По мнению В. В. Друщиц и Л. А. Догужаевой (Друщиц, Догужаева, 1981, с. 21), стадия трехслойной раковины должна наступать у всех аммонитов сразу же после построения первичного валика, даже в тех случаях, когда третий (внутренний призматический) слой не наблюдается. Отсутствие данного слоя у некоторых экземпляров авторы объясняют плохой сохранностью материала. Эта гипотеза представляется недостаточно обоснованной, поскольку известны примеры двухслойной раковины, у которой перламутровый слой подстилается тонким конхиолиновым слоем (Erben et al., 1969; taf. 9, fig. 5, 6; Друщиц и др., 1977, с. 22).

Таким образом, в начальном развитии раковин аммонитов в том или ином виде присутствует метаморфоз. Если развитие раковины проходит все четыре этапа, то, по всей видимости, в онтогенезе аммонита происходит *два неполных метаморфоза*, после которых взрослая мантия постепенно становится полноценной. При выпадении третьего этапа (вероятно, вследствие ускорения развития) трехслойная раковина начинает строиться сразу за первичным валиком, то есть после *одного полного метаморфоза*. Наличие одного или двух метаморфозов в раннем онтогенезе аммонитов позволяет предполагать формальную возможность существования личинки на втором или третьем этапе развития. В этой связи остается решить проблему точной привязки времени образования первичного валика к эмбриональному или постэмбриональному периодам. К сожалению, до сих пор не удалось выработать точные критерии для такой привязки, поэтому можно выделить несколько гипотез начального онтогенеза у аммонитов.

1. Первично-личиночная концепция Г. К. Эрбена (Erben, 1962; 1964; Erben et al., 1969). Эмбриональный период заканчивался построением протоконха, после чего аммонит покидал яйцевые оболочки и переходил в стадию расселительной личинки с недоразвитой мантией. Переход в стадию личинки сопровождался построением небольшого пережима, остановкой в росте и метаморфозом. В самом начале ларвальной стадии строение мантии соответствовало организации раннего велигера. В дальнейшем в ту же стадию происходило построение просепт, цекума и первого оборота вместе с первичным валиком. При образовании последнего мантия личинки, соответствующей позднему велигеру, претерпевала метаморфоз, после чего наступала послеличиночная стадия.

Таким образом, по Эрбену, аммониты при формировании начальной раковины два раза проходили фазу метаморфоза: в начале ларвальной стадии (после образования протоконха) и в конце той же стадии (при образовании первичного валика).

2. Личиночная концепция В. Е. Руженцева (Руженцев, 1962). Эмбриональная раковина, формировавшаяся в яйце, включала в себя протоконх, просепты, цекум и первый оборот, включая первичный пережим (и соответствующий ему первичный валик – структура, еще не упоминаемая в работе Руженцева). Личиночная стадия начиналась при выходе аммонита из яйца с построения второго оборота и могла продолжаться во время образования нескольких оборотов. Переход во взрослую стадию плавный и не сопровождался метаморфозом.

Из всего этого следует, что личинка аммонитов, по Руженцеву, морфологически принципиально не отличается от организации взрослой стадии, не проходит метаморфоз, не имеет определенной поздней границы, и поэтому не соответствует понятию личинки в узком смысле (Landman et al., 1996, p. 373).

3. Концепция прямого развития (Друщиц, Хиами, 1970; Друщиц, Догужаева, 1981; Иванов, 1971; Kulicki, 1974, 1979). В эмбриональную стадию формируется начальная раковина, состоящая из протоконха, просепт, и

первого оборота, но еще без первичного валика. В конце эмбриональной стадии происходит метаморфоз, после которого аммонит выходит из яйца и относится к особой стадии развития – аммонителле (Друщиц, Хиами, 1969). На этой стадии он строит первичный валик и ведет планктонное существование, как расселительная личинка. Тем не менее, по мнению сторонников этой концепции, организация мягких тканей, в первую очередь мантии, незначительно отличалась от взрослого аммонита, поэтому стадию аммонителлы не следует считать личиночной. К. Кулицкий предлагает ее называть псевдоларвальной (ложноличиночной).

4. Концепция прямого развития (Tanabe, 1989; Landman et al., 1996; Tanabe et al., 2012; De Baets et al., 2015), близкая к предыдущей. Единственное принципиальное отличие состоит в следующем: первичный валик образуется в эмбриональном периоде до вылупления из яйца. Соответственно, аммонителла при выходе из яйцевых оболочек не тратила время и ресурсы на построение первичного валика, а сразу переходила к интенсивному росту и к стадии постаммонителлы (название из: Landman et al., 1996).

5. Концепция вторичной личинки И. С. Барскова (Барсков, 1989). Как и в предыдущем случае, в начале постэмбрионального периода аммонит проходил стадию аммонителлы. Однако метаморфоз, после которого мантия могла выделять перламутровый слой первичного валика, происходил у аммонита не в яйце, а на стадии аммонителлы. Как отмечает автор «Вопрос о том, после какого из этапов животное покидало яйцевые оболочки, является вопросом интерпретации...Теоретически этот момент мог происходить как в яйце, так и после вылупления животного. Однако первое предположение требует объяснения того, почему животное со сформированной раковиной, имеющей фрагмокон в виде протоконха и адаптированной к свободному существованию, продолжало еще развиваться и претерпевало метаморфоз в яйцевых оболочках. Проще предполагать, что животное со сформированным гидростатическим аппаратом покидало яйцевые оболочки до момента метаморфоза. В этом случае необходимо будет признать существование личиночной стадии у аммонитов, которая по уровню развития может соответствовать велигеру» (Барсков, 1989, с. 67-68). Идея о появлении личиночной стадии в жизненном цикле аммоноидей прямо следует из всесторонне развиваемой автором концепции вторичной личинки или дейтероцереллы. Согласно ей, структура начальной раковины аммоноидей – результат глубокой дезэмбрионизации онтогенеза, возникшей вследствие филогенетического замедления развития (брадигенеза, согласно Барскову) уже у предков аммоноидей (бактритиды). Предки бактритов, Pseudorthocerida, имели прямое развитие, поэтому тенденция постепенной дезэмбрионизации в филолинии Bactritida-Ammonoidea связывается с изменением жизненного цикла у аммоноидей и появлением в онтогенезе стадии с недоразвитой организацией, соответствующей вторичной личинке. Такой процесс О. М. Иванова-Казас (Иванова-Казас, 1995) предложила называть ларвизацией. По всей видимости, роль личинки в жизненном цикле аммоноидей сводилась к расселительной функции, в этой связи главным морфологическим результатом дезэмбрионализации можно считать миниатюризацию аммонитов, выходящих из яйца. Благодаря этому они смогли войти в адаптивную зону микропланктона, что сыграло ключевую роль в эволюции аммоноидей. Большинство "наутилоидных" головоногих пошли по противоположному пути, в сторону прямого развития. Это направление обеспечивалось, наоборот, эмбрионизацией онтогенеза.

Таким образом, появление расселительной фазы в жизненном цикле аммонитов до наступления метаморфоза дейтероцереллы можно считать следствием эволюционной тенденции миниатюризации аммонителлы. Она сочеталась с общим уменьшением размера яиц, которое после девона у аммонитов достигло пиковых значений среди всех головоногих (Laptikhovsky et al., 2013, fig. 1; De Baets et al., 2015, fig. 5.22). Эта тенденция у аммонитов, по всей видимости, завершилась уже в конце среднего девона после вымирания подотряда Agoniatitina, отличавшихся наибольшими размерами раковин аммонителл по сравнению с другими аммоноидеями (Landman et al., 1996, fig. 4; De Baets et al., 2015, fig. 5.5).

Гипотеза вторично-личиночного развития у аммонитов представляется весьма обоснованной. Согласно ей аммонителла – это пелагическая личинка, которая претерпевала

метаморфоз и строила первичный валик. В результате этих двух процессов аммонителла на некоторое время задерживалась в росте. Если метаморфоз являлся полным, то после стадии аммонителлы ювенильный аммонит уже был способен строить раковину взрослого типа и переставал быть личинкой. При неполном метаморфозе происходило построение одного-двух оборотов с двухслойной стенкой раковины, поэтому формально такой аммонит может еще считаться личинкой. Таким образом, личиночная стадия у аммоноидей могла быть двухфазной: *раннеличиночная* фаза соответствует аммонителле, *позднеличиночная* фаза – постаммонителле, раковина которой включает два-три начальных оборота и соответствует неаноконху Г. Вестерманна (Westermann, 1996). У разных аммонитов продолжительность личиночной стадии могла отличаться: при ускоренном развитии она включала только раннеличиночную фазу, при растянутом – обе фазы.

Любопытно, что у некоторых современных морских брюхоногих смена построения личиночной раковины (протоконха) ювенильной (телеоконхом) происходит *в момент метаморфоза* в течение 5-7 дней (Hickman, 1995). При этом заложение телеоконха происходит регрессивно (с отступанием мантии) и с черепицеобразным налеганием снизу в прикраевой части протоконха, что также сопровождается локальным утолщением раковины. Эта структура и последовательность роста во многом напоминает построение первичного валика у аммонителлы.

Проблема выделения личинки у аммонитов связана не только с различной трактовкой ее предполагаемых морфологических особенностей, но и с самой теорией личиночного развития, в которой нет однозначного определения личинки и ее свойств (Иванова-Казас, 1995; Hickman, 1999; Minelli, 2003). Во-первых, в сравнительной эмбриологии животных существует различное понимание биологической сущности личинки, например: а) эмбриологическое, как свободно живущего зародыша (Иванов, 1945; Бочаров, 1988); б) морфолого-физиологическое, как совокупности ценогенезов – личиночных адаптаций и провизорных органов (Шмидт, 1951); в) экологическое, как сугубо расселительной стадии (Garstang, 1928a[1]; Иванов, 1945[2]; Бочаров, 1988); г) морфогенетическое, как стадии, которая заканчивается метаморфозом (Geigy, Portmann, 1941; Strathmann, 1993; Hickman, 1999; Minelli, 2003), д) филогенетическое, как рекапитуляция предкового состояния (Haeckel, 1866).

Во-вторых, личинки у беспозвоночных очень разнообразны по уровню организации и образуют плавный ряд от примитивных форм, сильно отличающихся от взрослой особи низким уровнем тканевой дифференциации (например, планула) до "эмбрионизированных" личинок (типа велигера или нимфы), иногда незначительно отличающихся от ювенильных особей при прямом развитии. Также личинки различаются по происхождению (первичные и вторичные), питанию (планктотрофные и лецитотрофные) и другим признакам.

В-третьих, неоднозначно понимание метаморфоза (Geigy, Portmann, 1941; Minelli, 2003), множество разновидностей которого можно свести к двум основным типам (Бочаров, 1988; Иванова-Казас, 1995): а) регрессивному механизму разрушения ценогенетических органов (некробиотический или катастрофический метаморфоз); б) способу прогрессивной дифференциации тканей, осуществляющемуся путем доразвития или ступенчатой надстройки (эволютивный метаморфоз).

---

[1] «Однако, не углубляясь в эту область, этих нескольких примеров, возможно, будет достаточно, чтобы проиллюстрировать несколько важных положений; (1) у личинки есть двойная задача, а именно распространить виды и вырасти во взрослых особей; 2) из этих задач первая является существенной, а вторая побочная — должна выполняться только в той мере, в какой позволяют личиночные ресурсы...» “However, without ranging further afield, these few examples may perhaps sufiice to illustrate several important propositions: (1) the larva has a double task to perform, viz. to distribute the species and to grow up into the adult; (2) of these tasks the first is essential, and the second subsidiary – to be undertaken only so far as the larval resources permit…” (Garstang, 1928b, p. 80).

[2] «Такой зародыш, с преждевременно диференцированной организацией, достаточной для самостоятельной жизни, носит общее название личинки» (Иванов, 1945, с. 66).

Последний весьма близок к дифференцировке недоразвитого организма на ювенильной стадии при прямом развитии. В превращении личинки участвуют оба типа метаморфоза, но в различном соотношении. При этом у одних личинок эволютивный метаморфоз преобладает над катастрофическим, у других – наоборот.

Таким образом, с учетом известного разнообразия типов личиночного и прямого развития, граница между ними представляется условной. Для специалистов по сравнительной эмбриологии животных этот вывод не нов: «Жизненные явления настолько многообразны, что нередко встречаются примеры, которые с равным основанием можно отнести как к одной, так и к другой категории явлений, а метаморфоз может быть выражен в большей или меньшей степени. Первичные личинки, как правило, отличаются очень простой организацией, но к концу личиночной жизни они приобретают черты дефинитивного плана строения и тем самым приближаются к типу вторичных личинок» (Иванова-Казас, 1995, с. 439). Отсутствие универсальных признаков личинки вынуждает многих биологов считать любые ее определения произвольными (Strathmann, 1993), а совпадение структурных, морфогенетических и экологических определений – даже невозможными в отношении всех животных (Hickman, 1999).

Где же провести границу между личинкой и недоразвитой ювенильной особью? В большинстве оригинальных дефиниций личинки в качестве важнейшего признака рассматривается метаморфоз, например в структурно-морфогенетическом определении К. С. Хикман: «Личинка – это структурное состояние или серия состояний, которое начинается между началом отклоняющегося морфогенеза, следующего за эмбриональной стадией, и метаморфозом к взрослому плану строения»[3] (Hickman, 1999). Представляется логичным, что определяющим признаком личинки должно быть сочетание ее морфогенетических и экологических особенностей: наличие одного или нескольких метаморфозов, завершающих дифференцировку тканей и разрушение эмбрионально-личиночной организации, и наличие у личинки специфической функции в жизненном цикле – расселительной или трофической (накопления питательных веществ). При дезэмбрионизации появление личинки может быть вынужденным из-за сокращения размеров яйца и содержания в них желтка. Такая перспектива характерна для морских беспозвоночных с расселительной или "телепланической" планктотрофной личинкой, избравших r-стратегию выживания.

У современных головоногих первая стадия развития после вылупления из яйца отчасти несет расселительную функцию, но не претерпевает глубокого метаморфоза, поэтому Р. А. Юнгом и Р. Ф. Харманом (Young, Harman, 1988) предложено для этой стадии использовать специальное название "параларва" (в буквальном переводе – почти личинка)[4] . Параларвы кальмаров «мало похожи на взрослых кальмаров, а иногда отличаются от них настолько, что их неоднократно относили к самостоятельным видам и даже родам» (Зуев, Несис, 1971, с. 50), а впоследствии называли личинками. Отличия между ними не затрагивают общий план строения, тем не менее параларвы резко отличаются не только от взрослых, но и от ювенильных особей пропорциями тела и его частей, отсутствием и недоразвитием некоторых органов, и наличием специальных приспособлений. Последние отчасти соответствуют ценогенезам. В ходе развития они разрушаются, что подразумевает необходимость хотя бы частичного метаморфоза.

Что же из вышеперечисленных признаков отвечает аммонителле? К сожалению, мы ничего не знаем о строении ее мягких тканей, поэтому не можем судить о присутствии или отсутствии личиночных адаптаций. По этой же причине нет возможности установить,

[3] “The larva is a structural state or series of states that occurs between the onset of the divergent morphogenesis following embryonic development (cleavage, blastula, gastrula) and metamorphosis to the adult body plan” (Hickman, 1999, p. 25).

[4] «Мы определяем параларву как "головоногие моллюски первой стадии роста после вылупления, которые существуют пелагически в приповерхностных водах в течение дня и ведут образ жизни, отчетливо отличающийся от образа жизни более старых сородичей"». «We define paralarva as "a cephalopod of the first post-hatching growth stage that is pelagic in near-surface waters during the day and that has a distinctively different mode of life from that of older conspecific individuals" ” (Young, Harman, 1988, p. 202).

насколько характерен был регрессивный метаморфоз при развитии аммонителлы. Тем не менее особенности микроструктуры стенки ее раковины позволяют констатировать эволютивный метаморфоз в отношении мантии, благодаря которому аммонителла переходила в ювенильный организм. Аммонителла, по всей видимости, обладала смешанными чертами взрослой и эмбрионально-личиночной организации, как это свойственно многим беспозвоночным. У различных моллюсков такими особенностями отличается велигер. У насекомых подобного рода фазы развития принято называть нимфами. Последние испытывают метаморфоз при линьках, поэтому их относят к категории личинок, а не к ювенильной стадии прямого развития[5].

Функция аммонителлы как особой расселительной стадии почти общепризнанна и не вызывает больших сомнений. Функционально-морфологические особенности ее раковины (небольшие размеры, шаровидная форма, нейтральная плавучесть) благоприятствуют планктонному образу жизни. Это заключение косвенно подтверждается биофациальными особенностями захоронений мельчайших ювенильных раковин: они крайне редко встречаются совместно с раковинами других размерных групп того же самого вида (Landman et al., 1996, p. 380). Также они отличаются изотопным составом раковины (De Baets et al., 2015, p. 178), что можно объяснить только существенным различием в образе жизни раннеювенильных и более взрослых особей аммонитов.

Переход современных головоногих к прямому развитию принято объяснять высокой подвижностью взрослых особей, вследствие чего присутствие в жизненном цикле специальной расселительной стадии становится излишним (Garstang, 1928b; p. 81; Иванова-Казас, 1977, с. 182). Поэтому вторичное ее появление у аммоноидей и, в особенности белемноидей (как это предполагает И. С. Барсков), способных к активному плаванию, выглядит непонятным. Следует признать, что расселительные качества возможной личинки аммоноидей возникли по более сложным причинам, которые способствовали расширению ее функций. Главная причина появления личинки в этой группе беспозвоночных могла быть связана с уменьшением размеров яиц, вследствие чего их лецитотрофные качества существенно изменились. Уменьшение количества желтка в яйце было неизбежным следствием такого сокращения размеров яйца, поэтому оставление яйцевых оболочек аммонителлой сдвигалось на более ранние фазы онтогенеза. Как следствие, в жизненном цикле аммонитов могла появиться вставка новой стадии с недоразвитой организацией и вынужденным планктотрофным существованием. Непосредственной пользой такого изменения могло быть увеличение плодовитости – направления, характерного для r-стратегии выживания. В сочетании с расселительными особенностями вторичной личинки это направление эволюции аммоноидей способствовало на первых порах их расцвету, а впоследствие – кризису.

Также роль личинки у аммоноидей дополнялась активным питанием в сочетании с высокими темпами роста – функцией, которая часто выходит на второе место по значимости у личинок (Бочаров, 1988, с. 23). У аммонитов наиболее высокие темпы роста могли приходиться как раз на те обороты, где еще не сформировался третий слой стенки раковины (внутренний призматический). На стадии двухслойной раковины ее структура проще, что в меньшей степени ограничивало рост раковины и, соответственно, мягкого тела[6]. Благодаря

---

[5] «Для Hemimetabola (к которым относятся поденки, стрекозы, прямокрылые, тараканы, тли, клопы и др.) характерно, что *личинки* внешне похожи на взрослых насекомых, но имеют другие пропорции тела. Внешне различимые зачатки крыльев обычно появляются после 1-й линьки, после чего стадии развития называются *нимфами*. По мере последующего роста, сопровождающегося линьками, пропорции тела постепенно приближаются к окончательным. Последняя линька (на имаго) связана с более значительными изменениями и *заслуживает названия метаморфоза*: крылья достигают полного развития, разворачиваются и начинают функционировать, а специальные личиночные органы (если таковые имеются) исчезают» (Иванова-Казас, 1995, с. 416) (*выделено здесь*).

[6] Это подтверждается кривыми общих темпов роста у аммонитов семейства Cardioceratidae (Киселев, 2022, рис. 1.4.3а).

такому механизму совершался ускоренный переход молодого аммонита во взрослое состояние. После эволютивного метаморфоза мантия теряла недоразвитость, свойственную личинке, и с менее высокими темпами роста строила уже полноценную трехслойную раковину. Возможно, в этом заключался один из способов решения проблемы медленного роста, характерной для наружнораковинных головоногих.

Личиночная концепция в отношении аммоноидей в настоящее время большинством специалистов не поддерживается. Тем не менее присутствие личиночной стадии в онтогенезе аммонитов вполне допустимо, в особенности в рамках гипотезы дейтероцереллы И. С. Барскова (основополагающая работа которого [1989] малоизвестна и не цитируется зарубежными специалистами). Признание личинки позволяет

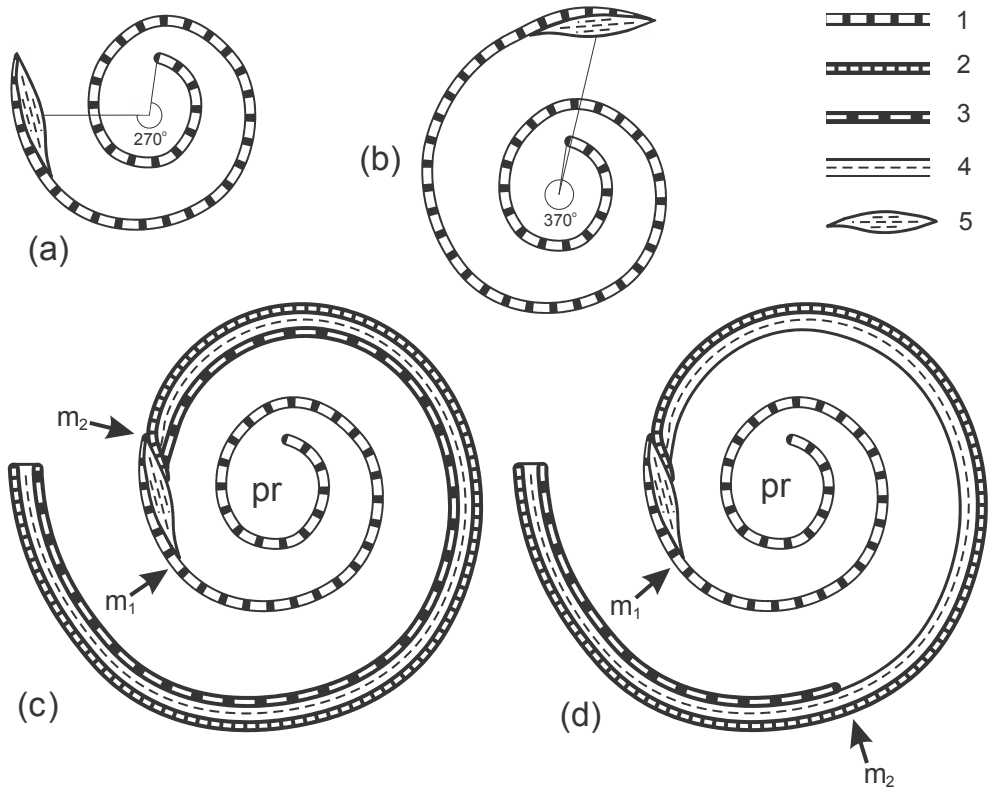


Рис. 11. Изменчивость элементов микроструктуры раковины аммоноидей на стадии аммонителлы и ранненеанической (личиночной) стадии: **a, b** – изменчивость длины первого оборота до первичного валика; **c, d** – изменчивость старта появления трехслойной раковины. 1 – призматический слой эмбриональной раковины, 2 – наружный призматический слой постэмбриональной раковины, 3 – внутренний призматический слой постэмбриональной раковины, 4 – перламутровый слой, 5 – первичный валик. Сокращения: м – участки раковины, соответствующие моментам неполного метаморфоза (m_1 – первый метаморфоз, связанный с построением первичного валика; m_2 – второй метаморфоз, после которого образуется внутренний призматический слой), pr – протоконх. Септы, сифон, цекум и другие структуры не показаны.

Figure 11. Variability in the elements of ammonoid shell microstructure at the ammonite and early-neanic (larval) stages. **a, b** – variability in the length of the first whorl to the primary varix; **c, d** – variability in the start of the appearance of the three-layer shell. 1 – prismatic layer of embryonic shell, 2 – outer prismatic layer of postembryonic shell, 3 – inner prismatic layer of postembryonic shell, 4 – nacreous layer, 5 – primary varix. Abbreviations: m – shell sites corresponding to moments of incomplete metamorphosis (m_1 – first metamorphosis associated with the formation of the primary varix; m_2 – second metamorphosis and the beginning of the formation of the inner prismatic layer), pr – protoconch. Septum, siphon, caecum and other structures are not shown.

хотя бы теоретически предполагать у аммонитов возможность таких гетерохроний, как неотения классическая, неотения филетическая и адультация. Но даже если такая возможность будет полностью доказана, остается проблема распознавания перечисленных гетерохроний по признакам раковины. Раковина предполагаемой ранней личинки аммонитов (аммонителлы) имела микроскопические размеры – 0,6-1,51 мм (Друщиц, Догужаева, 1981), 0,6-2,2 мм (Леонова, 2012), максимум до 2,6 мм (Landman et al., 1996; Laptikhovsky et al., 2013). Следовательно, по сравнению с размерами взрослых раковин (от 20 до 3 000 мм) она была настолько мала, что перенос ее признаков на взрослую раковину (в случае неотении) или привнесение признаков взрослой раковины на стадию личинки (при адультации) крайне маловероятны и не известны в практике изучения аммонитов. Единственными признаками раковины возможной личинки (аммонителлы и постаммонителлы), которые характерны только для нее, являются первичный валик, двухслойная раковина и структура лопастной линии. Гетерохронии по этим признакам нельзя рассматривать как неотению или адультацию, поскольку они не проявляются на зрелой стадии развития. Тем не менее время появления этих признаков в онтогенезе у разных таксонов отличается. Так, при ускоренном развитии (тахигенезе, тахиморфии) первичный валик закладывается раньше, при коротком размере первого оборота (270º – 300º), при замедлении (брадигенезе, брадиморфии) его закладка происходит при средней и максимальной длине первого оборота (от 301º до 380º) (**рис. 11**). То же самое относится и к точке старта трехслойной раковины: при тахигенезе она расположена на первичном валике или даже до него (эмбрионизация?), при брадигенезе – после первичного валика на 1,5, 2 и 3 обороте. Эти изменения определяют продолжительность возможной личиночной стадии.

Глава 2.2. Гетерохронии у аммонитов

Chapter 2.2. Heterochroniy in ammonites

2.2.1. Брадиморфия и тахиморфия

2.2.1. Bradymorphy and tachymorphy

Процессы изменения скорости морфогенеза у отдельных особей одного вида в сторону замедления (брадиморфии) или ускорения (тахиморфии) неоднократно исследовались у различных аммонитов. До выхода приоритетных работ Х. Шмидта (Schmidt, 1925; 1926) эти феномены иногда обозначались в терминах, принятых для описания межвидовых гетерохроний – тахигенеза, акселерации и ретардации. Так, при описании различных видов космоцератид Р. Дувийе (Douvillé, 1915) неоднократно выделял морфы и вариации нормальные и тахигенетические (forme tachygenétique). В частности, у *Kosmoceras jason* (Rein.) нормальная морфа, по Дувийе, содержит на взрослой и терминальной раковине выраженную скульптуру в виде бугорков, а у тахигенетических разновидностей взрослая раковина является сглаженной.

В статье Шмидта (Schmidt, 1926) были не только предложены новые названия для подобного рода феноменов, но и разработана методика их изучения, существенно не изменившаяся вплоть до настоящего времени. В ее основе заложен принцип выделения морф изменчивости посредством установления морфологической (не статистической) нормы (Normalform) – особей с промежуточными морфологическими характеристиками (Mesotypus), относительно которых выделяются девиантные морфы (брадиморфы и тахиморфы). Принадлежность индивидуума (экземпляра) к той или иной морфе определялась сочетанием различных способов регистрации признаков. К качественным способам можно отнести выделение стадий морфогенеза, обозначающихся либо латинским названием пригодного вида или другим образом (вплоть до нумерации). К количественным способам относится привязка границ и положения морфогенетических стадий к диаметру раковины, который в данном случае рассматривается как универсальный морфогенетический хронометр.

Сочетание качественного и количественного способов позволяет при сравнении двух и более экземпляров определять масштаб смещения любой морфогенетической стадии относительно нормы при любом диаметре раковины. Возможности метода успешно продемонстрированы Шмидтом при анализе изменчивости скорости развития каменноугольного вида *Eumorphoceras reticulatum*. Она проявлялась в популяционной выборке вида в различном соотношении у разных экземпляров двух морфогенетических стадий – *jugosus* (ранняя) и *dorsalis* (поздняя), отличающихся диаметром умбилика и наличием бороздки на внешней стороне раковины (Schmidt, 1926, fig. 1). Особи, у которых стадия *dorsalis* наступала раньше нормальных особей, отнесены автором к тахиморфам, а в противоположном случае – к брадиморфам.

К не менее важному результату работы Шмидта относится уточнение критерия видов аммонитов на основе изучения и регистрации границ между различными морфами изменчивости. Такая процедура позволяет снизить ложное видовое разнообразие и провести таксономическую ревизию, благодаря которой в синонимику сводятся нескольких морфовидов, выделенных на ранних этапах изучения той или

Таблица 9. Примеры ревизии различных видов аммонитов, проведенной с помощью выделения морф изменчивости скорости морфогенеза, в работе Х. Шмидта (Schmidt, 1926).

Table 9. Examples of the revision of various ammonite species, carried out on the basis of morphogenesis rate variability morph selection, in the H. Schmidt paper (Schmidt, 1926).

Валидный вид	Брадиморф	Нормоморф	Тахиморф
Glyphioceras crenistria	*G. sphaericum*	*G. crenistria*	
Maeneceras terebratum	*M. decheni*	*M. terebratum*	*M. tenue*
Manticoceras pattersoni	*M. tardum*	*M. pattersoni*	*M. sororium*
Dorsetensia edouardi	*D. edouardi*	*D. cornpanata*	

иной группы аммонитов. Такой результат определяет прикладное значение метода: «Практическое применение очевидно: если различия совместно встречающихся форм можно объяснить брадиморфией или тахиморфией, их можно поместить в один вид. Это может обеспечить третий объективный критерий для палеонтологического разграничения видов»[1] (Schmidt, 1926, S. 203).

Первоначально крайние варианты изменчивости изученных Шмидтом каменноугольных видов аммонитов рассматривались им как возможные новые виды: «С тех пор я много бился над способами разграничения видов: чем больше материала я собирал, тем больше возникало трудностей, особенно с наиболее известными, так называемыми, видами *Glyphioceras sphaericum* и *crenistria*. Временами у меня возникало серьезное искушение разбить эту естественно однородную группу на несколько новых видов, и в этом случае никто не смог бы меня упрекнуть в ошибке»[2] (Schmidt, 1926, S. 198). Проблема границ видов была решена только после разработки концепции морф изменчивости скорости развития, при этом возможность таксономической ревизии констатировалась Шмидтом у самых разных групп как палеозойских, так и мезозойских видов аммонитов (**табл. 9**).

Наиболее радикальным примером такой операции является решение о возможности объединения в единственный валидный вид 56 пригодных видов, выделенных В. Кёненом в роде *Platylenticeras* (нижний валанжин) (Schmidt, 1926, S. 202).

Признаки, по которым Шмидт фиксировал изменчивость скорости развития у аммонитов, включают основные параметры формы и скульптуры. У палеозойских аммонитов это преимущественно признаки формы – относительная ширина умбилика, относительная ширина и пропорции поперечного сечения оборотов (*Glyphioceras crenistria, Maeneceras terebratum, Manticoceras pattersoni, Eumorphoceras reticulatum*). У мезозойских аммонитов (*Dorsetensia edouardi*, *Simbirskites, Amaltheus*), отмеченных Шмидтом, к ним добавляются и признаки скульптуры (бугорки и ребра).

Метод изучения изменчивости скорости развития у аммонитов, разработанный Шмидтом, получил наибольшее развитие в трудах А. Н. Иванова (1939а; 1945а,б; 1976), применившего его при исследовании келловейских аммонитов подсемейства Keppleritinae. С его помощью автор планировал выяснить на примере кеппплеритов (в основном у *Sigaloceras calloviense*), как морфа такой изменчивости

[1] "Die praktische Anwendung liegt auf der Hand: Wenn the Unterschiede zusammen vorkommender Formen durch Brady- oder Tachymorphie zu erklären sind, kann man sie zu einer Art stellen. Damit läßt sich vielleicht ein drittes objektives Kriterium für die palaontologische Artbegrenzung aufstellen…" (Schmidt, 1926, S. 203).

[2] "Seitdem habe ich mich mit Einzetheiten der Artbegrenzung noch viel abgemüht: Je mehr Material zusammenkam, um so gröser wurden die Schwierigkeiten, so gerade bei den hekanntesten sog. Arten Glyphioceras sphaericum und crenistria. Manchrnal war ich ernstlich in Versuchung, diese von Natur einheitliche Gruppe in so viel ueue Arten zu zerschlagen, das mir niernand mehr einen Fehler hätte nahweisen können" (Schmidt, 1925, S. 198).

может стать материалом для эволюции. Тем самым можно было подойти к решению проблемы происхождения рода *Kosmoceras* от рода *Kepplerites* и эволюционного перехода от подсемейства Keppleritinae к подсемейству Kosmoceratinae (в семействе Kosmoceratidae). Результаты, полученные Ивановым, позволили провести ревизию поздних кепплеритин и свести в синонимику *S. calloviense* несколько пригодных видов, что подтвердило практическую ценность методологического подхода Шмидта. Однако еще большее значение имеют разработанные им дополнения к методу, которые позволили существенно уточнить теоретические представления о механизмах и особенностях индивидуального варьирования скорости морфогенеза.

Для распознавания морфогенетических сдвигов Иванов, как и Шмидт, первоначально в развитии *S. calloviense* выделял стадии морфогенеза (гладкой раковины, первично-бугорчатой, субкосмоцерасовой, кепплеритовой и конечной жилой камеры), границы которых привязывались к диаметру раковины. Новым в подходе Иванова было использование методов вариационной статистики, что позволило точно определить норму старта морфогенетических стадий и масштабы отклонений (через коэффициент вариации) и, соответственно, широту бради-, тахиморфии как у отдельных экземпляров, так и в среднем у вида. Таким образом, изменчивость скорости развития определялась как вариация критического диаметра раковины. Последний измерялся, в основном, для фиксации границ наиболее изменчивой субкосмоцерасовой стадии по целому комплексу признаков и параметров: изометрическому сечению оборотов, исчезновению боковых бугорков, началу перекрытия боковых бугорков следующим оборотом. Начало более поздней кепплеритовой стадии фиксировалось по некоторым из перечисленных признаков, а ее завершение – по моменту начала разворачивания спирали и исчезновению внешних (привентральных) ребер. Использование комплекса признаков позволяло определить тип гетерохронного сдвига – общий или мозаичный (диссоциативный).

Подход Иванова также отличается качеством обоснования выбора признаков и способов регистрации моментов их изменений относительно хода морфогенеза. Изучение морфогенетических сдвигов требует соблюдения следующих условий: 1. Разработки критериев обоснования выбора морфогенетического хронометра, использующегося для привязки критических изменений в морфогенезе. В качестве такового обычно используется диаметр раковины – популярный в практике исследования параметр, характеризующий линейные размеры аммонитов. Как хронометр морфогенеза диаметр раковины у аммонитов не является идеальным (см. выше), тем не менее он может быть пригоден для решения вышеупомянутых задач при условии, что его изменчивость ниже, чем изменчивость положения границ стадий морфогенеза. Согласно Иванову (Иванов, 1976) изменчивость терминального диаметра у *S. calloviense* оказалась существенно ниже, чем границ стадий морфогенеза, что позволило использовать диаметр раковины аммонитов в качестве универсального хронометра онтогенеза. 2. Определение критериев, позволяющих отделять изменчивость скорости развития от *собственно вариаций*, – отличий индивидуумов, возникающих независимо от гетерохронных сдвигов. По мнению Иванова (Иванов, 1945б, 1976) собственно вариации могут происходить по тем же самым признакам, что и индивидуальные гетерохронии, но они проявляются уже на первых стадиях развития. Такими вариациями у аммонитов могут быть различия в пропорциях раковины и поперечного сечения оборотов, проявляющиеся уже на первом-третьем оборотах ювенильной раковины.

Использование вариационной статистики позволило Иванову уточнить природу замедления морфогенеза (брадиморфии) и его ускорения (тахиморфии). Во-первых, им было подтверждено, что эти процессы не зависят от скорости роста, поэтому не сказываются на терминальном диаметре раковины. В идеальном случае изменчивость скорости развития проявляется у индивидуумов с одинаковым дефинитивным размером.

Во-вторых, было показано, что минимальная изменчивость скорости развития характерна для начальных и последних стадий морфогенеза, а максимальная – для средней. У *S. calloviense* таковой является субкосмоцерасовая стадия. При тахиморфии ее продолжительность сокращается за счет растяжения более молодой кепплеритовой стадии, а при брадиморфии она растягивается, что приводит

к сжатию последней. При этом продолжительность ювенильной и позднезрелой стадий онтогенеза (по: Иванов, 1971), соответствующих первично-бугорчатой стадии и конечной жилой камере, почти или совсем не меняется. Кроме того, при брадиморфии не отмечено ни одного случая распространения на конечную жилую камеру признаков кепплеритовой стадии. Впрочем, совмещение терминальной стадии морфогенеза с конечной жилой камерой (на мой взгляд методически неправильное) не позволяет констатировать ее аббревиацию (если таковая и была).

В-третьих, большинство признаков субкосмоцерасовой стадии при брадиморфии или тахиморфии изменяются синхронно. Это означает, что индивидуумы *S. calloviense* из выборки Мангышлака, которая была в распоряжении Иванова, чаще испытывали общее, а не мозаичное замедление или ускорение развития. Это доказывается тем, что норма нескольких функционально не связанных признаков скульптуры, формы и септ (исчезновение бугорков, изометрическое сечение оборотов и сложность структуры лопастной линии) приходится на один и тот же размерный класс (Д=15-20 мм). Сам Иванов не акцентировал внимание на этих особенностях развития, но они заметны в показанных им вариационных рядах (Иванов, 1976). Не исключено, что данная особенность характерна только для мангышлакской популяции *S. calloviense*, однако доказательств, что такая специфика свойственна только ей, на настоящий момент не существует.

Большинство исследователей аммонитов не применяют столь трудоемкую и точную методику изучения изменчивости скорости развития, какую использовал А. Н. Иванов. Чаще всего выводы о замедлении или ускорении морфогенеза делаются на основе визуального сравнения морфотипов индивидуумов по одному, реже двум признакам раковины, без численных определений нормы. Иногда используются количественные методики, но для сравнения индивидуумов на одной, чаще последней стадии морфогенеза. Такие способы пригодны для установления факта брадиморфии или тахиморфии, но они не позволяют выявить тонкие особенности этих процессов (широту и глубину гетерохронии, размеры вариации, мозаичность и др.). Рассмотрим некоторые примеры таких наблюдений в разных группах аммоноидей и результаты, полученные на их основе.

Amaltheidae (Meister, 1988). Среди многочисленных публикаций, где приводятся результаты изучения эволюции и систематики аммонитов, особое место занимает работа Х. Мейстера, в которой рассматривается разнообразие морфогенезов у трех родов семейства амальтеид, *Amaltheus, Amauroceras* и *Pleuroceras*, характерных для позднего плинсбаха. Наиболее детально изучена внутривидовая изменчивость *Amaltheus margaritatus* (с выделением не менее 6 морф) и *Pleuroceras solare* (не менее 4 морф). Автор использует уникальную методику изучения морфогенезов, разработанную специально для анализа гетерохроний. Она включает: 1) построение вариационно-статистических линий тренда для вида и внутривидовых морф по трем признакам раковины – относительной ширине умбилика, ширине раковины и плотности скульптуры; 2) выделение стадий морфогенеза по линиям тренда и по каждому признаку в отдельности, что создает тройную систему периодизации индивидуального развития. Столь тщательный подход позволяет различать мозаично и независимо возникающие гетерохронии по разным признакам. Необычно и то, что выделяемые стадии являются сугубо количественными (а не качественными), поэтому имеют большее значение для изучения внутривидовой изменчивости морфогенеза, нежели для сравнения видов.

Автор не использует понятия брадиморфии и тахиморфии Шмидта и при анализе внутривидовых гетерохроний применяет терминологию Канонической модели (акселерация, неотения, прогенез, гиперморфоз). Поэтому в изучении изменчивости не выделяются и нормальные формы – нормоморфы. При таком подходе диагностика гетерохроний положительного или отрицательного типа производится попарным сравнением морфогенезов двух морф. Это нельзя признать удачным решением, поскольку при сравнении с одной морфой одна и та же гетерохрония может быть положительной, а при сравнении с другой – отрицательной или не распознаваться вообще.

Изучение видов амальтеид показало, что разные морфы одного вида в морфогенезе отличаются уникальным сочетанием гетерохроний разного знака, а не какой-то одной гетерохронией. При этом различные сочетания установлены как на ювенильных, так и на взрослых оборотах. У ранних (зона Subnodosus) морф *Amaltheus margaritatus* установлены сочетания неотении, прогенеза и акселерации (морфа *bondoniensis*), прогенеза, акселерации и гиперморфоза (морфа *gloriosus*), прогенеза и акселерации (морфа *subnodosus*). У поздних (зона Gibbosus) морф отмечаются аналогичные варианты: неотении, прогенеза и гиперморфоза (морфа *salebrosum*), прогенеза, акселерации и гиперморфоза (морфа *gibbosus*), и присутствие только акселерации (морфа *margaritatus*).

Результаты, полученные Мейстером, требуют переосмысления. С одной стороны, выделенные морфы, по всей видимости, относятся к нескольким хроноподвидам, поэтому не все установленные у морф гетерохронии являются внутривидовыми. С другой стороны, в трактовке ряда гетерохроний, определяемых автором, видно явное упрощение. В первую очередь к ним относятся те гетерохронии, которые связаны с изменением терминальных размеров раковины – прогенеза и гиперморфоза. Во многим примерах у морф и видов амальтеид изменение диаметра раковины не сопровождается полноценной остановкой развития (при прогенезе) или переразвитием (при гиперморфозе). Представляется, что в нескольких (если не во многих) случаях, где не наблюдается остановки в развитии или переразвития, установленные феномены следует относить к другим гетерохрониям – тахигеронтии / минификации (при уменьшении размеров) или брадигеронтии / магнификации (при увеличении размеров). Соответственно, система гетерохронных сдвигов у каждой морфы, вида и подвида будет иной, чем это дано в работе Мейстера.

Oppeliidae (Baudouin et al., 2011, 2012). У кимериджских оппелиид (зона Acanthicum) *Taramelliceras compsum* (Oppel) и *Streblites weinlandi* (Oppel) скорость морфогенеза изменяется по нескольким признакам, включая пропорции раковины и особенности ребристости, сочетание которых меняется на различных стадиях морфогенеза. Авторы исследования (С. Бодуа с соавторами) трактуют эти вариации в терминах пераморфоза и педоморфоза. Так, у *T. compsum* они отмечают взрослые пераморфные разновидности, отличающиеся от педоморфных латеральным уплощением раковины (тахиморфия по стадии 4). У *S. weinlandi* такого рода уплощенные вариации, наоборот, рассматриваются как педоморфные (=брадиморфные). Не менее выражена изменчивость по признакам ребристости на терминальном обороте. В частности, у *T. compsum* у тахиморфных экземпляров хорошо выражена фаза гладкой раковины, которая совпадает с конечной жилой камерой (стадия 4). У брадиморфов, наоборот, терминальный оборот на той же стадии покрыт выраженными ребрами. Авторы работы не выделяют фазу гладкой раковины как отдельную стадию морфогенеза, поэтому формально у брадиморфных экземпляров нельзя зафиксировать аббревиацию. Тем не менее исчезновение гладкой раковины при дефинитивных размерах у брадиморфов, несомненно, указывают на аббревиации именно этой фазы морфогенеза. Уточнить особенности этого феномена трудно, поскольку в работе нет четких указаний о морфологических особенностях нормальных особей, доминирующих в популяции. Изменчивость скорости морфогенеза связана, по данным исследования, в основном, с вариациями продолжительности стадии 3, которая непосредственно влияет на положение старта стадии 4: у тахиморфов стадия 3 наиболее сжата, а старт стадии 4 сдвинут внутрь онтогенеза. У брадиморфов наблюдается обратная ситуация.

В целом, изменчивость скорости морфогенеза у рассмотренных оппелиид имеет типичное выражение, свойственное для многих аммонитов.

Arctocephalitinae (Киселев, 2020б, 2022). Изменчивость морфогенеза изучена у *Arcticoceras ishmae* по терминальным оборотам с конечной жилой камерой (объем выборки 85 экз. из Восточной Гренландии и 28 экз. из Тимано-Печорской области). Гетерохронный сдвиг на терминальном обороте у *A. ishmae* определяется по размеру стадии гладкой раковины (СГР) – завершающей стадии морфогенеза, следующей за стадией развитой скульптуры. При замедленном развитии индивидуума зона раковины, покрытая скульптурой, увеличивается, при ускоренном – наоборот. У нормоморфов СГР занимает, в основном, конечную

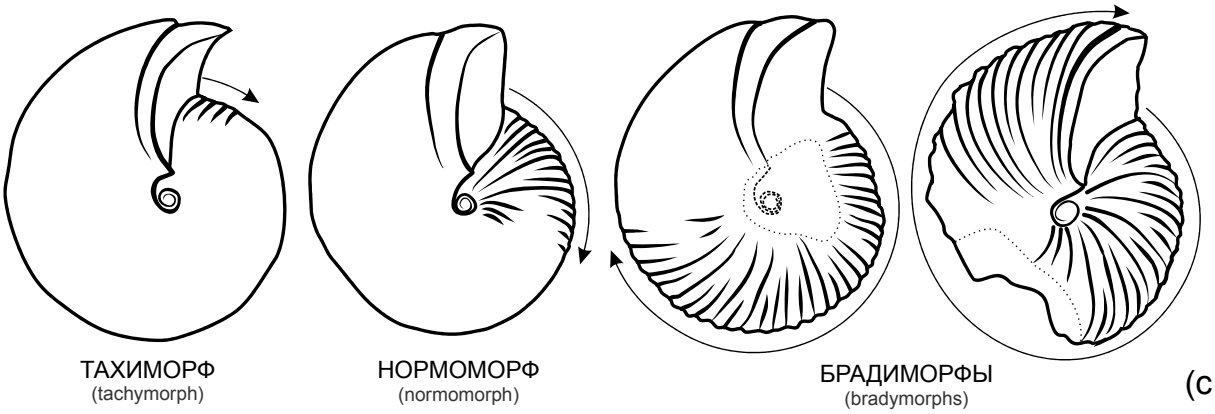
жилую камеру, у тахиморфов – весь терминальный оборот, а у брадиморфов – только часть конечной жилой камеры, чаще всего первую треть (**рис. 12с**). Очень редко встречаются экстремально брадиморфные особи, у которых СГР исчезает, а ребристая стадия распространяется до терминального устья. У гренландских *A. ishmae* определены все эти морфы, при этом доля нормоморфов составляет от 54,4 до 85,7 % у разных подвидов, тахиморфов – 27-7,1 %, и брадиморфов – 21,6-7,1 %. Их соотношение изменяется у хроноподвидов *A. ishmae* cf. *excentricum*, *A. ishmae ishmae* и *A. ishmae kochi* в сторону уменьшения доли тахиморфов и увеличения доли нормоморфов (Киселев, 2022, рис. 1.5.1). Доля брадиморфов почти не меняется, тем не менее, только у среднего и позднего подвидов найдены экстремально брадиморфные зрелые экземпляры, у которых полностью отсутствует СГР.

На средних оборотах (стадия постоянной ребристости) у арктикоцерасов вариации скорости развития сложно отделить от собственно вариаций (по А. Н. Иванову), поэтому наблюдающуюся изменчивость лучше описывать в категориях морф внутривидовой изменчивости (Киселев, 2021; Киселев, 2022, гл. 1.2.3). Вероятно, разнообразие морф *A. ishmae* (*pseudishmae, stepankovi, ishmae, tenuicostatum* и *crassiplicatum*) в большей мере связано с изменчивостью скорости развития, поэтому некоторые из них, предположительно, можно отнести к брадиморфам (*pseudishmae, stepankovi*), к нормофорфам (*ishmae*) или тахиморфам (*tenuicostatum*). Морфа *crassiplicatum,* для которой характерна полная утеря СГР, с полной уверенностью относится к брадиморфам. Она определена только у среднего и позднего хроноподвидов. Изменения в соотношении морф позволило уточнить критерии вида и подвида у аммонитов и разработать модель эволюции *Arcticoceras*, которая привела к последовательному изменению соотношений внутривидовых гетерохроний и, как следствие – межвидовых (тахигенеза и брадигенеза, см. ниже).

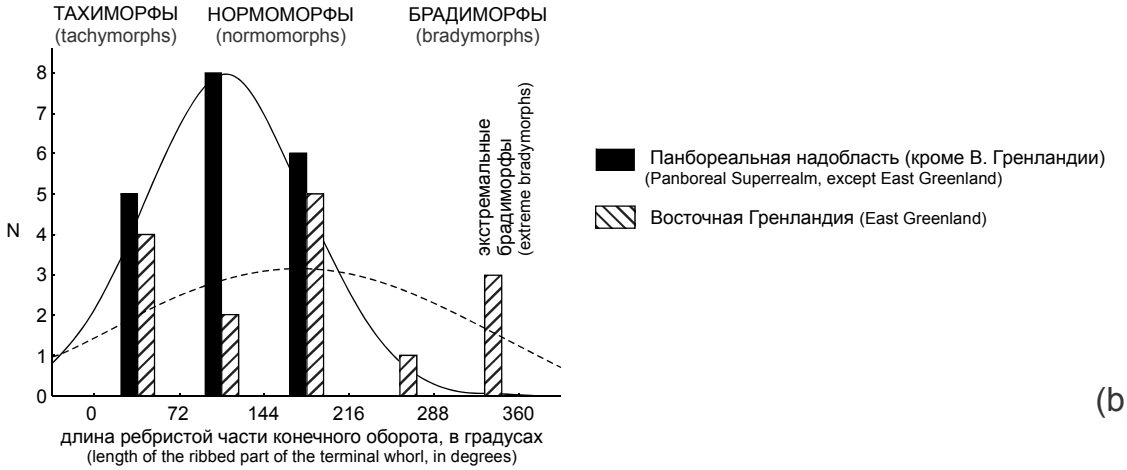
При количественном подходе относительный размер СГР определяется в градусных величинах. Таким способом изучена выборка зрелых экземпляров из разных регионов Панбореальной надобласти, включая Европейскую России, Восточную Гренландию, Северную Сибирь и Арктическую Канаду (Киселев, 2020б, рис. 1). Методика регистрации сдвига старта СГР включает определение экстремума нормоморфности, относительно которого выделяется зона или диапазон нормоморфности. Ее выделение необходимо, поскольку экстремум нормоморфности является сугубо теоретической величиной, которому может не соответствовать эмпирический материал.

Можно использовать два альтернативных способа определения экстремума нормоморфности – по статистическому среднему (по всей выборке) и по медиане (разнице между максимальным и минимальным значениями параметра). Норма положения старта СГР по статистическому среднему *A. ishmae* составляет 131º, а область нормоморфности находится в диапазоне 70-230º (Киселев, 2020б, рис. 1). По медианному методу экстремум нормоморфности СГР составляет 180º, а диапазон – 120-240º (**рис. 12а**). При использовании первого способа статистическое среднее и норма будут всегда совпадать, что гарантирует только симметричную картину распределения. Медианный метод, наоборот, позволяет выделять диапазон нормоморфов независимо от положения нормы по моде или среднему арифметическому. Соответственно, применение альтернативных методов *дает разный результат классификации* экземпляров и различное соотношение нормоморфов, тахиморфов и брадиморфов в выборке (**рис. 16**).

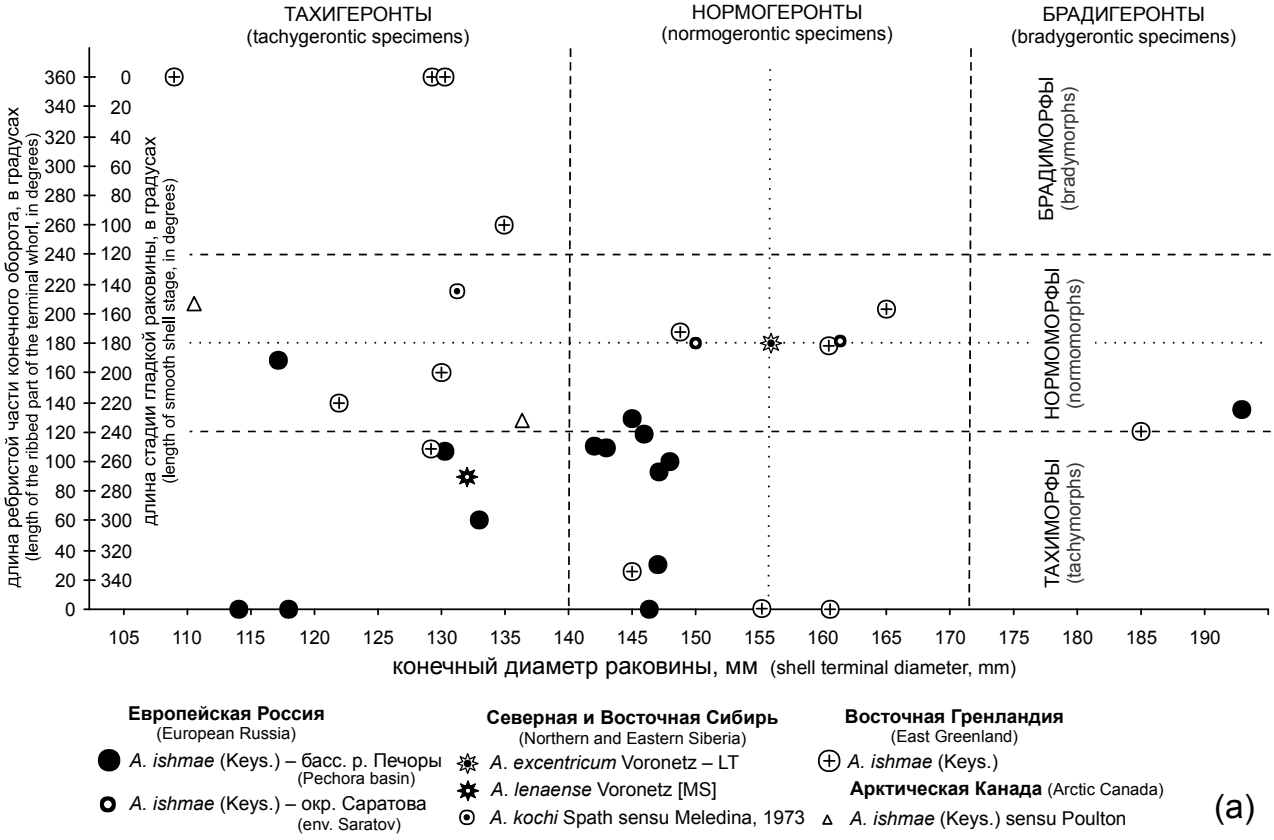
Для измерений требуется материал, представленный зрелыми раковинами с сохранившимся терминальным устьем или пережимом. Поэтому, в силу редкой встречаемости полностью сохранившихся зрелых раковин, выборка, пригодная для измерений, будет меньше, чем при использовании метода визуальной оценки. Так, для *A. ishmae* она составляет 35 экземпляров из всех вышеперечисленных регионов Панбореальной надобласти: 14 экз. из Европейской России, 3 экз. из Северной Сибири, 2 экз. из Арктической Канады и 14 экз. из Восточной Гренландии. К сожалению, этого мало, чтобы изучать особенности распределения вида по скорости развития в географическом и хроностратиграфическом аспектах. Можно дать только общую оценку распределения морф в этой разнородной выборке, то есть для вида в целом. По методу статистического


ТАХИМОРФ
(tachymorph)
НОРМОМОРФ
(normomorph)
БРАДИМОРФЫ
(bradymorphs)

(c)


ТАХИМОРФЫ
(tachymorphs)
НОРМОМОРФЫ
(normomorphs)
БРАДИМОРФЫ
(bradymorphs)
N
экстремальные брадиморфы
(extreme bradymorphs)
Панбореальная надобласть (кроме В. Гренландии)
(Panboreal Superrealm, except East Greenland)
Восточная Гренландия (East Greenland)
длина ребристой части конечного оборота, в градусах
(length of the ribbed part of the terminal whorl, in degrees)

(b)


ТАХИГЕРОНТЫ
(tachygerontic specimens)
НОРМОГЕРОНТЫ
(normogerontic specimens)
БРАДИГЕРОНТЫ
(bradygerontic specimens)
БРАДИМОРФЫ
(bradymorphs)
НОРМОМОРФЫ
(normomorphs)
ТАХИМОРФЫ
(tachymorphs)
длина ребристой части конечного оборота, в градусах
(length of the ribbed part of the terminal whorl, in degrees)
длина стадии гладкой раковины, в градусах
(length of smooth shell stage, in degrees)
конечный диаметр раковины, мм (shell terminal diameter, mm)
Европейская Россия
(European Russia)
A. ishmae (Keys.) – басс. р. Печоры
(Pechora basin)
A. ishmae (Keys.) – окр. Саратова
(env. Saratov)
Северная и Восточная Сибирь
(Northern and Eastern Siberia)
A. excentricum Voronetz – LT
A. lenaense Voronetz [MS]
A. kochi Spath sensu Meledina, 1973
Восточная Гренландия
(East Greenland)
A. ishmae (Keys.)
Арктическая Канада (Arctic Canada)
A. ishmae (Keys.) sensu Poulton

(a)

среднего нормоморфы составляют 65,7 %, брадиморфы – 11,4 %, тахиморфы – 22,9 %. По медианному методу результат будет отличаться: нормоморфы составляют 40,6 %, брадиморфы – 12,5 %, тахиморфы – 46,9 %. Во втором случае мы видим заметную асимметрию распределения в сторону тахиморфов, где располагается и норма вида. В первом случае норма совпадает с зоной нормоморфов. Для хроноподвидов это соотношение, несомненно, будет отличаться. Географические отличия также имеют место: восточно-гренландский комплекс от всех остальных отличается большей долей брадиморфов и присутствием экстремальных брадиморфов (утерявших СГР). При этом распределение является симметричным даже при распределении по медианному методу: нормоморфы составляют 33,3 %, брадиморфы – 26,7 %, тахиморфы – 26,7 %. Насколько эти отличия отражают реальные закономерности, а не случайные проявления в небольшой выборке, в настоящий момент сказать трудно.

Cadoceratinae. У кардиоцератид, в первую очередь раннекелловейских кадоцератин, на терминальном обороте брадиморфия и тахиморфия также проявляются по особенностям ребристости, чаще всего по частоте приумбиликальных бугорков или булл. У раннекелловейских *Cadoceras elatmae* брадиморфы характеризуются более частым расположением булл на терминальном обороте (27-28 булл: Киселев, 2022, табл. 4, фиг. 1), а нормоморфы и тахиморфы – более редким (21-22 булл: Киселев, 2022, табл. 4, фиг. 2). У *C. falsum* изменение скорости развития на терминальном обороте проявляется иначе – продвижением булл в сторону терминального устья при брадиморфии, и сглаживанием ребер при тахиморфии. При этом у тахиморфов буллы отсутствуют целиком на конечном совершенно гладком обороте, а у брадиморфов они достигают теминального устья, как у *C. elatmae* (Киселев, 2022, с. 170). Близкий тип изменчивости скорости развития наблюдается и у более молодых групп кадоцератин с архаичным морфотипом, например среднекелловейских *Cadoceras* (*Protolongaeviceras*) и *Cadoceras* (*Protostenocadoceras*) (Киселев, 2022, с. 203, 206).

У кардиоцератид, характеризующихся биморфным типом онтогенеза (термин из: Иванов, 1975), при котором средние обороты резко отличаются от поздних разными признаками, в данном случае высоким поперечным сечением (стадия высоких оборотов, по: Киселев, 2022), индивидуальные гетерохронии нередко проявляются по признакам средних оборотов. У брадиморфов это выражается появлением более высокого поперечного сечения на взрослых

Рис. 12. Морфы внутривидовой изменчивости *Arcticoceras ishmae*, обусловленные гетерохрониями по признакам терминального оборота, – старту стадии гладкой раковины и конечному диаметру. **(a)** – двухмерное распределение экземпляров *Arcticoceras* нижнего и среднего бата по длине ребристой части конечного оборота (в градусах) и конечному диаметру раковины (в мм), **(b)** – распределение экземпляров *Arcticoceras* зоны Ishmae (нижний бат) по длине ребристой части конечного оборота (в градусах), (**c)** – схематический внешний вид морф внутривидовой изменчивости *Arcticoceras ishmae* с различным стартом стадии гладкой раковины, – тахиморфов, нормоморфов и брадиморфов. Зарисовки сделаны с оригинальных экземпляров: тахиморф – р. Адзьва, разрез Никифорова Щелья, изображен в: Киселев, 2020б, т. 3, ф. 5; нормоморф – местонахождение то же, изображен в: Киселев, 2020б, т. 3, ф. 1; брадиморф – Восточная Гренландия, изображен в: Киселев, 2022, т. 12, ф. 1; экстремальный брадиморф (справа) – Восточная Гренландия, изображен в: Киселев, 2022, т. 6, ф. 6.

Figure 12. Morphs of intraspecific variation in *Arcticoceras ishmae* due to heterochrony by terminal whorl characters (smooth shell stage start and terminal diameter). **(a)** – two-dimensional distribution of specimens of *Arcticoceras* of the Lower and Middle Bathonian by length of the ribbed part of the terminal whorl (in degrees) and the terminal shell diameter (in mm), **(b)** – distribution of specimens of *Arcticoceras* of the Ishmae Zone (Lower Bathonian) by length of the ribbed part of the terminal whorl (in degrees), **(c)** – schematic view of *Arcticoceras ishmae* intraspecific variability morphs with different starts of the smooth shell stage, tachymorphs, normomorphs and bradymorphs. Sketches were made from the original specimens: tachymorph – Adzva River, Nikiforov Shcheliya section, shown in: Kiselev, 2020b, pl. 3, f. 5; normorph – locality is the same, shown in: Kiselev, 2020b, pl. 3, f. 1; bradymorph – East Greenland, shown in: Kiselev, 2022, pl. 12, f. 1; extreme bradymorph (right) – East Greenland, shown in: Kiselev, 2022, pl. 6, f. 6.

оборотах и наоборот. В частности, это лучше всего проявляется у большинства видов *Cadoceras* s. str., например, у *Cadoceras tolype*, у которого в норме взрослые обороты сфероконические (Киселев, 2022, табл. 49, фиг. 1), у брадиморфных экземпляров высококадиконические (Киселев, 2022, табл. 50, фиг. 1), у тахиморфов широкие сфероконические. Очень редко, как аномалию, можно встретить взрослую раковину в виде уплощенного дискокона. Возможно, такой аномальной разновидностью *C. tolype* следует считать голотип ?*Cadoceras confusum* (Гуляев, 1997, табл. 5, фиг. 1), найденный в том же слое и горизонте, что и *C. tolype,* который при Д=113 мм почти копирует морфотип *C. tolype* на стадии высоких оборотов при Д=40 мм (Киселев, 2022, табл. 51, фиг. 3, 4). Аналогичным образом можно объяснить происхождение морф с различным поперечным сечением у *Cadoceras (Rondiceras) milaschevici*, обозначенных как morpha *milaschevici* и morpha *compressum* (Киселев, 2022, с. 199). Также у *C. milaschevici* может происходить брадиморфия по длине жилой камеры, которая у карликовых особей на терминальной стадии морфогенеза (Д=86 мм) близка к таковой на стадии высоких оборотов (Д=20-50 мм). У нормальных экземпляров она превышает длину жилой камеры предполагаемых брадиморфов в 1,2-1,4 раза (Kiselev, 2018; Киселев, 2022). Брадиморфия по этому признаку известна и у крупных экземпляров того же вида (нормогеронтов и брадигеронтов), но у карликовых (тахигеронтов) она незначительно ниже (Киселев, 2022, рис. 1.3.9).

Kosmoceratinae. Несмотря на то, что космоцератид уже можно рассматривать как классический таксон для изучения гетерохроний у аммоноидей, внутривидовые гетерохронии в подсемействе космоцератин выделялись редко. Исключением может служить работа Р. Дувийе (Douvillé, 1915), в которой автор, как отмечалось выше, неоднократно выделял нормальные и тахигенетические морфы у видов рода *Kosmoceras*. У вида *Kosmoceras jason* к нормальной морфе он отнес два изображенных экземпляра (Douvillé, 1915, pl. 10, fig. 4, 9), а к тахигенетической морфе – пять экземпляров (Douvillé, 1915, pl. 9, fig. 2, 6, 7, pl. 10, fig. 3, 5). Согласно Дувийе (Douvillé, 1915, p. 37), тахигенетические экземпляры отличаются от нормальных ослаблением скульптуры или ее исчезновением до начала конечной жилой камеры. По всей видимости, автор под скульптурой взрослых оборотов подразумевал в первую очередь бугорки, которые действительно присутствуют на конечных жилых камерах "нормальных" экземпляров и отсутствуют у "тахигенетических". Несмотря на принципиальную верность такого подхода, распределение экземпляров, проведенное Дувийе, в настоящий момент нельзя считать правильным. Результаты фундаментальной ревизии космоцератид, представленные в работе Г. Тинтана (Tintant, 1963), показали, что из семи указанных экземпляров только один можно отнести к *K. jason* (Douvillé, 1915, pl. 10, fig. 3), а остальные должны быть переопределены как *K. enodatum* (Douvillé, 1915, pl. 9, fig. 2), *K. planicerclus* (Buckm.) (Douvillé, 1915, pl. 10, fig. 5), *K. medea* (Douvillé, 1915, pl. 9, fig. 6, 7, pl. 10, fig. 4), *K. baylei* (Douvillé, 1915, pl. 10, fig. 9). Большинство из них отличаются по стратиграфическому возрасту от настоящих *K. jason*, поэтому не являются частью внутривидовой выборки. Только вид *K. baylei* отчасти может рассматриваться как изохронная брадиморфная разновидность *K. jason*, у которой на взрослых оборотах сохраняются признаки скульптуры, характерные и для ранних стадий развития.

У другого вида *Kosmoceras ornatum* (= *K. spinosum,* здесь) Дувийе так же выделяет две морфы – нормальную (Douvillé, 1915, pl. 22, fig. 1) и тахигенетическую (Douvillé, 1915, pl. 22, fig. 2, 5), которые отличаются различной выраженностью бугорков (признака, характерного для молодых оборотов раковины) на взрослых оборотах. Приведенные автором примеры морф уже можно рассматривать как внутривидовые разновидности в современном понимании вида *K. spinosum*. В использующейся здесь терминологии Шмидта указанные Дувийе морфы следует относить к нормоморфам и тахиморфам.

Единственной опубликованной работой, на основе которой можно изучать на статистически достоверном уровне внутривидовые морфы у космоцератин, выделяемые по гетерохрониям, является подробное исследование семофилетических тенденций в роде *Kosmoceras*, проведенное Р. Бринкманном (Brinkmann, 1929). Данные, полученные им, основаны на детальном, посантиметровом сборе аммонитов

в 13-метровом интервале свиты Оксфордских глин в разрезе келловейского яруса у д. Питерборо (Англия). Эта замечательная во многих отношениях работа часто приводится как пример скрупулезного изучения эволюции филогенетической линии с точностью до вида. Сам Бринкманн гетерохронии в каком-либо виде у космоцератин не рассматривал, но приводимые им многочисленные статистические таблицы представляют качественные морфометрические базы данных, на основе которых можно анализировать изменчивость скорости развития у нескольких видов этого подсемейства.

Для анализа внутривидовых гетерохроний пригодны три параметра, измерения по которым присутствуют в таблицах работы Бринкманна: 1) диаметр, при котором происходит исчезновение внешних ребер (Außenrippen); 2) диаметр, при котором происходит исчезновение внешних или привентральных бугорков (Außenknoten), 3) конечный диаметр раковины (Enddurchmesser). По первым двум параметрам удобно изучать изменчивость скорости развития, по третьему – изменчивость дефинитивного размера. Наиболее полные данные по этим параметрам приведены для *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *obductum*[3], поэтому ниже рассматриваются результаты анализа гетерохроний, относящиеся только к этому виду.

Перечисленные параметры характеризуют признаки, присутствующие на терминальном обороте (включая конечную жилую камеру) и части предшествующего оборота раковины *K. obductum* и других космоцератин. Моменты исчезновения наружных ребер и бугорков определяют границы между различными фазами терминальной стадии развития, в завершение которой происходит построение конечной жилой камеры и терминального устья. Начало терминальной стадии можно определять по первому (более раннему в морфогенезе) наблюдающемуся событию – исчезновению наружных ребер на привентральной стороне раковины (**рис. 13а**). Второе событие – исчезновение наружных бугорков, соответствует середине терминальной стадии, после которой, в конце стадии, происходило построение терминального устья. Таким образом, терминальную стадию у ряда космоцератин можно разделить на две фазы, границами которых служат первые два события морфогенеза.

Положение в морфогенезе упомянутых морфогенетических событий и соответствующих им границ фаз терминальной стадии весьма изменчиво (коэффициент вариации 10,02 % для первого события, 5,77 % для второго и 11,58 % для терминального диаметра). Видовые границы этих фаз (Д=59,5 мм, 73 мм и 92,5 мм) соответствуют модам распределений (**рис. 13a-d**), по которым можно определить среднюю линейную продолжительность терминальной стадии у *K. obductum* в 33 мм. Максимальная

[3] Измерения космоцератин, сделанные Бринкманном в Питерборо, имеют непреходящую ценность для изучения этой группы аммонитов, поскольку больше не производились никем с такой точностью где бы то ни было. Тем более, что сам разрез, являющийся стратотипом нескольких биостратонов келловейского яруса (Киселев, 2022) и содержащий самую полную последовательность видов космоцератин, в настоящее время недоступен для изучения. Поэтому высокая ценность имеющихся измерений вынуждает учитывать и ряд особенностей материала, которые могут повлиять на конечный результат анализа гетерохроний. Первая из них – это диахронность экземпляров, образующих совокупную выборку по каждому виду космоцератин. Она обусловлена тем, что каждый сантиметр оксфордских глин в разрезе Питерборо содержит аммониты – условие, обеспечивающие возможность расчленить разрез на биогоризонты без пропусков и собрать материал по всему интервалу биогоризонта. Поэтому картина распределения по любому виду космоцератин из данного разреза отражает не только изменчивость, но и частично результат возможных эволюционных изменений. В настоящей работе эта двойственность сознательно не учитывается и выборка по каждому виду рассматривается как условно изохронная.

Другая особенность материала связана с тем, что Бринкман часто приводил совокупные морфометрические данные для интервалов разреза, объем которых незначительно превышал стратиграфический объем одного вида космоцератин в современном понимании. Например, в таблице 5 (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 5) даны измерения для интервала 136-539 см, что отвечает полному объему вида *Kosmoceras obductum* (Buckm.) (интервал 136-460 см) и частично объему близкого (филогенетически преемственного) вида *K. crassum* Tint. (интервал 461-560 см). Для анализа гетерохроний этой двойственностью также можно пренебречь, хотя такое решение в некоторой степени вынужденное, поскольку разделить измерения разных видов по приведенным в таблице данным невозможно.

продолжительность той же стадии, с учетом минимального положения нижней границы (42,5 мм) и максимального положения верхней границы (134,5 мм) составляет 87 мм, то есть в 2,63 раза больше средней продолжительности.

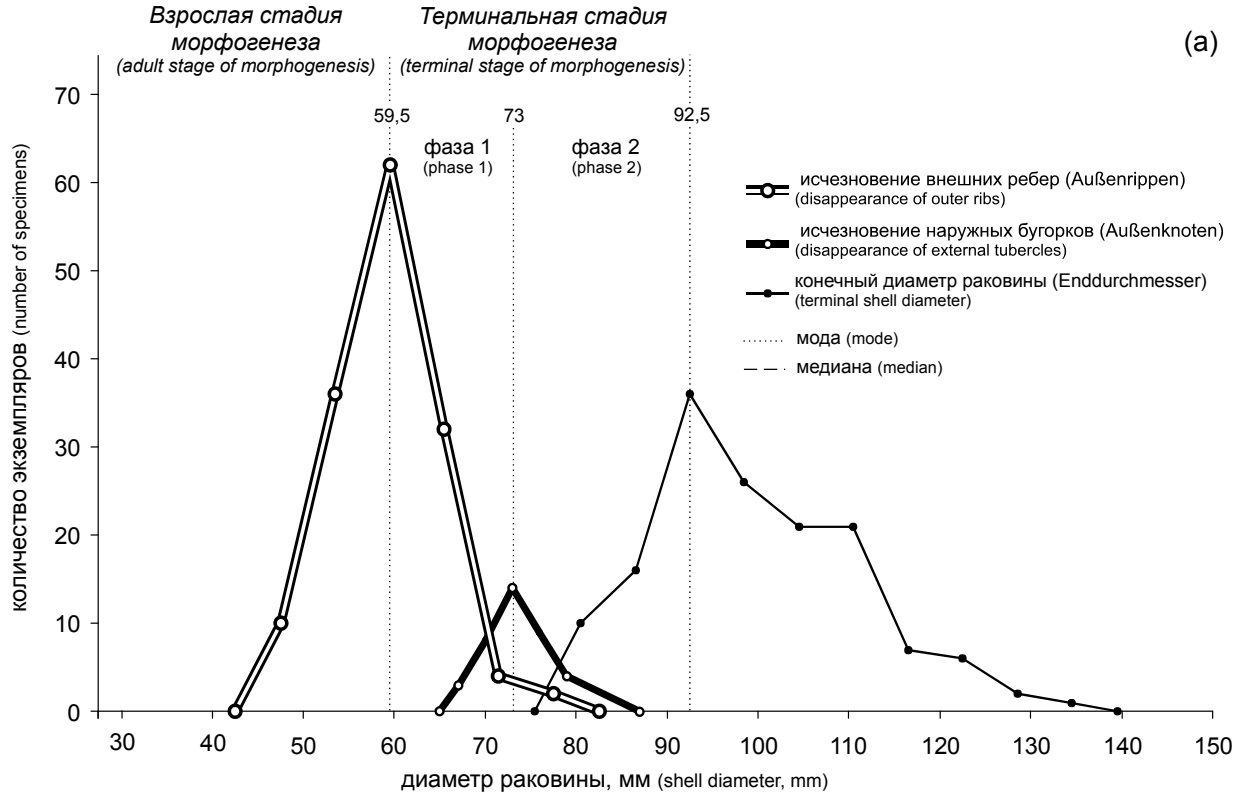
Изменчивость диаметра раковины, при котором происходит критическое событие морфогенеза (исчезновение ребер и бугорков), характеризует изменчивость скорости развития. Последнее доказывается отсутствием хорошей корреляции между положением критического события в морфогенезе и терминальным диаметром, *поскольку даже для одного и того же значения терминального размера раковины K. obductum положение моментов исчезновения скульптуры весьма вариабельно*. В первую очередь это характерно для распределения экземпляров данного вида по положению раннего морфогенетического события в 7 случаях с фиксированным терминальным диаметром раковины (**рис. 14**).

Анализ изменчивости положения критических событий в морфогенезе *K. obductum* дает возможность различать внутривидовые гетерохронии в одной и той же выборке. Определение гетерохронных морф в данном случае производится по медианному методу (**рис. 13b-d**), что позволяет выделить области нормоморфов, бради- и тахиморфов независимо от положения моды и структуры распределения (**табл. 10**),

Распределение экземпляров *K. obductum* по обоим признакам выглядит в целом симметрично: в выборке преобладают нормоморфы, при этом область нормоморфов совпадает с расположением модального класса. Асимметрично соотношение брадиморфов и тахиморфов, при этом по моменту исчезновения внешних ребер в выборке преобладают брадиморфы, а по моменту исчезновения бугорков – тахиморфы. То есть по разным признакам наблюдается противоположная скошенность распределения, что дает основание предполагать относительную независимость варьирования по этим признакам.

Рис. 13. Частотное распределение и анализ внутривидовых гетерохроний в выборке *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *obductum* (Buckman) из формации Lower Oxford Clay разреза Питерборо (Англия) по признакам, определяющим границы терминальной стадии морфогенеза и ее фаз (по данным Р. Бринкманна – Brinkmann, 1929). Приведено только эмпирическое распределение, теоретическое опущено. Поскольку в работе Бринкманна границы интервальных классов по разным признакам не совпадают, использованы средние значения интервальных классов, что позволяет поместить кривые распределения на одной диаграмме. **(a)** – распределение по трем признакам относительно диаметра раковины, b-d – распределение по одному признаку: **(b)** – по моменту исчезновения внешних (привентральных) ребер (Außenrippen) относительно диаметра раковины из интервала 136-539 см по данным табл. 5 (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 5); **(c)** – по моменту исчезновения внешних (привентральных) бугорков (Außenknoten) относительно диаметра раковины из интервала 136-340 см по данным табл. 45 (Brinkmann, 1929, S. 110, Tab. 45); **(d)** – по моменту формирования конечного устья и терминального диаметра раковины из интервала 136-539 см по данным (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 5). Области нормоморфов (фиг. b, c) и нормогеронтов (фиг. d) обозначены серым, границы областей гетерохроний выделены относительно медианы, а не моды. Изображение раковины *K. obductum*: Brinkmann, 1929, Taf. 3, fig. 3 (интервал 185 см).

Fig. 13. Frequency distribution and analysis of intraspecific heterochrony in a sample of *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *obductum* (Buckman) from the Lower Oxford Clay Formation of the Peterborough section (England) for characters that define the limits of terminal morphogenesis stage and its phases (from Brinkmann, 1929). Only the empirical distribution is given, the theoretical distribution is omitted. As Brinkmann's work does not show concordance between interval classes for different characters, the mean values of interval classes are used, which allows the distribution curves to be placed on the same diagram. **(a)** distribution for three characters in relation to shell diameter, b-d, distribution for one character: **(b)** the point of disappearance of external (ventral) ribs (Außenrippen) relative to shell diameter from 136-539 cm section interval according to Table. 5 (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 5); **(c)** according to the moment of disappearance of the outer (ventral) tubercles (Außenknoten) relative to the shell diameter from the 136–340 cm section interval according to Table. 45 (Brinkmann, 1929, S. 110, Tab. 45); **(d)** according to the point of formation of the terminal aperture and terminal shell diameter from the range of 136–539 cm according to (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 5). The areas of normomorphs (Figs. b, c) and normogeronts (Fig. d) are marked in gray, the boundaries of heterochrony areas are marked relative to the median rather than the mode. The shell image of *K. obductum*: Brinkmann, 1929, Taf. 3, fig. 3 (interval 185 cm).


Взрослая стадия морфогенеза
(adult stage of morphogenesis)
Терминальная стадия морфогенеза
(terminal stage of morphogenesis)
(a)
59,5
73
92,5
фаза 1
(phase 1)
фаза 2
(phase 2)
исчезновение внешних ребер (Außenrippen)
(disappearance of outer ribs)
исчезновение наружных бугорков (Außenknoten)
(disappearance of external tubercles)
конечный диаметр раковины (Enddurchmesser)
(terminal shell diameter)
мода (mode)
медиана (median)
количество экземпляров (number of specimens)
диаметр раковины, мм (shell diameter, mm)

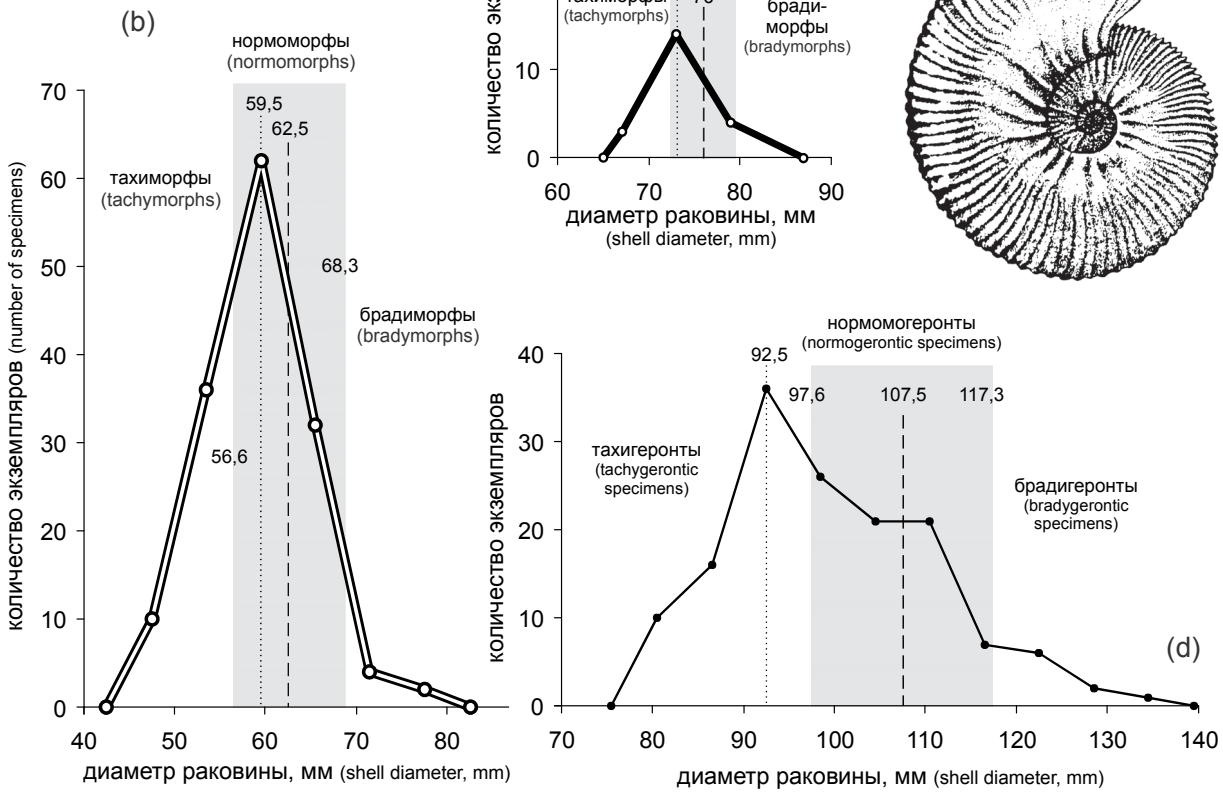

(b)
нормоморфы
(normomorphs)
59,5
62,5
тахиморфы
(tachymorphs)
68,3
брадиморфы
(bradymorphs)
56,6
количество экземпляров (number of specimens)
диаметр раковины, мм (shell diameter, mm)
(c)
нормоморфы
(normomorphs)
72,7
79,3
73
76
тахиморфы
(tachymorphs)
бради-
морфы
(bradymorphs)
количество экземпляров
диаметр раковины, мм
(shell diameter, mm)
нормомогеронты
(normogerontic specimens)
92,5
97,6
107,5
117,3
тахигеронты
(tachygerontic
specimens)
брадигеронты
(bradygerontic
specimens)
(d)
количество экземпляров
диаметр раковины, мм (shell diameter, mm)

Таблица 10. Распределение экземпляров *K. obductum* относительно морф изменчивости по моментам исчезновения двух признаков скульптуры на терминальном обороте. Экземпляры вида происходят из разреза Питерборо из интервала 136-539 см по данным Р. Бринкманна (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 5, S. 110, Tab. 45).

Table 10. Distribution of specimens of *K. obductum* relative to variability morphs by the moments of disappearance of two signs of sculpture on the terminal whorl. Specimens of the species originate from the Peterborough section from the interval 136-539 cm according to R. Brinkmann (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 5, S. 110, Tab. 45).

Морфы изменчивости	По моменту исчезновения внешних ребер (Außenrippen)		По моменту исчезновения бугорков (Außenknoten)	
	экз.	%	экз.	%
Тахиморфы	10	6,84	3	26,83
Нормоморфы	98	67,1	18	65,85
Брадиморфы	38	26	1	7,31

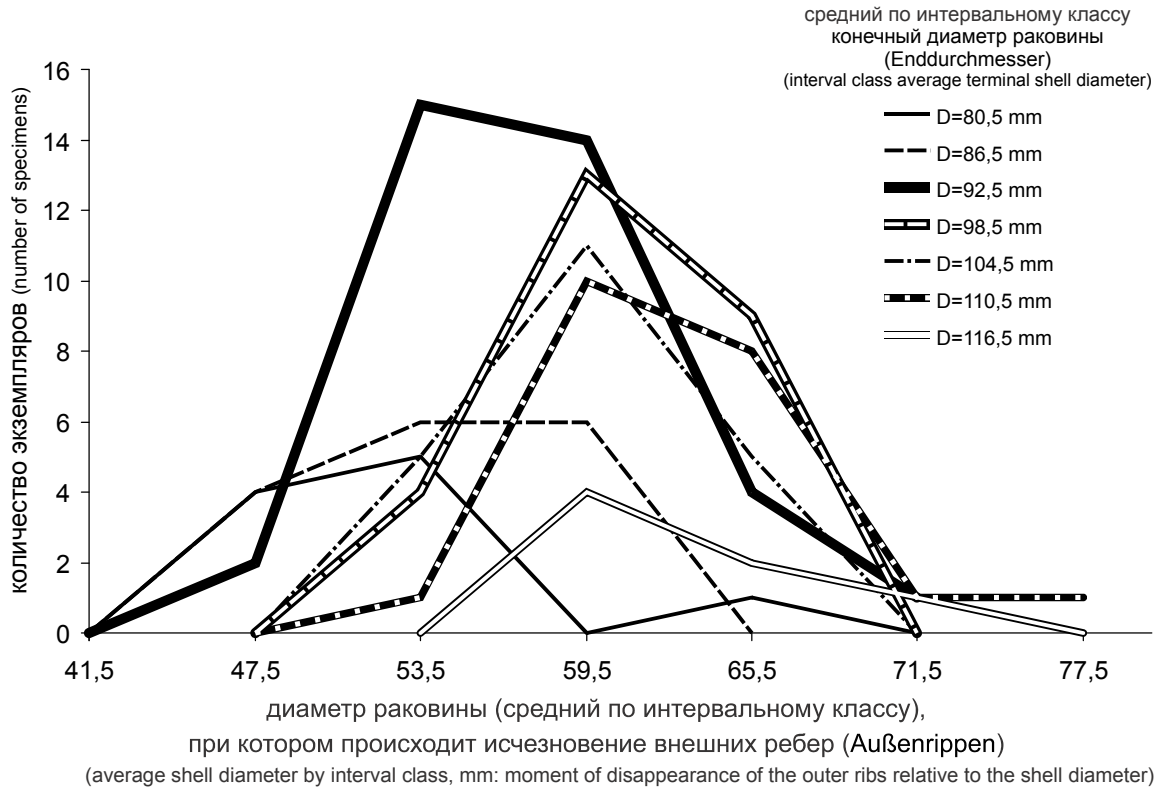


Рис. 14. Частотное распределение *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *obductum* (Buckman) по моменту исчезновения внешних (привентральных) ребер (Außenrippen) относительно диаметра раковины в 7 выборках, имеющих различный терминальный диаметр раковины. Материал происходит из интервала 136-539 см формации Lower Oxford Clay разреза Питерборо (Англия) (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 5). Распределение в совокупной выборке вида по тому же признаку см. на рис. 2.3.2b.

Fig. 14. Frequency distribution of *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *obductum* (Buckman) by the moment of disappearance of the outer (ventral) ribs (Außenrippen) relative to the shell diameter in 7 samples with different terminal shell diameters. The material comes from the 136-539 cm interval of the Lower Oxford Clay formation of the Peterborough section (England) (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 5). The distribution in the total sample of the species for the same trait, see Fig. 2.3.2b.

Таблица 11. Количество экземпляров *K. jason* и *K. medea*, относящихся к различным морфам изменчивости, выделяемых по исчезновению привентральных бугорков при различном диаметре раковины на терминальном обороте. Экземпляры вида происходят из разреза Питерборо из интервала 21-135 см по данным Р. Бринкманна (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 6).

Table 11. The number of specimens of *K. jason* and *K. medea* belonging to different variability morphs, identified by the disappearance of the ventral tubercles at different shell diameters on the terminal whorl. Specimens of the species originate from the Peterborough section from the interval 21-135 cm according to R. Brinkmann (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 6).

Морфы изменчивости	*Kosmoceras* (*Gulielmites*) *medea*		*Kosmoceras* (*Gulielmites*) *jason*	
	экз.	%	экз.	%
Тахиморфы	21	19,81	23	51,11
Нормоморфы	75	70,75	15	33,33
Брадиморфы	10	9,43	7	15,56

Для других видов подрода *Kosmoceras* (*Gulielmites*) анализ внутривидовых гетерохроний удалось изучить только по распределению диаметра, при котором происходит исчезновение привентральных бугорков. У двух ранних видов этой группы – *K.* (*G.*) *medea* и *K.* (*G.*) *jason*, различия в структуре распределения, с одной стороны, отражают общность близких видов, а с другой – межвидовую дистанцию между ними и особенности филогенетически обусловленного смещения признаков. Последнее связано с непосредственной филогенетической преемственностью *K. jason* от *K. medea*, поскольку эти виды образуют соседние звенья одной линии эволюции космоцерасов.

Как и у *K. obductum*, момент исчезновения привентральных бугорков у *K. jason* и *K. medea* так же занимает среднюю часть терминальной стадии морфогенеза. Оба вида характеризуются широкой вариабельностью параметра (коэффициент вариации 8,4 % и 10,4 %), что отражает изменчивость скорости морфогенеза вторичных ребер. Основные отличия между ними связаны с положением области нормоморфности: она не перекрывается у обоих видов (**рис. 15**), что обусловлено тенденцией увеличения дефинитивных размеров на данном фрагменте филолинии (магнификацией). В распределении перекрываются только область брадиморфов *K. medea* и область тахиморфов *K. jason*.

Структура распределения, определяемая соотношением гетерохронных морф, у рассматриваемых видов отличается: у *K. medea* преобладают нормоморфы, а у *K. jason* – тахиморфы (**табл. 11**). Тем не менее у обоих видов наблюдается единая тенденция скошенности распределения в сторону области тахиморфов. У первого вида она незначительная, при этом мода не выходит за пределы области нормоморфов, а у второго выше, что приводит к смещению моды в область тахиморфов.

Насколько различия в структуре распределения этих видов отражают филогенетический сдвиг – неизвестно, поскольку у других видов филолинии *Kosmoceras* (*Gulielmites*) изменчивость скорости морфогенеза по данному признаку изучена более схематично.

Полученные результаты носят в некоторой степени абстрактный характер, поскольку не могут быть проиллюстрированы изображениями оригиналов, собранных Бринкманном. Они также не позволяют выяснить, насколько мозаично и независимо варьирование скорости развития по разным признакам, поскольку в таблицах его работы отсутствуют измерения отдельных экземпляров и приводятся лишь усредненные значения по выборкам с разной степенью детальности.

Сочетание бради- и тахиморфии с бради- и тахигеронтией у *K. obductum* будет рассмотрено ниже в соответствующей рубрике (2.2.2. Брадигеронтия и тахигеронтия).

Peltoceratinae. Разработанная А. Бонно (Bonnot, 1995) схема периодизации морфогенеза у келловей-оксфордских пельтоцератин заложила основу для изучения гетерохроний у различных видов этого подсемейства. Основным

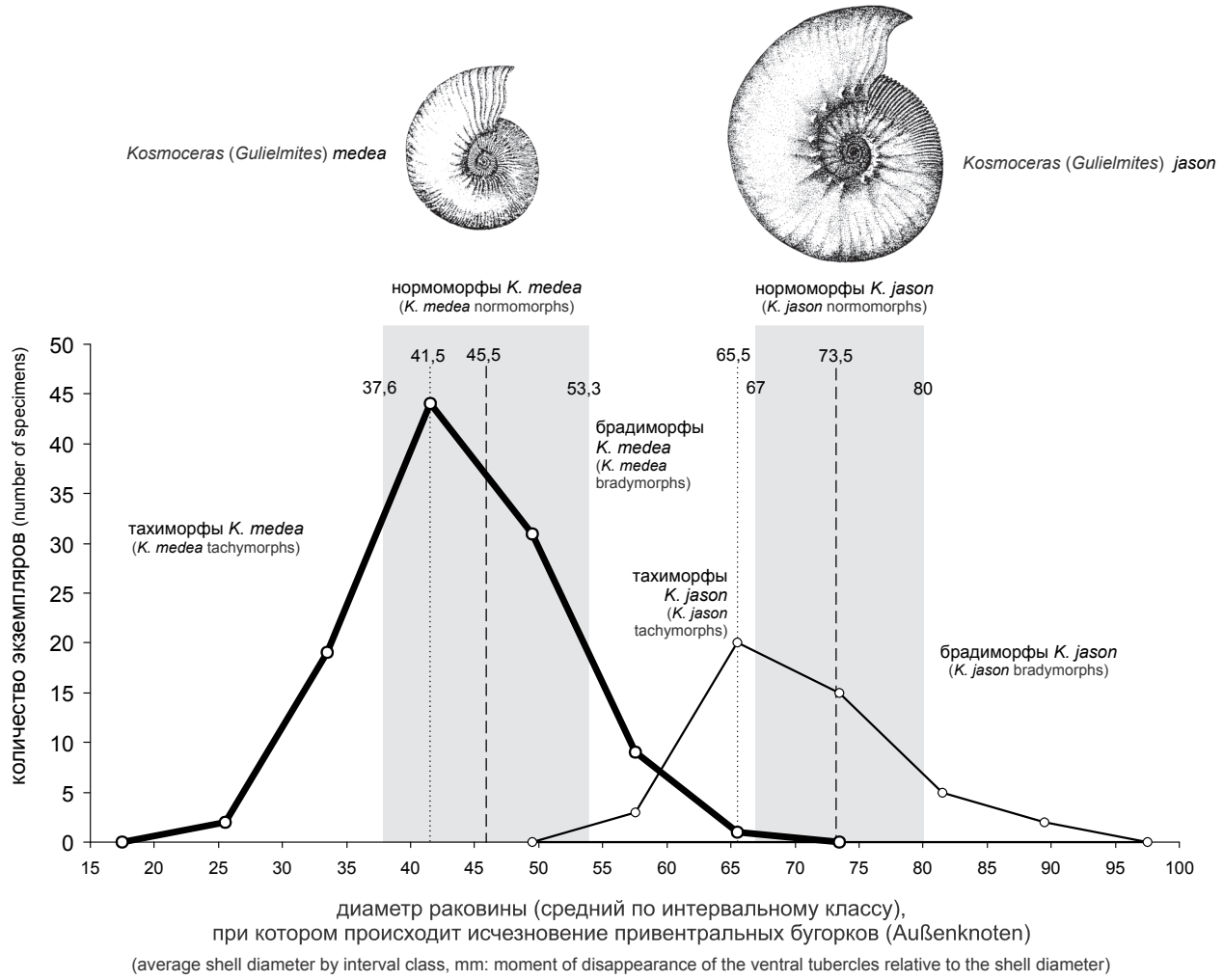


Рис. 15. Частотное распределение и анализ внутривидовых гетерохроний в выборках *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *medea* и *K.* (*G.*) *jason* из формации Lower Oxford Clay, интервала 21-135 см разреза Питерборо (Англия) по моменту исчезновения внешних (привентральных) бугорков (Außenknoten) относительно диаметра раковины по данным (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 6). Несмотря на то, что в таблице работы Бринкманна дан массив данных для интервала 0-135 см, который включает биогоризонты трех видов (*K. enodatum, K. medea, K. jason*), размерные границы этих видов удается отделить по эмпирическим данным, что позволило выделить массивы данных для двух видов. Приведено только эмпирическое распределение, теоретическое опущено. Области нормоморфов обозначены серой заливкой, границы областей гетерохроний выделены относительно медианы, а не моды. Изображение раковины *K. medea* из (Brinkmann, 1929, Taf. 3, fig. 1) (интервал 30 см); *K. jason* из (Brinkmann, 1929, Taf. 3, fig. 2) (интервал 132 см).

Fig. 15. Frequency distribution and analysis of intraspecific heterochrony in samples of *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *medea* and *K.* (*G.*) *jason* from the Lower Oxford Clay Formation, interval 21-135 cm of the Peterborough section (England) according to the moment of disappearance of the external (ventral) tubercles (Außenknoten) relative to the shell diameter according to (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 6). Despite the fact that Brinkmann's table contains a database for the interval 0-135 cm, including biohorizons of three species (*K. enodatum, K. medea, K. jason*), the size boundaries of these species can be separated according to empirical data, which allowed allocate data for two types. Only the empirical distribution is given, the theoretical distribution is omitted. The areas of normomorphs are indicated by gray shading, the boundaries of the heterochrony areas are highlighted relative to the median, and not to the mode. Image of a *K. medea* shell from (Brinkmann, 1929, Taf. 3, fig. 1) (30 cm interval); *K. jason* from (Brinkmann, 1929, Taf. 3, fig. 2) (132 cm interval).

звеном эволюции пельтоцератин является скульптура, поэтому морфогенетические стадии выделяются только по ее признакам. У макронохов выделено три стадии морфогенеза: I – ребристая, включающая 3 подстадии, II – промежуточная, III – туберкулятная (бугорковая), состоящая из 4 подстадий, и IV – взрослая. Если рассматривать каждую наименьшую часть морфогенеза как самостоятельную стадию, то объем морфогенеза пельтоцератин составляет 7 стадий. Детальное прослеживание этих стадий в развитии пельтоцератин позволило Бонно зафиксировать межвидовые гетерохронии, которые им были обозначены в терминах Канонической модели (по: Dommergues et al., 1986). Внутривидовые гетерохронии им не устанавливались, тем не менее они проявляются у внутривидовых морф, выделенных у большинства видов (Bonnot, 1995, fig. 6A6): *Peltoceras athleta* (две морфы), *P. retrospinatum* (две морфы), *Peltoceratoides eugenii* (две морфы), *P. williamsoni* (три морфы), *P. interruptum* (две морфы). У всех этих морф присутствует терминальная стадия, которая имеет примерно равную продолжительность на последнем обороте раковины. Предшествующая ей стадия – туберкулятная, незначительно меняется в продолжительности, однако ее подстадии существенно отличаются в объеме, благодаря чему можно различать тахиморфные и брадиморфные разновидности. Фазы ребристой стадии также изменчивы по относительной длине (Bonnot et al., 2005, fig. 5), что может рассматриваться как проявление ускорения и замедления развития. Но, судя по всему, наибольшая изменчивость в продолжительности характерна для предпоследних стадий или фаз развития, а иногда и одной, что показано недавно при сравнении двух экземпляров *Peltoceras athleta* (Frau et al., 2021, fig. 6). У одного из них 4 стадия занимает 1,25 оборота (брадиморф), а у другого – 0,4 оборота (тахиморф). При этом конец стадии 4 не меняет своего положения, изменяется только положение старта, что усложняет структуру гетерохроний: первый экземпляр является брадиморфом по стадии 4, но тахиморфом по предшествующим стадиям (1-3), поскольку их старт сместился вглубь морфогенеза; второй экземпляр, наоборот, следует рассматривать как тахиморф по стадии 4 и брадиморф по стадиям 1-3. Наблюдающаяся неравномерность в скорости развития препятствует традиционному выделению морф изменчивости скорости развития и может потребовать для анализа гетерохроний новых понятий.

Virgatitidae. Процессы замедления и ускорения развития в данной группе рассмотрены В. В. Митта (1990) на примере *Virgatites pusillus*. В качестве маркирующего события выбрана граница между двумя стадиями морфогенеза скульптуры – виргатотомной и бипликатовой, которая прослеживается на фрагмоконах примерно одинакового размера. У нормоморфов смена одной стадии на другую происходит при диаметре раковины около 75 мм, у брадиморфов – больше 100 мм, и тахиморфов – около 45 мм.

Dorsoplanitidae. Изменчивость скорости морфогенеза изучена у *Titanites* (*Paratitanites*) и *T.* (*Pseudogalbanites*), описанных в средневолжском подъярусе Центральной России (Киселев, Рогов, 2018). Изменчивость хорошо проявляется на двух последних оборотах раковины (терминальная и конец субтерминальной стадии морфогенеза по: Киселев, 2017), включая конечный оборот. Брадиморфные особи сохраняют, иногда вплоть до конечного устья (Д=300-700 мм), трех-четырехветвистые ребра, более характерные для средних оборотов (Д=50-150 мм, начало субтерминальной стадии морфогенеза). У тахиморфных особей ребра простые или бипликатовые на двух последних оборотах, а многоветвистые ребра не распространяются дальше средних оборотов. У нормоморфов морфотип имеет промежуточный характер – трипликатные ребра исчезают в первой четверти или половине конечного оборота, а остальная часть оборота вплоть до конечного устья покрыта бипликатными и простыми ребрами.

Deshayesitidae (Bersac, Bert, 2012). В работе С. Берсак и Д. Берт рассмотрены особенности изменчивости развития скульптуры у 6 видов рода *Prodeshayesites* из подзоны *Prodeshayesites bodei* Англии. Отличия в ходе морфогенеза между ними определяются, с одной стороны, по положению границы между двумя выделяемыми в морфогенезе стадиями C (с тонкой ребристостью) и D (с грубой ребристостью), а с другой – количеством стадий. Авторы полагают, что эти виды (*P. fissicostatus,*

P. bodei, P. germanicus, P. pseudokiliani, P. laevisculus, P. lestrangei) являются типологическими и представляют ряд морф изменчивости одного вида *P. fissicostatus*: *bodei – fissicostatus – germanicus – lestrangei*. Он демонстрирует постепенное уменьшение продолжительности стадии D в ходе морфогенеза вплоть до полного ее исчезновения у морф *pseudokiliani* и *laevisculus*. Положение старта стадии D фиксируется к диаметру раковины, который используется как морфогенетический хронометр. К сожалению, у большинства экземпляров, относящимся к упомянутым морфам, не удалось определить терминальный диаметр, поэтому продолжительность терминальной стадии в данном случае можно оценить лишь приблизительно. Тем не менее нет никаких сомнений, что изменения положения старта стадии D относятся к внутривидовым гетерохрониям. Авторы исследования их рассматривают в терминах Канонической модели как пераморфоз и педоморфоз.

В упомянутых примерах (Bersac, Bert, 2012, fig. 5) не показано положение стадии E, являющейся терминальной в семействе Deshayesitidae. По видимому, момент ее старта (Bersac, Bert, 2012, fig. 14) стабилен, а основные изменения связаны с положение старта стадии D. Очевидно, что у тахиморфных особей стадия D растянута иногда до более чем одного оборота, у брадиморфов она сокращается до четверти оборота. Такие вариации продолжительности стадии С. Берсак и Д. Берт относят к первому типу изменчивости (Variability of type 1). Также ими выделяется другой тип изменчивости (Variability of type 2), при котором стадия D может сжиматься еще сильнее или даже исчезать. Это связано с расширением стадии ювенильной гладкой раковины, которая у брадиморфов может переходить даже на терминальный оборот и соприкасаться со стадией E (при этом промежуточные стадии как бы выдавливаются). Характерно, что оба типа изменчивости не приводят при брадиморфии к аббревиации терминальной стадии, что типично для многих групп аммонитов.

Acanthoceratidae. Хорошим примером не количественного подхода в исследовании изменчивости скорости развития у аммонитов является анализ разнообразия хода морфогенеза вида *Nigericeras gadeni* из верхнего мела (верхний сеноман) Нигерии (Courville, Crônier, 2003). В популяции этого вида Ф. Курвиль и К. Крони различают 4 морфы (*gignouxi, lamberti, gadeni, jacqueti*), отличающиеся различным соотношением продолжительности четырех стадий морфогенеза – ювенильной гладкой раковины, многобугорчатой, двухбугорчатой, терминальной гладкой раковины. Названия морф соответствуют ранее выделенным видам, которые авторы рассматривают как синонимы *N. gadeni*: *N. lamberti*, *N. gignouxi*, *N. jacqueti*. Этих морфы отличаются относительной продолжительностью трех последних стадий развития: у морфы *gignouxi* большую часть морфогенеза и всю ювенильную фазу онтогенеза занимает вторая (многобугорчатая) стадия, а терминальная стадия гладкой раковины – менее 1/10 продолжительности морфогенеза и 1/5 взрослой стадии онтогенеза. У других морф наблюдается постепенное сокращение многобугорчатой стадии и увеличение терминальной, при этом старт последней постепенно смещается вглубь онтогенеза: у морфы *lamberti* она занимает 1/3 взрослой стадии, у морфы *gadeni* уже 1/2, а у морфы *jacqueti* – всю взрослую стадию и часть ювенильной, что составляет суммарно больше половины всего онтогенеза. Таким образом, у одних морф происходит растяжение ранних стадий морфогенеза, что соответствует брадиморфии, а у других – поздних стадий, что отвечает тахиморфии. Крайние варианты такой изменчивости скорости развития являются брадиморфами (морфа *gignouxi*) и тахиморфами (морфа *jacqueti*), а промежуточные морфы *lamberti* и *gadeni* следует относить к нормоморфам. Сами авторы их определяют с использованием терминологии Канонической модели как педоморфные и пераморфные разновидности.

Особенности изменчивости скорости развития *N. gadeni* сводятся к следующему:

1. У нормоморфов наиболее продолжительная стадия морфогенеза третья (около половины жизненного цикла). Этот вывод основан на рисунке из статьи Курвиля и Кроне. Насколько продолжительность этой стадии, как и всех остальных, обоснована измерениями, неизвестно.

2. Брадиморфия не приводит к аббревиации, а тахиморфия к пролонгации. Морфогенез всех морф включает одну и ту же последовательность стадий.

3. Продолжительность терминальной стадии морфогенеза увеличивается при тахиморфии и уменьшается при брадиморфии.

4. Терминальные стадии разных морф морфологически не идентичны. У брадиморфов на этой стадии раковина сглаженная, покрытая складками. Рельефность складок у тахиморфов минимальная или отсутствует, что приводит к максимальному сглаживании раковины. У нормоморфов рельеф терминальной раковины имеет промежуточный характер.

5. Норму вида составляют первые две морфы (90 % выборки), соответственно распределение является асимметричным, направленным в сторону брадиморфов.

Vascocertidae (Meister, 1989). Многочисленные примеры внутривидовых и внутрипопуляционных отклонений хода морфогенеза показаны Х. Мейстером у нескольких видов родов *Vascoceras*, *Paramammites* и др. по материалу из верхнего сеномана Нигерии. Среди отклоняющихся форм он выделяет перамофные (=тахиморфные) и педоморфные (=брадиморфные) разновидности, на основании чего им производится ревизия видов. При этом ранее выделенные типологические виды рассматриваются как морфы внутривидовой изменчивости или подвиды и сводятся в синонимику. У *V. costatum* выделяются подвиды *V. costatum* s. str. с пераморфными отличиями в ходе морфогенеза и *V. costatum glabrum*, его педоморфный аналог. Вероятно, эти подвиды следует рассматривать как морфы (брадиморфы и тахиморфы), а не таксоны. Более того, Мейстер полагает, что и *Paramammites subconciliatus* может быть отнесен к роду *Vascoceras* и изохронному ему виду *V. costatum*, что обусловлено единым стилем морфологических изменений в онтогенезе. Гетерохронии фиксируются на разных оборотах: на молодых и средних оборотах по границе между многобугорчатой стадией морфогенеза и стадией гладкой раковины, с одной стороны, и по изменению относительного диаметра умбилика и относительной ширине раковины, с другой. На взрослых оборотах гетерохронные сдвиги проявляются в соотношении трех стадий морфогенеза: многобугорчатой, гладкой раковины, и струйчато-густоребристой (Meister, 1989, fig. 23). Последняя стадия является сенильной и присутствует на последней четверти терминального оборота.

У тахиморфных особей стадия гладкой раковины занимает половину или большую часть терминального оборота, а в особых случаях даже 2-3 оборота. У брадиморфных индивидуумов многобугорчатая стадия продвигается в сторону устья и вытесняет на терминальном обороте стадию гладкой раковины. Экстремально брадиморфные экземпляры теряют даже струйчато-густоребристую стадию, при этом многобугорчатая стадия распространяется на терминальный и несколько предшествующих ему оборотов. У некоторых разновидностей наблюдаются сочетания этих вариаций. Например, на стадии гладкой раковины могут сохраняться приумбиликальные бугорки при общей сглаженности остальной части оборота.

Также Мейстер различает гетерохронные изменения, связанные с относительной шириной раковины. Вздутые взрослые раковины (кадиконические или сфероконические, напоминающие морфотип *Cadoceras*) рассматриваются как пераморфные, а латерально сжатые (платиконические или дискоконические) как педоморфные разновидности (тахиморфы и брадиморфы в данной работе).

Наблюдаемые вариации у васкоцератид имеют свою специфику: при тахиморфии терминальная стадия (включая ее старт) остается неизменной, а вглубь онтогенеза продвигается и расширяется, предшествующая, субтерминальная стадия (гладкой раковины); при брадиморфии субтерминальная стадия может полностью вытесняться и замещаться еще более ранней стадией (многобугорчатой). Тем не менее в общем плане эти вариации близки вышерассмотренным примерам. В частности, тахиморфия никогда не сопровождается пролонгацией, а брадиморфия иногда приводит к аббревиации. При этом наибольшие масштабы гетерохронного сдвига связаны с субтерминальной стадией.

Выводы. Вышерассмотренные примеры показывают, что особенности изменчивости скорости морфогенеза, описанные Х. Шмидтом у палеозойских таксонов и А. Н. Ивановым у *Sigaloceras*, не являются универсальными для всех аммонитов (**табл. 12**). В первую очередь это относится к заключению о низком уровне вариабельности признаков терминального оборота и конечной жилой камеры, что характерно, по всей видимости, только для некоторых групп аммонитов. У большинства таксонов,

наоборот, изменчивость наиболее выражена на заключительной стадии развития – зрелой и позднезрелой (старческой) (93 % рассмотренных здесь случаев), что иногда приводит при экстремальной брадиморфии и к аббревиации терминальной стадии морфогенеза (в 20 % случаев). Таким образом, *факультативная аббревиация является результатом и проявлением брадиморфии*. Обратное явление (пролонгация морфогенеза у отдельных индивидуумов), которое теоретически может быть следствием тахиморфии, не наблюдалось на рассмотренном эмпирическом материале.

Не менее важными являются наблюдения мозаичности брадиморфии и тахиморфии, что выражается в относительно независимой изменчивости скорости развития разных признаков, в первую очередь формы оборотов и скульптуры, реже длины жилой камеры. Синхронные изменения одинакового знака (в сторону замедления или ускорения развития) скорее представляют исключение у многих

Таблица 12. Способы и основные результаты изучения изменчивости скорости развития у различных аммонитов (объяснение см. в тексте).

Table 12. Methods and main results of studying the variability of the rate of development in various ammonites (see the text for an explanation).

Виды аммонитов	Метод регистрации			Таксономическая ревизия	Признаки			Норма			Стадия с гетерохронными сдвигами			Факультативная аббревиация
	Визуальный	Количественный	Вариационно-статистический		Скульптуры	Формы оборотов	Длина жилой камеры	Тахиморфы	Нормоморфы	Брадиморфы	Ювенильная	Зрелая (субтерминальная)	Позднезрелая (терминальная)	
Eumorphoceras reticulatum	+		–			+			+			+	+	–
Amaltheus margaritatus		+	+	+	+	+		?	?	?	+	+	+	+
Pleuroceras solare		+	+	+	+	+		?	?	?	+	+	+	–
Sigaloceras calloviense	+	+	+	+	+	+			+		?	+		–
Arcticoceras ishmae		+	+	–	+			+	+		?	+	+	+
Cadoceras elatmae	+		–	–	+				+		?	+	+	–
Cadoceras falsum	+		–	+	+	+			+		?	+	+	–
Cadoceras anabarense	+	+	+	+	+			+			?	+	+	–
Cadoceras tolype	+		–	–	+	+			+		?	+	+	–
Cadoceras milaschevici	+	+	+	+		+	+		+		?	+	+	–
Kosmoceras obductum			+	–	+				+				+	–
K. spinosum	+				+			?	?	?		+	+	–
Peltoceras athleta и др.	+		–	+	+			?	?	?		+		–
Virgatites pusillus	+	+	–	–	+			?	?	?	?	+	+	–
Titanites manipulocostatus	+		–	–	+			?	?	?	?	+	+	–
Taramelliceras compsum	+	+	–	–	+	+		?	?	?	?	+	+	+
Streblites weinlandi	+	+	–	+	+	+		?	?	?	?	+	+	–
Prodeshayesites fissicostatus	+	+	–	+	+			?	?	?	?	+	+	–
Nigericeras gadeni	+	+	–	+	+					+	+	+	+	–
Vascoceras costatum	+	+	–	+	+	+		?	?	?	+	+	+	–
V. costatum morpha *subconciliatus*	+	+	–		+	+		?	?	?	+	+	+	+

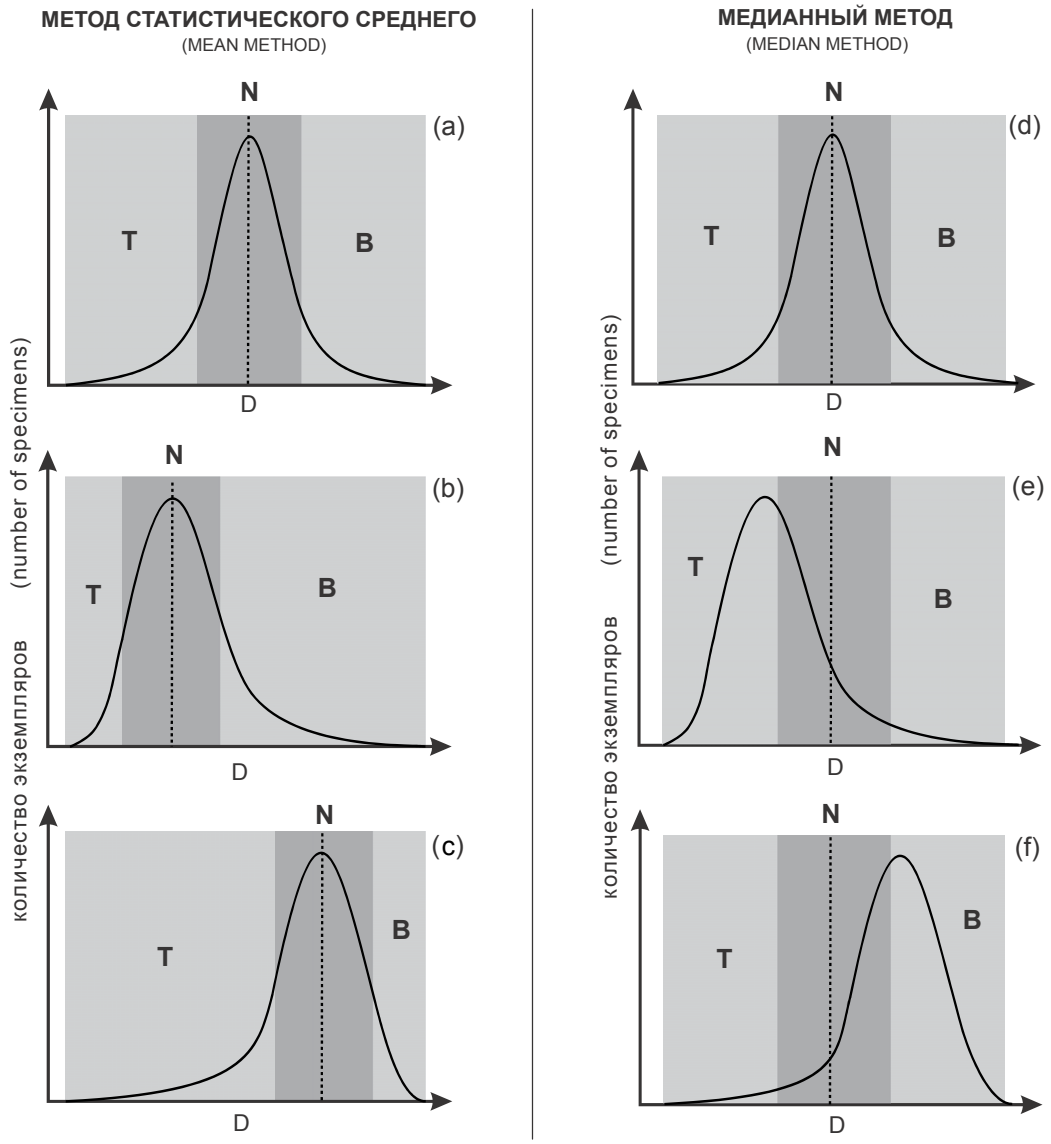


Рис. 16. Два альтернативных способа определения параметров классовой нормы (нормоморфности и нормогеронтности) для классификации экземпляров популяционной выборки аммонитов: a-c – по статистическому среднему (частотному распределению), d-f – по медиане (разнице между максимальным и минимальным значениями параметра). В первом случае нормоморфы или нормогеронты всегда будут преобладать в выборке, а распределение классов будет симметричным (даже при асимметричном распределении частот); во втором – нормоморфы или нормогеронты будут совпадать со статистической нормой только при симметричном распределении, а распределение классов (не частот) может быть любым, в том числе и асимметричным. B – зона брадиморфии и брадигеронтии; D – диаметр раковины, при котором расположен старт морфогенетической стадии (при бради-, тахиморфии) или терминальный диаметр раковины (при бради, -тахигеронтии); N – зона нормоморфии и нормогеронтии; T – зона тахиморфии и брадигеронтии.

Fig. 16. Two alternative ways to determine the parameters of the class norm (normomorphs and normogeronts) for classifying specimens of a population sample of ammonites: a-c – according to the statistical average (frequency distribution), d-f – according to the median (difference between the maximum and minimum values of the parameter). In the first case, normomorphs or normogeronts will always prevail in the sample, and the class distribution will be symmetrical (even with an asymmetric frequency distribution); in the second, normomorphs or normogeronts will coincide with the statistical norm only with a symmetrical distribution, and the distribution of classes (not frequencies) can be anything, including asymmetric ones. B – zone of bradymorphy and bradygeronty; D – shell diameter of the start of the morphogenetic stage (in brady-, tachymorphy) or the terminal shell diameter (in brady-, tachygeronty); N – zone of normomorphy and normogeronty; T – zone of tachymorphy and tachygeronty.

аммонитовых таксонов (например, кардиоцератид), чем закономерность. Впрочем, этот вывод нуждается в подтверждении, что может быть достигнуто только исследованиями с привлечением методов вариационной статистики.

При использовании количественного подхода для точного разделения популяционной выборки на нормоморфов, брадиморфов и тахиморфов следует определять экстремум нормоморфности. Предпочтительнее это делать по медианному принципу, что позволит выявить асимметрию распределения (если она существует) и провести более объективную классификацию экземпляров (**рис. 16**). По тому же принципу можно определять средний критический диаметр раковины, который характеризует границу между стадиями морфогенеза. В ряде работ (Иванов, 1945а,б; 1976; Киселев, 2020б) использовался метод статистического среднего, в результате чего полученная картина распределения содержала ошибки.

К сожалению, при изучении изменчивости скорости развития редко используются методы вариационной статистики (около 27 % случаев). Это не позволяет в большинстве случаев определять норму вида и, соответственно, выявить симметрию или асимметрию в распределении особей, то есть соответствие нормы тахиморфам, нормоморфам или брадиморфам. Как показывают вышерассмотренные примеры, норма вида вовсе не обязательно соответствует группе нормоморфов. Уклон популяции в сторону тахиморфов или брадиморфов делает распределение асимметричным и показывает направление морфогенетического дрейфа, который может быть одним из признаков зарождающегося эволюционного процесса.

2.2.2. Брадигеронтия и тахигеронтия

2.2.2. Bradygeronty and tachygeronty

Внутривидовая изменчивость дефинитивных размеров раковины хорошо известна у большинства аммоноидей, тем не менее ее описание редко производится в терминах и понятиях концепции гетерохроний. Чаще всего интерес вызывает анализ дискретного распределения внутривидовой или внутрипопуляционной выборки аммонитов по терминальному диаметру раковины, которое трактуется с различных точек зрения, таких как: 1) проявление полового диморфизма или полиморфизма, на основании чего выделяют, в зависимости от трактовки, диморфные пары – микроконхи и макроконхи (Callomon, 1955; 1963) или размерные морфы в том или ином соотношении – миниконхи, микроконхи, макроконхи, мегаконхи (Иванов, 1971; 1975; Matyja, 1986; 1994; Stevens, 1985, 1988; 1997), миниморфы и макроморфы (Киселев, 2017); 2) результат географической или (и) экологически обусловленной изменчивости, позволяющий разделять разноразмерные популяции одного вида на различные экоморфы и модификации (Kummel, 1948; Reboulet, 2001; Mignot, 1992; Mignot et al., 1993; Urlichs, 2004; Landman et al., 2008), которые в отдельных случаях можно рассматривать как подвиды (Courville and Thierry, 1993). Нередко такие экологически обусловленные вариации выделяют в специальные размерные морфы – микроморфы и макроморфы (Marchand et al., 2002), а иногда и как новые таксоны (Kennedy, Cobban, 1990; Frau et al., 2016).

Существенно меньшее внимание вызывает изучение размерной изменчивости в пределах стратиграфически и географически локальной популяции вида аммонитов, представленной изохронными и морфологически однотипными особями. Последние принадлежат к одной и той же морфе, характеризующейся одинаковым сочетанием признаков позднезрелой стадии онтогенеза, или модификациями зрелости (mature modifications[4]). В такой морфологически "чистой" выборке, в которой уже невозможно выделить диморфы, границы вида сужаются до минимума. Несмотря на мономорфность таких популяций, последние демонстрируют высокую изменчивость терминального размера раковины, что невозможно объяснить только влиянием факторов окружающей среды или половым диморфизмом.

Палеобиологическая интерпретация размерных морф аммоноидей с различнми модификациями зрелости неоднозначна. Согласно одному подходу, морфы, образующие диморфную пару или антидиморфы[5] (в первую очередь микроконхи и макроконхи), рассматриваются как половые диморфы, поэтому относятся к одному и тому же виду. В соответствии с другой точкой зрения, антидиморфы следует определять как разные виды и (или) роды одного семейства аммонитов. В данной работе *вид у аммонитов соотносится с одной антидиморфой и обладает однотипным сочетанием признаков позднезрелой стадии (критерий специфичности морфы)*, при этом антидиморфы соответствуют разным родам (Kiselev, Rogov, 2018; Киселев, 2022). Соответственно, изучение внутривидовой изменчивости по тем или иным

[4] К морфологическим признакам зрелости у аммоноидей, или "mature modification" (термин Р. А. Дэвиса: Davis, 1972), относят следующие, по (Makowski, 1962; Callomon, 1963; Davis, 1972; Иванов, 1975; Klug et al., 2015 и др.): разворот спирали, сближение и утолщение терминальных септ фрагмокона, упрощение сложности лопастных линий перед конечной жилой камерой, изменение орнамента на конечной жилой камере, терминальный пережим, наличие терминальной апертуры и др. Комплекс этих признаков в различном сочетании определяет морфологическое своеобразие терминального оборота и конечной жилой камеры, которые в онтогенезе аммонита формируются на позднезрелой или сенильной стадии.

[5] У аммонитов в диморфную пару, состоящую из антидиморфов (термин Р. А. Дэвиса: Davis, 1972), выделяют представителей одного семейства, рода или вида, относящихся к морфам с различным набором признаков позднезрелой стадии. В первую очередь они отличаются размером, формой апертуры и особенностями скульптуры. Антидиморфы, составляющие диморфную пару, стратиграфически изохронны и принципиально не отличаются в развитии морфологических признаков вплоть до зрелой или позднезрелой стадии онтогенеза.

признакам должно проводиться только в пределах единственной антидиморфы.

Изменчивость дефинитивных размеров у вида в таком понимании чаще всего бывает непрерывной, в первую очередь для популяционной выборки. Тем не менее не исключена возможность дискретного распределения, в особенности, если видовая выборка состоит из диахронного или географически разрозненного материала. Последний в таксономическом плане может трактоваться различным образом, поэтому для устранения разногласий "предпочтительнее использовать комплексы, собранные *с одного и того же слоя в одной и той же местности*" (Callomon, 1963, p. 26, выделено как у автора). Этим правилом иногда приходится пренебрегать, в первую очередь для хорошо изученных палеонтологических видов и подвидов, морфологические границы которых трактуются однозначно, например, в семействе Kosmoceratidae (см. ниже).

В соответствии с применяемой в данной работе классификацией внутривидовых гетерохроний крупноразмерные вариации внутри вида следует относить к медленно стареющим морфам или брадигеронтам, мелкоразмерные – к быстро стареющим или тахигеронтам. Такая трактовка размерной изменчивости, впервые предложенная В. В. Митта (см. выше), редко используется при изучении аммонитов, хотя ее практичность при анализе разнообразия внутривидовых морф у аммонитов была неоднократно продемонстрирована (Киселев, 2020б, 2022 и др.). Брадиморфные и тахиморфные разновидности можно установить только у видов или подвидов, соответствующих используемуся в данной работе критерию вида (критерий специфичности морфы), поэтому должны выделяться в пределах только одной антидиморфы.

При изучении дискретного распределения дефинитивных размеров нередко большое внимание уделяется актуопалеонтологической и палеоэкологической интерпретации выделенных морф. В подобном ключе составлен последний обзор изменчивости размера и возраста в главе о внутривидовой изменчивости у аммоноидей (De Baets et al., 2015, p. 389-394). При этом толкование биологической природы размерной изменчивости у аммонитов нередко обосновывается в сравнении с современными головоногими, у которых она может быть сведена к двум разновидностям: 1) непрерывная изменчивость в популяции, состоящей из особей, вылупившихся в одном и том же месте и в одно и то же время; 2) дискретная изменчивость как у самцов, так и у самок, выражающаяся размерным диморфизмом (Зуев, 1971[6]; Laptikhovsky, Nigmatullin, 2005; Chembian, Mathew, 2014; Jones et al., 2019a,b) или триморфизмом (Зуев, 1976; Nigmatullin et al., 2001; Chen et al., 2013); 3) чередование непрерывной и дискретной изменчивости в одной и той же популяции в разные сезоны или годы (Katugin et al., 2013, fig. 5-15; Schroeder et al., 2017, fig. 8).

Вариабельность линейных размеров в пределах вида у современных головоногих объясняется экологическими причинами – различиями в температуре развития особей и (или) в качестве питания, которые влияют на темпы и продолжительность роста индивидуумов, начиная с ранних стадий онтогенеза. Эти факторы сказываются на дефинитивном размере как при непрерывной, так и при дискретной изменчивости. Размерный полиморфизм, характеризующий дискретную изменчивость, наблюдается в следующих случаях:

а) при чередовании разновозрастных сезонных популяций, каждая из которых отличается собственной нормой дефинитивного размера (Ambrose, 1988; Arkhipkin et al., 2000; 2013; Perez, Zaleski, 2013);

б) если в течение ряда лет происходит периодическая смена одной из нескольких доминирующих размерных норм вследствие многолетних природных циклов (например, течения Эль-Ниньо) (Jackson, Domeier, 2003; Нигматуллин, 2012; Hoving et al., 2013; Arkhipkin et al., 2015; Jones et al., 2019a,b);

в) в географически разобщенных популяциях, существующих в различных экологических условиях, в первую очередь при разных температурах (Boyle et al., 1988; Nesis, 1993; Nigmatullin et al., 2001; Gonzalez, Guerra, 2013; Chen et al., 2013; Laptikhovsky, 2013; Perez, Zaleski, 2013; Chembian, Mathew, 2014). В таких популяциях, которые иногда

[6] Отмечен у *Loligo duvauceli* (Зуев, 1971, с. 52-53), *Sepioteuthis lessoniana* (Зуев, 1971, с. 68), *Sepia pharaonis* (Зуев, 1971, с. 82-83).

рассматриваются у видов с большим ареалом как возможные подвиды (Pierce et al., 2013), доминирует одна из разноразмерных морф. При этом каждая такая морфа может трактоваться как дискретная адаптивная норма, занимающая собственное место в экологическом пространстве морских сообществ (Нигматуллин, 2012).

Несмотря на разнообразие таких случаев, даже у одного вида головоногих может наблюдаться сочетание размерного полиморфизма самой разной природы: и географического (в аллопатрических или парапатрических популяциях), и сезонного (у диахронных симпатрических популяций), и в пределах одной и той же популяции в локальном временном срезе (например у *Berryteuthis magister*: Katugin et al., 2013). Полиморфизм в пределах одной географической группировки может иметь и экологическую природу, например у триморфного вида *Sthenoteuthis oualaniensis* (Бизиков, 1996, с. 178).

Морфогенетическая природа полиморфизма у современных головоногих может быть различной. Финальный размер особи может определяться не только скоростью роста, но и продолжительностью жизни, поэтому мелкоразмерные морфы нередко отличаются от крупноразмерных скороспелостью, ранним завершением жизненного цикла и меньшим количеством регистрирующих признаков индивидуального возраста (суточных слоев в статолите или в гладиусе). Хорошими примерами такого полиморфизма могут служить географические морфы нескольких хорошо изученных видов кальмаров: *Loligo duvauceli* (Зуев, 1971, с. 52; Srichanngam, 2010, table 4, fig. 14); *Sthenoteuthis oualaniensis* (Бизиков, 1996, с. 162); *Sepioteuthis lessoniana* (Зуев, 1971, с. 68); *Todarodes sagittarius* (Laptikhovsky, 2013, fig. 5), *Lolligincula brevis* (Perez, Zaleski, 2013, tab. 10.1). У последнего вида в пределах географически локальной популяции также выявлена резкая сезонная изменчивость скорости роста, вследствие чего разновозрастные особи могут не отличаться в размерах мантии и наоборот (Jackson et al., 1997, fig. 5, 6).

Размерные морфы декапод отличаются не только длиной мантии и массой тела, но и пропорциональными соотношениями органов. Так, у размерно-географических морф *Loligo duvauceli* длина головы, рук и жабер может отличаться на 8-15 % с привязкой к длине мантии (Srichanngam, 2010, table 9, 10). Аналогичные отличия наблюдаются у "средней" и "карликовой" морфы *Sthenoteuthis oualaniensis* (Chembian, Mathew, 2014), причем у карликовой морфы этого вида можно различать признаки недоразвития отдельных органов (Несис, 1977; Nesis, 1993; Бизиков, 1996; Chen et al., 2013). Наоборот, у крупных морф отмечены проявления переразвития или гиперперагенеза (Jones et al., 2019a,b). Такие наблюдения свидетельствует о том, что внутривидовые изменения размеров у современных головоногих не являются пропорциональными, характеризуют аллометрический рост и участие гетерохроний в формировании размерных морф.

У аммоноидей изучение дефинитивных размеров производится через измерение терминального диаметра раковины вблизи или на месте предустьевого пережима или конечного устья. Соответственно, изменчивость терминального диаметра может быть описана только после создания серии измерений во внутривидовой или популяционной выборке. В качестве параметров оценки изменчивости дефинитивных размеров в данной работе используются стандартные критические и средние показатели: значения максимального (параметр A), минимального (параметр B), среднего (параметр C) и медианного (параметр D) терминального диаметра раковины. К относительным показателям изменчивости относятся следующие индексы:

относительный размах изменчивости (параметр E) – отношение среднестатистических максимального и минимального значения терминального диаметра раковины для двух и более размерных морф, что характеризует вид в целом;

абсолютный размах изменчивости (параметр F) – отношение экстремальных максимального и минимального значения терминального диаметра раковины для вида в целом;

дискретность изменчивости (параметр G) или показатель размерного перекрытия двух размерных морф – разница между минимальным значением терминального диаметра раковины (B) крупноразмерной морфы и максимальным значением терминального диаметра раковины мелкоразмерной морфы (A'), выраженное в процентах к среднему значению терминального диаметра раковины для вида в целом: G=100(B-A')/C.

Рассмотрим наиболее показательные результаты таких исследований в разных группах аммоноидей.

Каменноугольные аммониты Северной Америки. Весьма своеобразный тип размерно-возрастной изменчивости описан у 20 видов аммоноидей карбона юга США

Таблица 13. Значение терминального диаметра раковины (в мм) и параметры его изменчивости у каменноугольных аммонитов из верхнего миссисипия (UM), нижнего пенсильвания (LP) и среднего пенсильвания (MP) Северной Америки (составлено на основе: Manger et al., 1999, tab. 1-3). Виды, по которым дано несколько значений (*S. oblatum, D. neumeieri, Ph. compressum*), представлены выборками из нескольких географических популяций. Параметры размерной изменчивости обозначены прописными буквами A-G, их расшифровка дана строкой ниже. D_{max}, D_{mean}, – значения максимального и среднего терминального диаметра раковины. E, G – параметры изменчивости терминального диаметра раковины: E – отношение средних величин двух популяций; G – параметр дискретности изменчивости вида. Объяснения см. в тексте.

Table 13. The value of the terminal shell diameter (in mm) and parameters of its variability in Carboniferous ammonites from the Upper Mississippian (UM), Lower Pennsylvanian (LP), and Middle Pennsylvanian (MP) of North America (compiled based on: Manger et al., 1999, tab. 1-3]. Species for which multiple values are given (*S. oblatum, D. neumeieri, Ph. compressum*) are represented by samples from several geographical populations. The parameters of dimensional variability are indicated by capital letters A-G, their interpretation is given in the line below. D_{max}, D_{mean}, are the values of the maximum and average terminal shell diameter. E, G – parameters of variability of the terminal shell diameter: E – ratio of the mean values of two populations; G – the discreteness parameter of species variability. See the text for explanations.

Виды аммонитов	Геологический возраст	Гиганты (брадигеронты)	Нормальные (типичные)	Вид в целом	
		A	C	E	G
		D_{max}	D_{mean}	A / C	A-C, % [C]
Anthracoceras discus	UM	80	20	4,00	300,00
Dombarites choctawensis	UM	62	30	2,07	106,67
Endolobus clorensis	UM	420	120	3,50	250,00
Euroceras miseri	UM	56,5	20	2,83	182,50
Paracravenoceras ozarkense	UM	80	35	2,29	128,57
Rayonnoceras solidiforme	UM	2800	750	3,73	273,33
Zephryoceras friscoense	UM	80	30	2,67	166,67
Arkanites relictus	LP	69,4	25	2,78	177,60
Axinolobus quinni	LP	140	55	2,55	154,55
Branneroceras branneri	LP	107	35	3,06	205,71
Cancelloceras huntsvillense	LP	136,4	20	6,82	582,00
Cymoceras cracens	LP	117	60	1,95	95,00
Gastrioceras araium	LP	130	50	2,60	160,00
Gastrioceras attenuatum	LP	117	40	2,93	192,50
Stenopronorites arkansiensis	LP	120	75	1,60	60,00
Syngastrioceras oblatum	LP	110	36	3,06	205,56
Syngastrioceras oblatum	LP	120	40	3,00	200,00
Diaboloceras neumeieri	MP	172	80	2,15	115,00
Diaboloceras neumeieri	MP	170	42	4,05	304,76
Diaboloceras varicostatum	MP	272,7	60	4,55	354,50
Phaneroceras compressum	MP	115	61	1,89	88,52
Phaneroceras compressum	MP	111	49	2,27	126,53
Phaneroceras compressum	MP	96	60	1,60	60,00
Phaneroceras kesslerense	MP	101,4	49	2,07	106,94
среднее		240,98	76,75	2,92	213,97

(Арканзас, Оклахома, Техас) (Manger et al., 1999). Большую часть популяций изученных видов составляют особи нормального размера, но вместе с ними крайне редко встречаются гигантские особи, морфологически мало различающиеся от нормальных. Размерные отличия между ними беспрецедентные, если учитывать ниже рассмотренные примеры, и характеризуют резкую дискретную изменчивость (**табл. 13**). Размеры взрослых гигантов превышают размеры типичных зрелых особей в среднем в 3 раза (параметр E), а в радикальных случаях почти в 7 раз. Соответственно, размерная лакуна между ними существенно превосходит средний размерный диапазон и в среднем составляет около 200 %, а в отдельных случаях чуть менее 600 % (параметр G). Столь выраженная дискретность изменчивости выглядит как аномалия, и, соответственно, гигантские экземпляры тоже являются аномалиями, а не проявлением обычной размерно-возрастной изменчивости. Поэтому для объяснения происхождения аномальных гигантов В. Л. Мангер с соавторами использовали гипотезу патологического гигантизма, возникновение которого обусловлено паразитической инфекцией. Паразитизм вызывал отсрочку размножения и увеличение срока соматического развития у хозяина, что и приводило к гигантизму. Поэтому аномальные гиганты можно в полной мере рассматривать как медленно стареющие особи или брадигеронты.

Для сравнения интересно отметить, что в различных географических (и, возможно, диахронных) популяциях одного вида из перечня тех же каменноугольных аммонитов средние размеры терминальных раковин отличаются, но размах и дискретность изменчивости в этих случаях существенно меньше, чем при аномальном гигантизме. Так, у вида *S. oblatum* размах обычной (не аномальной) изменчивости (параметр E) составляет 1,1, а дискретность изменчивости (параметр G) – 10,5 %. У вида *D. neumeieri* те же параметры имеют значения 1,9 и 62,3 %, соответственно, а у *Ph. compressum* – 1,24 и 21,2 %. Эта изменчивость может рассматриваться как слабо- или умеренно дискретная, но она не является аномальной. Поэтому ее сравнение с параметрами изменчивости аномального гигантизма позволяет рассматривать гипотезу патологической отсрочки созревания как весьма достоверную.

Ceratitina. Методически крайне удачным примером изучения размерной изменчивости у аммонитов является работа М. Урлихса (Urlichs, 2004), в которой показана связь между терминальным диаметром раковины и различными регистрирующими признаками роста (количеством оборотов, септ и камер фрагмокона и межсептальными расстояниями). Материалом послужили триасовые аммониты, в первую очередь *Lobites nautilinus* и *L. pisum*, собранные из нескольких горизонтов нижнего карния (верхний триас). Популяционные выборки этих видов из стратиграфически различных горизонтов (фаун) отличаются по дефинитивному размеру, при этом более крупные взрослые экземпляры из фаун 13b, 18b и 20 определены как нормальные (normalwüchsigen), а менее крупные из фаун 4, 8 и 19 – как низкорослые (kümmerwüchsig). Описанная изменчивость является дискретной с большим размахом по критическим (1,81, параметр F) и даже по средним показателям (1,43, параметр E), при этом размерное перекрытие у нормальных и низкорослых форм отсутствует, вследствие чего между ними выделяется размерная лакуна (параметр G = 11,44 %). Обе размерные морфы найдены в слоях с различным породным составом: слои, содержащие нормальные особи, являются карбонатными, а слои с низкорослыми особями – пиритизированные. Это свидетельствует о том, что обе морфы сформировались в разных условиях при изменении режима осадконакопления в палеобассейне и являются экофенотипическими.

В контексте настоящей работы наиболее интересен морфогенетический механизм образования размерных морф. Изучение фрагмокона взрослых раковин показало, что нормальные и низкорослые индивидуумы не отличаются по количеству септ и характеризуются одним и тем же количеством оборотов (Urlichs, 2004, Abb. 4, 5). Это означает, что обе морфы завершали свое развитие в одно и то же время и имеют один и тот же онтогенетический возраст. Однако обе размерные морфы отличаются величиной межсептальных расстояний, или длиной камер, начиная с примасепты (со второй перегородки фрагмокона). При этом у низкорослых особей длина камер короче на всех оборотах фрагмокона, а плотность перегородок и размер взрослой раковины обратно пропорциональны. Это неопровержимо свидетельствует,

что в данном примере дефинитивный размер обусловлен исключительно скоростью роста на протяжении большей части онтогенеза: при замедлении роста образовывались низкорослые особи, а при ускорении – нормальные. По этой причине низкорослые особи у изученных видов нельзя рассматривать как микрогеронты, а нормальные как мегалэфебы. Этот вывод подтверждает также полное морфологическое сходство терминальных раковин обеих морф.

Oppeliidae. Уже классическим примером изучения соотношения дефинитивных размеров и развитием морфологических признаков раковины аммоноидей можно считать проведенный Хельмутом Хёльдером (Hölder, 1952) анализ изменчивости роста и морфогенеза вида *Oppelia gigas* (=*Taramelliceras comptum* по: Hölder, 1955). Свои результаты автор получил, анализируя кривые межсептальных расстояний, показывающих ритмику изменения длины газовых камер фрагмокона (и общей скорости роста раковины) и признаков скульптуры при соответствующем диаметре раковины. Эти результаты сводятся к следующему.

1. Терминальный размер раковины, выраженный через конечную высоту оборота (End-Windungshöhe), широко варьирует в пределах выборки. Если судить по диаграмме распределения (Hölder, 1952, abb. 28.), разница между минимальным и максимальным терминальным размером раковины составляет 45 % или в 1,8 раза.

2. На основе распределения в выборке можно выделить три группы с крупным, средним и мелким терминальным размером. В морфометрическом пространстве их разделяют заметные лакуны, поэтому распределение выглядит дискретным. Последняя закономерность нуждается в проверке, поскольку основана на выборке из 9 экземпляров.

2. В конце морфогенеза частота нарастания перегородок увеличивается, что сопровождается уменьшением межсептальных расстояний при любом терминальном размере раковины.

3. Особенности скульптуры изменяются согласованно с изменением терминального диаметра и межсептальных расстояний, то есть все три признака положительно скоррелированы. Поэтому при изменении дефинитивных размеров указанные признаки изменяются *пропорционально*. Тем не менее при сравнении фрагмоконов, имеющих один и тот же диаметр, экземпляры из группы с мелким терминальным размером имеют тахиморфный облик, а экземпляры из крупноразмерной группы – брадиморфный.

Мелкоразмерные экземпляры Хёльдер, в соответствии с терминологией Шмидта (Schmidt, 1926), отнес к микрогеронтам – вариациям, у которых небольшой дефинитивный размер обусловлен более низкими темпами роста, чем у крупноразмерных экземпляров, но при сохранении той же скорости морфогенеза, что и у остальных размерных групп. Поэтому микрогеронты (и, соответственно, мегалэфебы) *Oppelia gigas* должны характеризоваться пропорциональными изменениями в морфогенезе. Насколько такие изменения действительно являются пропорциональными – судить трудно, поскольку в работе Хёльдера не приведены количественные данные о развитии и изменчивости скульптуры и оценки распределения в целом.

Kosmoceratidae. В настоящее время основным источником данных систематического и комплексного изучения признаков раковин космоцератид является работа Р. Бринкманна (Brinkmann, 1929). В ней приводятся измерения нескольких признаков раковины аммонитов рода *Kosmoceras* из разреза Питерборо, включая терминальный диаметр раковины (Enddurchmesser). Выборка каждого вида (в современном понимании их номенклатуры и объема) в коллекции Бринкманна включает несколько диахронных популяций, собранных из различных интервалов толщи Оксфордских глин совокупной мощностью около 13 м. Средняя мощность пачки глин, разделяющих горизонты, в которых собирались выборки различных популяций, составляет от 6 до 33,8 см, в целом для всего разреза 27,4 см (**табл. 14**).

Поскольку Бринкманн не опубликовал измерения отдельных экземпляров и привел лишь средние значения по каждой популяции, собранной в одном горизонте опробования, а иногда и для всего стратиграфического интервала, характерного для вида (биогоризонта), то имеющийся статистический материал неизбежно содержит скрытую информацию об эволюции вида. Этим приходится пренебрегать при оценке распределений выборок видов по

Таблица 14. Метрические особенности биогоризонтов аммонитов рода *Kosmoceras* в разрезе формации Оксфордских глин разреза Питерборо (Англия) и параметры детальности их коллекционирования Р. Бринкманном (Brinkmann, 1929).

Table 14. Metric features of biohorizons of ammonites of the genus *Kosmoceras* in the section of the Oxford Clay formation of the Peterborough section (England) and the parameters of their collection by R. Brinkmann (Brinkmann, 1929).

Виды рода *Kosmoceras*	Границы биогоризонта в разрезе выше подошвы, см	Мощность биогоризонта, см	Кол-во горизонтов опробования	Средняя мощность интервала между горизонтами, см	Объем коллекции аммонитов, экз.
K. (Gulielmites) medea	21-50	30	5	6	92
K. (Gulielmites) jason	51-135	85	4	21,2	51
K. (Gulielmites) obductum	136-460	325	11	29,5	95
K. (Zugokosmoceras) crassum	461-560	100	7	14,3	133
K. (Zugokosmoceras) posterior	561-864	304	9	33,8	146
K. (Zugokosmoceras) grossouvrei	865-1093	229	8	28,6	116

терминальному диаметру и другим параметрам раковины (см. выше, раздел 2.2.1).

Наиболее полная информация в работе Бринкманна приводится для трех видов подрода *Kosmoceras* (*Gulielmites*), поэтому полноценная картина внутривидового распределения может быть построена только для этих видов.

У *K. obductum* распределение по терминальному диаметру (**рис. 13d**) имеет непрерывный мономодальный вид с выраженной асимметрией в тахигеронтной области. Отсутствие дискретности в распределении требует использования статистических методов в выделении границ между областями морф гетерохроний, в данном случае по медианному методу.

Область нормогеронтности не совпадает со значением моды, тем не менее в этой области находится более половины всей выборки (**табл. 15**). Брадигеронтные экземпляры присутствуют в исчезающе малом количестве, что означает преобладание в популяциях вида мелкоразмерных экземпляров. Небольшой подъем в нормогеронтной области со средним диаметром 110,5 мм, по всей видимости, обусловлен присутствием в выборке небольшой доли филогенетически преемственного более крупного вида *K. crassum*, происходящего из интервала 461-539 см разреза Питерборо[7].

Насколько различия в терминальных размерах в выборке *K. obductum* обусловлены изменчивостью скоростью роста или (и) изменчивостью скорости развития? К счастью, Бринкманн составлял морфометрические таблицы таким образом, чтобы показать корреляцию между терминальным размером и изменением морфологических признаков раковины, поэтому опубликованные данные позволяют ответить на этот вопрос по крайней мере в отношении трех видов. В соответствии с распределением в **табл. 14** большая часть тахигеронтов *K. obductum* представлено тахиморфами (58 %), нормогеронтов и брадигеронтов, – нормоморфами (82,7 % и 77,8 %). Это свидетельствует о наличии связи между терминальными размерами и изменчивостью скорости морфогенеза хотя бы по одному признаку (моменту исчезновения внешних ребер).

Выяснить, насколько велика эта связь, можно с помощью индекса тахиморфности, который показывает соотношение различных морф в одном значении:

[7] Все макроконховые космоцерасы из интервала 136-539 см разреза Питерборо Бринкманн рассматривал как один подвид *K. obductum obductum*, что определило объем и состав выборки из этого интервала. После выделения вида *K. crassum* Tintant, 1963 часть экземпляров из интервала 461-539 см была переопределена и стала относиться к новому виду. Соответственно, распределение по выборке Бринкманна должно отражать информацию по двум видам, но в основном по *K. obductum.*

Таблица 15. Распределение и классификация экземпляров в выборке *Kosmoceras (Gulielmites) obductum* (Buckman) из интервала 136-539 см разреза Питерборо (Англия) по терминальному диаметру раковины (Enddurchmesser) и моменту исчезновения внешних ребер (Außenrippen) по данным табл. 5 (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 5).

Table 15. Distribution and classification of specimens in the sample of *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *obductum* (Buckman) from the interval 136-539 cm of the Peterborough section (England) according to the terminal shell diameter (Enddurchmesser) and the moment of disappearance of external ribs (Außenrippen) according to Table 1. 5 (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 5).

Морфы, выделенные по моменту исчезновения внешних ребер	Конечный диаметр раковины (средний по интервальному классу 6 мм), мм										Всего	
	80,5	86,5	92,5	98,5	104,5	110,5	116,5	122,5	128,5	134,5	n	%
Тахиморфы	9	10	17	4	5	1	0	0	0	0	46	31,5
Нормоморфы	1	6	18	22	16	18	6	5	2	0	94	64,4
Брадиморфы	0	0	1	0	0	2	1	1	0	1	6	4,2
Всего	10	16	36	26	21	21	7	6	2	1	146	
Индекс тахиморфностии	2,90	2,63	2,44	2,15	2,24	1,95	1,86	1,83	2,00	1,00		
Всего по группе	62 (42,2 %)			75 (51 %)				9 (6,1 %)				
Морфы, выделенные по изменчивости дефинитивных размеров	Тахигеронты			Нормогеронты				Брадигеронты				

$$I_t = (3T+2N+1B)/ (T+N+B)$$

где I_t – индекс тахиморфности, T, N и B – количество тахиморфных, нормоморфных и брадиморфных особей в выборке, числа 1-3 – условные величины для обозначения гетерохроний. Величина I_t находится в диапазоне от 0 до 3, при этом если I_t=3, значит выборка состоит полностью из тахиморфных особей, если I_t=2, то выборка представлена или нормоморфами или различным соотношением гетерохронных морф, если I_t=1, то выборка состоит исключительно из брадиморфных особей[8]. Поскольку T+N+B=n (объем выборки), то формула может записана как:

$$I_t = (3T+2N+1B)/ n$$

Зависимость между терминальным диаметром раковины и моментом исчезновения внешних ребер характеризуется высокой отрицательной корреляцией (r = -0,9) и определяется линейной регрессией с R^2 = 0,82 (**рис. 17**). Это свидетельствует о наличии сильной связи между этими признаками. Соответственно, изменчивость терминального диаметра определяется больше изменчивостью скорости морфогенеза, нежели скорости роста. Предположительно, в популяции доля индивидумов, чей терминальный диаметр определяется общей скоростью роста, должна составлять не более 10-18 %. *Следовательно, изменчивость дефинитивных размеров в данном примере контролируется, в основном, гетерохрониями*. То, что большая часть выборки *K. obductum* (84 %), представленная тахиморфными и нормоморфными тахигеронтами и нормогеронтами – это не случайность и не мозаичное сочетание разноплановых гетерохроний. В данном случае мы видим подверждение примера Хёльдера (Hölder, 1952), в котором мелкоразмерные экземпляры вида аммонитов имели более тахиморфный морфотип, чем крупноразмерные. В соответствии с терминологией Шмидта (см. раздел «Тахигеронтия») их можно обозначать как микрогеронты, а крупные брадиморфные экземпляры как мегалэфебы. Было бы интересно выяснить, какова структура распределения в разноразмерных популяциях того же вида по другому признаку терминальной стадии *K. obductum* – диаметру раковины, при котором

[8] Теоретически неважно, как называется индекс, показывающий соотношение гетерохроний разного знака в одной выборке особей. Он может быть назван с тем же успехом индексом брадиморфности, если условные величины 1 и 3, обозначающие брадиморфы и тахиморфы поменять местами: $I_b = (1T+2N+3B)/ n$.

Таблица 16. Распределение и классификация экземпляров в выборке *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *medea* и *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *jason* из интервала 21-134 см разреза Питерборо (Англия) по терминальному диаметру раковины (Enddurchmesser) и моменту исчезновения привентральных бугорков (Außenknoten) по данным табл. 6 (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 6).

Table 16. Distribution and classification of specimens in the sample of *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *medea* and *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *jason* from the interval 21-134 cm of the Peterborough section (England) according to the terminal shell diameter (Enddurchmesser) and the moment of disappearance of the ventral tubercles (Außenknoten) according to Table 1. 6 (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 6).

Морфы, выделенные по моменту исчезновения внешних бугорков	Конечный диаметр раковины (средний по интервальному классу 8 мм), мм								
	Kosmoceras (*Gulielmites*) *medea*					*Kosmoceras* (*Gulielmites*) *jason*			
	63,5	71,5	79,5	87,5	95,5	103,5	111,5	119,5	127,5
Тахиморфы	7	7	5	2	0	7	6	8	2
Нормоморфы	0	11	31	23	10	3	8	3	1
Брадиморфы	0	1	4	2	3	0	1	5	1
Всего	7	19	40	27	13	10	15	16	4
Индекс тахиморфностии	3,00	2,32	2,03	2,00	1,77	2,7	2,33	2,19	2,25
Всего по группе	26 (24,5 %)		40 (37,7 %)	40 (37,7 %)		10 (22,2 %)	31 (68,9 %)		4 (8,9 %)
Морфы, выделенные по изменчивости дефинитивных размеров	Тахигеронты		Нормо-геронты	Брадигеронты		Тахиге-ронты	Нормогеронты		Брадиге-ронты

происходит исчезновение внешних или привентральных бугорков (Außenknoten). Но, к сожалению, таких данных в работе Бринкманна нет[9]. Наоборот, по другим видам той же филогенетической линии (*Kosmoceras* (*Gulielmites*) *medea* и *K.* (*G.*) *jason*) хорошо представлены данные именно по этому признаку, что позволило изучить его распределение (**рис. 15**) и сочетание различных внутривидовых гетерохроний (**табл. 16)**.

В этих примерах так же, как и у *K. obductum,* наблюдается высокая обратная корреляция между терминальными размерами и индексом тахиморфности (**рис. 18**). При этом, у *K. jason,* в отличие от *K. medea*, все выборки характеризуются значением индекса тахиморфности больше 2, то есть находятся выше линии полной нормоморфности (H). Это означает, что в среднем уровень тахиморфности всех выборок *K. jason* (I_t = 2,36) также превышает таковой *K. medea* (I_t = 2,22). Насколько эти количественные характеристики отражают реальные морфологические преобразования в филогенезе космоцерасов? Если учесть, что хронологически первое направление в филетическом семогенезе у *Kosmoceras* (*Gulielmites*), от *Catasigaloceras enodatum* до *K. jason,* – постепенное сглаживание скульптуры на терминальном и взрослых оборотах, требующее постепенного сдвигания моментов исчезновения ребер и бугорков вглубь онтогенеза, то наблюдаемое увеличение тахиморфности по признакам скульптуры от *K. medea* к *K. jason,* несомненно, отражает реальность и показывает механизм таких изменений на микроэволюционном уровне.

Таким образом, у всех рассмотренных видов подрода *Kosmoceras* (*Gulielmites*) наблюдается уменьшение тахиморфности (и, соответственно, повышение брадиморфности) при увеличении терминального диаметра раковины в ряду изменчивости каждого вида. В этой связи возникает вопрос, насколько эта закономерность отражает соотношение внутривидовых гетерохроний, а не механическую связь признаков, привязанных к диаметру. В последнем случае изменчивость времени появления того или

[9] Существуют лишь данные о распределении этого параметра по горизонтам Оксфордских глин без указания среднего терминального диаметра раковин, соответствующего данной выборке, например в (Brinkmann, 1929, Tab. 45).

иного признака, привязанного к размеру организма, должна совпадать с изменчивостью его дефинитивных размеров. Поэтому у мелкоразмерных особей закладка признаков должна также происходить при меньших размерах (и наоборот) независимо от изменчивости скорости развития. Такого рода пропорциональное смещение момента закладки признаков и онтогенетических стадий является *изогенезом*. Следовательно, описанная выше обратная корреляция между терминальными размерами и индексом тахиморфности может отражать не столько брадиморфию и тахиморфию, а изогенез.

В связи с этим в популяционной или внутривидовой выборке следует *различать особи, чьи размеры обусловлены изогенезом (пропорциональной на всех стадиях онтогенеза изменчивостью общих размеров организма), и индивидуумы, размеры которых обусловлены внутривидовыми гетерохрониями (брадиморфией и тахиморфией)*. Разделение таких особей или выборок можно производить методом

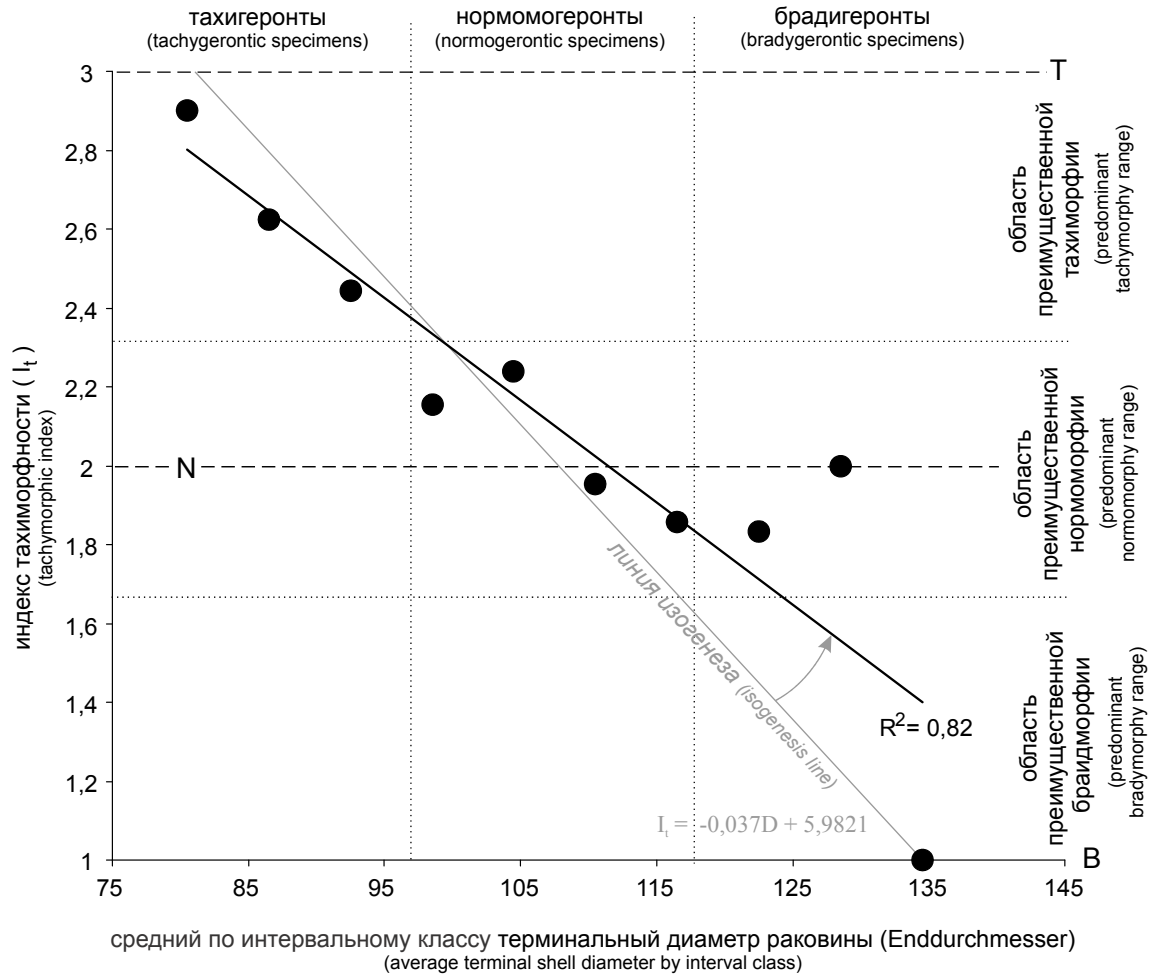


Рис. 17. Зависимость между дефинитивным размером раковины *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *obductum* и индексом тахиморфности, вычисленному по изменчивости развития внешних (привентральных) ребер (Außenrippen). Каждая точка диаграммы соответствует нескольким экземплярам одного размерного класса из **табл. 15** в соответствии с данным Р. Бринкманна (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 5). Объяснения см. в тексте. T, N, B – линии, соответствующие уровням полной тахиморфии, нормоморфии и брадиморфии.

Fig. 17. Relationship between the definitive shell size of *Kosmoceras* (*Gulielmites*) *obductum* and the tachymorphic index calculated from the variability of development of the external (ventral) ribs (Außenrippen). Each point of the diagram corresponds to several specimens of the same size class from Table 15 according to R. Brinkmann (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 5). See the text for explanation. T, N, B are lines corresponding to the levels of total tachymorphy, normomorphy and bradymorphy.

Таблица 17. Значение индекса тахиморфности и его отклонений для выборок с различным терминальным диаметром трех видов *Kosmoceras* (*Gulielmites*) из разреза Питерборо (Англия). Вычисления сделаны на основе данных Бринкманна (Brinkmann, 1929, Tab. 5, 6). Объяснения см. в тексте.

Table 17. The value of the tachymorphy index of and its deviations for samples with different terminal diameters of three species of *Kosmoceras* (*Gulielmites*) from the Peterborough section (England). The calculations are based on R. Brinkmann's data (Brinkmann, 1929, Tab. 5, 6). See the text for explanations.

Средний терминальный диаметр раковины	Индекс тахиморфности	Значения линии изогенеза	Отклонения индекса тахиморфности	отклонения индекса тахиморфности, %	Связь с гетерохрониями
Kosmoceras (*Gulielmites*) *medea*, интервал 21-50 см, по (Brinkmann, 1929, Tab. 6)					
63,50	3,00	3,00	0,00	0,00	–
71,50	2,32	2,50	0,18	7,96	брадиморфия
79,50	2,03	2,00	-0,02	-1,23	тахиморфия
87,50	2,00	1,50	-0,50	-25,00	тахиморфия
95,50	1,77	1,00	-0,77	-43,48	тахиморфия
Среднее	**2,22**	**2,00**	**-0,22**	**-12,35**	**тахиморфия**
Kosmoceras (*Gulielmites*) *jason*, интервал 51-134 см, по (Brinkmann, 1929, Tab. 6)					
103,50	2,70	3,00	0,30	11,24	брадиморфия
111,50	2,33	2,34	0,00	0,16	–
119,50	2,19	1,67	-0,52	-23,63	тахиморфия
127,50	2,25	1,00	-1,25	-55,37	тахиморфия
Среднее	**2,37**	**2,00**	**-0,36**	**-16,90**	**тахиморфия**
K. (Gulielmites) obductum (Buckman), интервал 136-539 см, по (Brinkmann, 1929, Tab. 5)					
80,50	2,90	3,00	0,10	3,55	брадиморфия
86,50	2,63	2,78	0,16	5,94	брадиморфия
92,50	2,44	2,56	0,11	4,69	брадиморфия
98,50	2,15	2,34	0,18	8,50	брадиморфия
104,50	2,24	2,12	-0,12	-5,50	тахиморфия
110,50	1,95	1,89	-0,06	-3,04	тахиморфия
116,50	1,86	1,67	-0,19	-10,02	тахиморфия
122,50	1,83	1,45	-0,38	-20,96	тахиморфия
128,50	2,00	1,23	-0,77	-38,65	тахиморфия
134,50	1,00	1,01	0,00	0,50	–
Среднее	**2,10**	**2,00**	**-0,10**	**-5,50**	**тахиморфия**

линии изогенеза, значения которой находятся в диапазоне между крайними значениями терминального диаметра и индекса тахиморфности[10] (**рис. 17, 18)**. Если значения этих параметров для какой-либо выборки соответствует значению линии изогенеза, то их следует рассматривать как проявление пропорционального роста, а не брадиморфии и тахиморфии. Любые отклонения значений от таковых линии изогенеза можно трактовать как результат изменчивости скорости развития.

[10] Для минимального значения терминального диаметра (D_{min}) в выборке принимается $I_t = 3$, для максимального (D_{max}) составляет $I_t = 1$. Промежуточные значения между ними имеют вид линейной регрессии I_t=-aD+b, которая соответствует только пропорциональному росту двух размерных характеристик: диаметра раковины, при котором наступает новая стадия морфогенеза и терминального диаметра раковины.

Проверка методом линии изогенеза показывает, что большинство разноразмерных выборок трех видов по индексу тахиморфности значительно отклоняются от линии изогенеза со средней величиной 5,5-16,9 % и максимальной до 55,37 % (**табл. 17)**.

Отрицательные отклонения направлены в сторону тахиморфии, положительные – брадиморфии. Средние отклонения для всех трех видов отрицательны, что свидетельствует о том, что изменчивость терминального диаметра у этих видов связана в той или иной степени с изменчивостью скорости развития по признакам скульптуры, в основном, в сторону ускорения или тахиморфии. Тенденция уклонения в направлении тахиморфии по признакам скульптуры у рассматриваемых видов проявляется по всем средним показателям: значении индекса тахиморфности, отрицательности средних отклонений, направления отклонения линий тренда от линии изогенеза (**рис. 17, 18)**. Из 19 выборок космоцерасов с различными дефинитивными размерами только в трех преобладают экземпляры, терминальный диаметр раковины которых определяется пропорциональным ростом (около 16 %). Таким образом, существуют все основания полагать, что найденные закономерности не являются случайными, а свидетельствуют о взаимной связи нескольких внутривидовых гетерохроний, которые также связаны с направлением семофилетической тенденции в эволюции рода *Kosmoceras.*

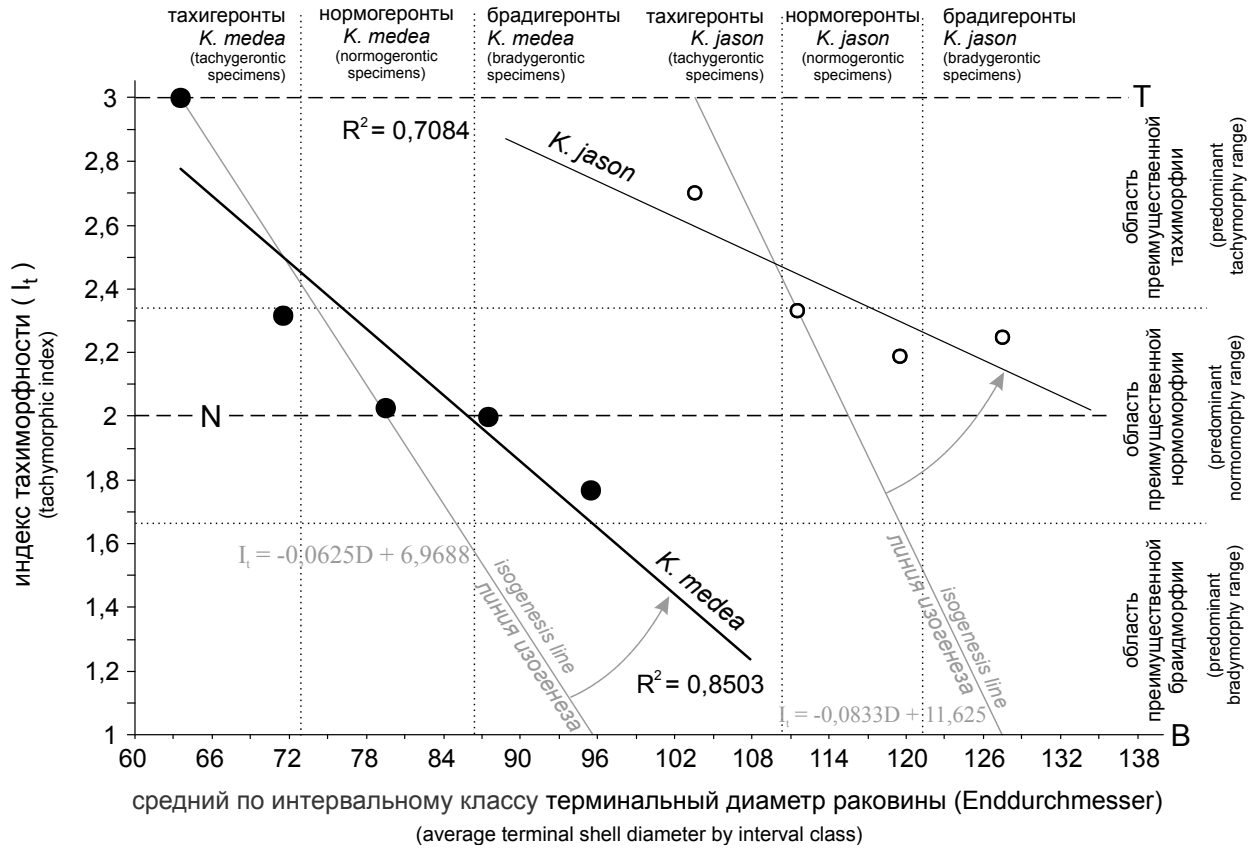


Рис. 18. Зависимость между дефинитивным размером раковин *Kosmoceras (Gulielmites) medea* и *K. (G.) jason* и индексом тахиморфности, вычисленному по изменчивости развития внешних (привентральных) бугорков (Außenknoten). Каждая точка диаграммы соответствует нескольким экземплярам одного размерного класса из **табл. 16** в соответствии с данным Р. Бринкманна (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 6). Объяснения см. в тексте. T, N, B – линии, соответствующие уровням полной тахиморфии, нормоморфии и брадиморфии.

Fig. 18. Relationship between the definitive shell size of *Kosmoceras (Gulielmites) medea* and *K. (G.) jason* and the tachymorphic index calculated from the variability of development of external (ventral) tubercles (Außenknoten). Each point of the diagram corresponds to several specimens of the same size class from Table 16 according to R. Brinkmann (Brinkmann, 1929, S. 20, Tab. 6). See the text for explanation. T, N, B are lines corresponding to the levels of total tachymorphy, normomorphy and bradymorphy.

Таблица 18. Значение терминального диаметра раковины (в мм) и параметры его изменчивости у аммонитов *Arcticoceras ishmae* из двух регионов Панбореальной надобласти. Параметры размерной изменчивости обозначены прописными буквами A-H, их расшифровка дана строкой ниже. D_{max}, D_{min}, D_{mean}, D_{med} – значения максимального, минимального, среднего и срединного (медианного) терминального диаметра раковины (параметры A, B, C). E–G – параметры изменчивости терминального диаметра раковины: E – отношение средних величин двух популяций; F – параметр размаха изменчивости вида по критическим значениям; G – параметр дискретности изменчивости вида. Объяснения см. в тексте.

Table 18. The value of the terminal shell diameter (in mm) and parameters of its variability in ammonites *Arcticoceras ishmae* from two regions of the Panboreal Superrealm. The parameters of dimensional variability are indicated by capital letters A-H, their interpretation is given in the line below. D_{max}, D_{min}, D_{mean}, D_{med} are the values of the maximum, minimum, average and median terminal shell diameter (parameters A, B, C). E–G, parameters of variability of the terminal shell diameter: E, ratio of the average values of two populations; F is the parameter of the range of species variability by critical values; G is the discreteness parameter of species variability. See text for

Регионы Панбореальной надобласти	Для популяций				Для вида в целом			
	A	B	C		D	E	F	G
	D_{max}	D_{min}	D_{mean}		D_{med}	C / C'	D_{max} [A] /D_{min} [B']	B-A', % [C'']
Тимано-Печорский регион	203,89 (A)	114 (B)	150 (C)	147,8 (C'')	156	1,04	1,89	-48,03
Восточная Гренландия	185 (A')	108 (B')	144 (C')					

Artocephalitinae. В подсемействе арктоцефалитин внутривидовая изменчивость признаков взрослых раковин ранее изучалась у вида *Arcticoceras ishmae* (Киселев, 2020а,б; 2022) по материалу из 20 экз. из нижнего бата (средняя юра) различных регионов Панбореальной надобласти. В настоящей работе измерения получены на материале из разрезов Тимано-Печорского региона и Восточной Гренландии, включающем 40 экземпляров, из которых 28 раковин сохранили конечную жилую камеру с конечным устьем или пережимом, а 12 экземпляров являются фрагмоконами с терминальной перегородкой[11]. Имеющейся выборки недостаточно, чтобы находить тонкие статистически значимые отличия у хроноподвидов или географических популяций, но она позволяет провести морфологическую классификацию экземпляров. Из других регионов, где встречаются арктикоцерасы, происходит существенно меньше взрослых раковин рассматриваемого вида, поэтому данные по ним не рассматриваются.

Изменчивость дефинитивного размера у *A. ishmae* характеризуется размахом (амплитудой) около 2 (параметр F) (**табл. 18**). Если проводить разбивку по медианному принципу, то в соответствии с этими границами область нормогеронтности располагается в размерном диапазоне 140-172 мм (**рис. 12а**).

Несмотря на достаточно высокий диапазон изменчивости вида популяции разных географических регионов по средним показателям почти не отличаются (параметр E почти единица) и характеризуются глубоким перекрытием размерных диапазонов (параметр G отрицателен и составляет около 50 %). Это означает, что размерная изменчивость *A. ishmae* является или близка к непрерывной и в целом для вида не имеет географических отличий, на основе которых можно было бы выделять экофенотипические морфы, как у других вышерассмотренных таксонов. Однако, если анализировать выборки по отдельным разрезам и стратиграфически дискретным уровням, то размерные различия у разных популяций могут быть выявлены.

[11] Для взрослых фрагмоконов, у которых присутствуют последние перегородки со следами сближения, терминальный диаметр раковины реконструировался по формуле линейной регрессии y = 1,8744x - 49,154, где x – терминальный диаметр фрагмокона *Arcticoceras ishmae*, y – терминальный диаметр раковины того же вида. Полученные значения являются достоверными с вероятностью 0,95.



Рис. 19. Последовательность экземпляров *Arcticoceras ishmae* Восточной Гренландии и Тимано-Печорского региона, расположенных в порядке изменения дефинитивного размера раковины. Все экземпляры содержат конечную жилую камеру. **Фиг. 1-3**. *Arcticoceras ishmae ishmae* (=A. *ishmae* α sensu Callomon, 1993). Восточная Гренландия (фотографии сделаны Питером Алсеном, Копенгаген)**. Фиг. 1**. Тахигеронт. Район Mikael-Trefiord Bjerg. **Фиг. 2**. Нормогеронт. Район Mikael-Trefiord Bjerg. **Фиг. 3**. Брадигеронт. Район Hurry Inlet. **Фиг. 4-6**. *Arcticoceras ishmae ishmae*. Тимано-Печорский регион, разрез Никифорова Щелья, р. Адзьва. **Фиг. 4**. Тахиморфный нормогеронт. **Фиг. 5**. Нормоморфный тахигеронт. **Фиг. 6**. Тахиморфный тахигеронт.

Fig. 19. A sequence of specimens of *Arcticoceras ishmae* from East Greenland and the Timan-Pechora region, arranged in order of change in definitive shell size. All specimens contain a last body chamber. **Fig. 1-3**. *Arcticoceras ishmae ishmae* (=A. *ishmae* α sensu Callomon, 1993), East Greenland (photographs by Peter Alsen, Copenhagen). **Fig. 1**. Tachygerontic specimen. District Mikael-Trefiord Bjerg. **Fig. 2**. Normogerontic specimen. Mikael-Trefiord Bjerg area. **Fig. 3**. Bradygerontic specimen. Hurry Inlet area. **Fig. 4-6**. *Arcticoceras ishmae ishmae*. Timan-Pechora region, Nikiforov Shcheliya section, Adzva river. **Fig. 4**. Tachymorphic normogerontic specimen. **Fig. 5**. Normomorphic tachygerontic specimen. **Fig. 6**. Tachymorphic tachygerontic specimen.

Таблица 19. Распределение и классификация экземпляров *Arcticoceras ishmae* из популяций различных регионов Панбореальной надобласти.

Table 19. Distribution and classification of *Arcticoceras ishmae* specimens from populations of various regions of the Panboreal Superrealm.

Регионы и районы Панбореальной надобласти	Количество экземпляров, номинально и в %					
	Тахигеронты		Нормогеронты		Брадигеронты	
	ном.	%	ном.	%	ном.	%
Ижма, Дрещанка	1	**11,1**	8	**88,9**	0	**0**
Уса (Цилемская)	0	**0**	7	**77,8**	2	**22,2**
Адзьва	4	**57,14**	3	**42,86**	0	**0**
Тимано-Печорский регион в целом	5	**20**	18	**72**	2	**8**
Восточная Гренландия	7	**46,67**	4	**26,67**	4	**26,67**
Вид в целом	12	**30**	22	**55**	6	**15**

Отличия такого рода более показательны при сравнении долевого содержания размерно-возрастных морф (**табл. 19**). В популяциях Тимано-Печорского региона существенно преобладают нормогеронты, а в Восточной Гренландии – тахигеронты, то есть мелкоразмерные экземпляры. Другое отличие состоит в относительном количестве брадигеронтных экземпляров. Такие результаты получены по смешанным выборкам нескольких диахронных популяций, в каждой из которой картина распределения может отличаться. Так, в разрезах Тимано-Печорского региона наибольшей долей нормогеронтов характеризуются комплексы бассейна Ижмы, а наименьшим – Адзьвы. В то же время в комплексе Адзьвы преобладают тахигеронты и отсутствуют брадигеронты. Наоборот, в комплексе Усы присутствуют брадигеронты и нормогеронты, но нет тахигеронтов.

Возможно, эти различия не случайны и характеризуют некоторые из трех хроноподвидов *A. ishmae*, установленных по ранее выделенным хроновариациям Восточной Гренландии (Callomon, 1993; Киселев, 2022). Так, средний хроноподвид *A. ishmae ishmae* отличается среднестатистически более крупными взрослыми размерами (D_{mean} =151,16 мм) и присутствием брадигеронтов в выборке (**рис. 19**, фиг. 1-3), в то время как ранний и поздний хроноподвиды *A. ishmae excentricum* и *A. ishmae kochi* мельче по размеру (D_{mean} =139 мм и 135 мм) не содержат в выборке брадигеронтов.

Подобные отличия наблюдаются и между выборками вида из разрезов Тимано-Печорской области. Так, полным отсутствием брадигеронтов и преобладанием тахигеронтов характеризуется комплекс Адзьвы (**рис. 19**, фиг. 4-6), что сближает его с хроноподвидом *A. ishmae kochi.*

Характерная особенность изменчивости финальных размеров *A. ishmae* – разнообразие сочетаний размерных морф с модусами изменчивости скорости морфогенеза, что определяет высокое морфологическое разнообразие терминальных оборотов у данного вида (Киселев, 2020б, табл. 2). Сочетания бради- и тахигеронтии и бради- и тахиморфии (по разным признакам) совершенно незакономерны, не взаимосвязанны (r = 0,2) и некогерентны (**рис. 12**). Это свидетельствует о том, что гетерохронии, определяющие размеры и морфологию взрослой раковины *A. ishmae*, возникают диссоциативно и независимо друг от друга, что отличает поздний морфогенез у данного вида от такового других аммонитов (по крайней мере в рассмотренных здесь примерах). Вероятно, изменчивость конечных размеров в данном случае больше обусловлена изменчивостью скорости роста, чем морфогенеза, поэтому разноразмерные особи *A. ishmae* нельзя трактовать как микрогеронтические или мегалэфебические.

Cadoceratinae. Изменчивость терминального размера у видов кадоцератин никогда специально не изучалась, тем не менее оценка критических размеров для некоторых видов изредка встречается в литературе. По ряду причин, наиболее часто такие оценки делались для вида *Cadoceras milaschevici* при его описании или использовании в качестве примера размерных вариаций (Иванов, 1960; 1975;

Киселев, 2022). Так, экземпляры с терминальной раковиной критических размеров, рассматриваемые как тахигеронты и брадигеронты, были изображены в последней работе (Киселев, 2022, табл. 3, фиг. 1, 3). Однако численная оценка изменчивости у этого таксона, как и других видов данного подсемейства, не проводилась. Ниже рассмотрена картина размерной вариабельности конечной жилой камеры у двух среднеюрских (нижний-средний келловей) видов – *C. milaschevici* (макроконх) и *Pseudocadoceras cuneatum* Sasonov (микроконх).

Выборка конечных жилых камер (КЖК) *C. milaschevici* представлена 38 эземплярами из 6 местонахождений центра Европейской России. Из них 29 экз. происходит из разных слоев одного разреза (Черменино, Костромская обл.). Материал является разнородным как в географическом, так и стратиграфическом отношении, поэтому оценка изменчивости будет производиться для вида в целом и отдельных популяций.

Минимальный наблюдаемый размер КЖК у *C. milaschevici* состаляет 81 мм, а максимальный 187 мм, что определяет значительный размах изменчивости (параметр F = 2,31). Распределение по терминальному диаметру раковины является непрерывным, поэтому границы размерно-геронтических классов определяются количественно по медианному принипу. В соответствии с ним тахигеронтный класс находится в диапазоне 81-116 мм, нормогеронтный – 116-152 мм, брадигеронтный – выше 152 мм. Наибольшая доля выборки приходится на тахигеронтную область, что отражает высокую асимметрию распределения для вида в целом. Скорее всего, для диахронных выборок вида из нижнего и среднего келловея соотношение классов будет отличаться, однако определить это с высокой достоверностью по имею-

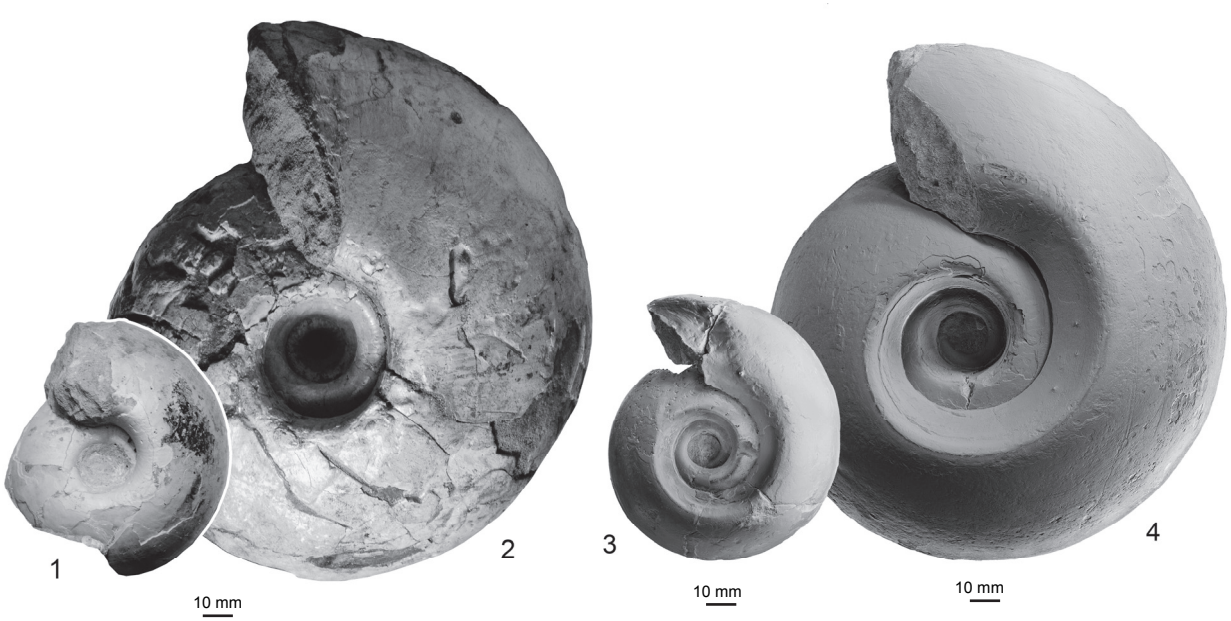


Рис. 20. Крайние варианты размерно-возрастной изменчивости у двух видов рондицерасовой филолинии кадоцератин. **Фиг. 1, 2.** *Cadoceras sokolovi*. Колл. А. В. Ступаченко. Фиг. 1 – тахигеронт, фиг. 2 – брадигеронт. Костромская обл., р. Унжа, д. Знаменка. Нижний келловей, зона Koenigi, подзона Galilaei. **Фиг. 3, 4.** *Cadoceras milaschevici*. Фиг. 3 – тахигеронт. Рязанская обл., г. Елатьма, средний келловей, зона и подзона Jason. Фиг. 4 – брадигеронт. Костромская обл., р. Унжа, д. Черменино. Средний келловей, зона Jason, подзона Medea. Все экземпляры содержат конечную жилую камеру с терминальным устьем.

Fig. 20. Extreme variants of size-age variability in two cadoceratin species of the *Rondiceras*–phylogenetic lineage. Fig. 1, 2. *Cadoceras sokolovi*. Col. A. V. Stupachenko. Fig. 1 – tachygerontic specimen, fig. 2 – bradygerontic specimen. Kostroma region, Unzha river, Znamenka village. Lower Callovian, Koenigi Zone, Galilaei Subzone. Fig. 3, 4. *Cadoceras milaschevici*. Fig. 3 – tachygerontic specimen. Ryazan Region, Elatma, Middle Callovian, Jason Zone and Subzone. Fig. 4 – bradygerontic specimen. Kostroma region, Unzha river, Chermenino village. Middle Callovian, Jason Zone, Medea Subzone. All specimens contain a last body chamber with a terminal aperture.

Таблица 20. Распределение и классификация экземпляров *Cadoceras milaschevici* из различных популяций Центральной России.

Table 20. Distribution and classification of *Cadoceras milaschevici* specimens from various populations of Central Russia.

Популяции и группировки вида	Количество экземпляров, номинально и в %					
	Тахигеронты		Нормогеронты		Брадигеронты	
	ном.	%	ном.	%	ном.	%
Разрез Черменино, нижний келловей	15	**71,4**	5	**23,8**	1	**4,7**
Разрез Черменино, средний келловей	1	**14,2**	3	**42,8**	3	**42,8**
Разрез Черменино в целом	16	**57,1**	8	**28,6**	4	**14,3**
Средний келловей, вид в целом	6	**42,8**	4	**28,57**	4	**28,57**
Вид в целом	23	**60,5**	10	**26,3**	5	**13,1**

щимся данным сложно. Тем не менее, если сравнивать выборки различного возраста, то разница очень заметна: в нижнем келловее разреза Черменино преобладают тахигеронты (D_{mean}= 105,8 мм), а в среднем келловее того же разреза – нормогеронты и брадигеронты (D_{mean}= 144,3 мм) (**табл. 20**). Для вида в целом в среднем келловее распределение незначительно уклоняется в сторону тахигеронтов, но эта тенденция может трактоваться как результат усреднения географически разнородных выборок. Так, все имеющиеся экземпляры из разреза у г. Елатьма (Рязанская обл.) являются тахигеронтами, в то время как в среднем келловее разрезов, расположенных на 400 км севернее (Черменино, север Костромской области), тахигеронты находятся в меньшинстве. Не исключено, что в данном случае наблюдается та же самая географически обусловленная изменчивость, доказанная у других аммонитов на более солидном материале.

Вид *C. milaschevici* характеризуется полностью гладкой раковиной на всех стадиях развития, что препятствует нахождению тонких морфологических отличий и изучению изменчивости скорости морфогенеза (которое удобнее проводить по признакам скульптуры). Поэтому представители разных размерно-возрастных классов мало отличаются по стандартному набору признаков раковины и сохраняют общие пропорции при изменении размеров. Наблюдающиеся заметные непропорциональные отличия тахигеронтов (**рис. 20**, фиг. 3) и брадигеронтов (**рис. 20**, фиг. 4) не имеют статистически подтвержденной закономерности и пока рассматриваются как случайные вариации.

Сходный вид размерной изменчивости известен и у других видов рондицерасовой линии кадоцератин, например у *C. sokolovi*, при которой амплитуда терминальных диаметров раковины крайних тахигеронтов отличается от крупных брадигеронтов более чем в 2 раза (**рис. 20**, фиг. 1, 2).

Микроконховый вид *Pseudocadoceras cuneatum* так же, как и предыдущий вид, характеризуется непрерывной изменчивостью взрослых размеров, с диапазоном от 19,8-32,7 мм. Материал представлен 47 экз. из двух разрезов среднего келловея бассейна р. Унжи: Черменино, 26 экз. из биогоризонта *medea medea*, и Макарьев, 22 экз. из биогоризонта *medea magnum*). Размах изменчивости у данного вида меньше (параметр F = 1,65), но это не препятствует выделению трех размерно-возрастных классов по медианному принципу (**табл. 21**). Распределение у вида в целом симметрично, что выражается преобладанием нормогеронтов в общей видовой выборке. Однако у двух стратиграфически различных популяций, каждая из которых происходит из одного слоя, соотношение особей разного класса диаметрально противоположное. Но и в том, и в другом случае заметна резкая асимметрия распределения: у ранней популяции из биогоризонта *medea medea* преобладают тахигеронты (D_{mean}= 24,25 мм), а у более поздней – брадигеронты (D_{mean}= 28,5 мм). Соответственно, ранняя популяция содержит большую долю карликовых особей, а поздняя популяция – "гигантов".

Крупноразмерные и мелкоразмерные особи *Ps. cuneatum* имеют заметные и устойчивые морфологические отличия, выраженные в

Таблица 21. Распределение и классификация экземпляров *Pseudocadoceras cuneatum* из различных популяций Центральной России.

Table 21. Distribution and classification of *Pseudocadoceras cuneatum* specimens from various populations of Central Russia.

Популяции и группировки вида	Количество экземпляров, номинально и в %					
	Тахигеронты (19,8-24,13 мм)		Нормогеронты (24,13-28,4 мм)		Брадигеронты (28,4-32,7 мм)	
	ном.	%	ном.	%	ном.	%
Разрез Черменино, б-т *medea medea*	13	**50,00**	11	**42,31**	2	**7,69**
Разрез Макарьев, б-т *medea magnum*	1	**4,35**	10	**43,48**	12	**52,17**
Вид в целом	14	**29,17**	21	**43,75**	13	**27,08**

скульптуре. В целом, общая скульптированность раковины ослабляется с уменьшением размеров (r = 0,52), при этом самые мелкие экземпляры полностью теряют ребристость и становятся гладкими (**рис. 21**, фиг. 4). Главные диагностические особенности последних – минимальный размер и экстремальная редукция скульптуры, зона покрытия которой на всей раковине составляет от 0° до 100° начиная от терминального устья. У обычных тахигеронтов зона скульптуры уже занимает 100-300° (**рис. 21**, фиг. 3), у нормогеронтов и брадигеронтов – 300-500° (то есть терминальный оборот и часть предшествующего) (**рис. 21**, фиг. 1, 2). Несомненно, что такие преобразования связаны с изменчивостью скорости морфогенеза, поскольку ребра у данного вида появляются только на конечной жилой камере или на предшествующем обороте. До этой стадии ювенильная раковина у *Ps. cuneatum* полностью гладкая.

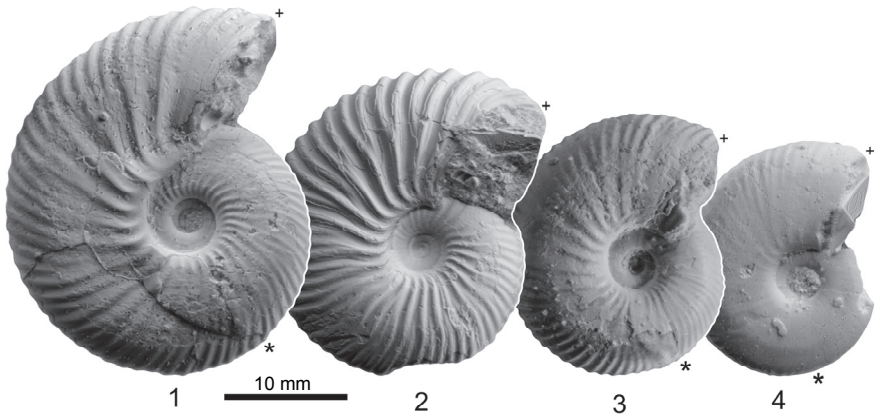


Рис. 21. Последовательность экземпляров *Pseudocadoceras cuneatum*, расположенных в порядке изменения дефинитивного размера раковины. Все экземпляры содержат конечную жилую камеру и происходят из конкреций слоя 3/9 разреза среднего келловея у д. Черменино (Костромская обл.) (Киселев, 2022, рис. 2.2.6). **Фиг. 1**. Брадигеронт. Угловая длина зоны ребристости 427°. **Фиг. 2.** Нормогеронт. Угловая длина зоны ребристости 490°. **Фиг. 3**. Тахигеронт. Угловая длина зоны ребристости 262°. **Фиг. 4**. Тахигеронт-микрогеронт. Угловая длина зоны ребристости 0°. Звездочкой обозначено начало конечной жилой камеры, крестиком — терминальное устье.

Fig. 21. A sequence of *Pseudocadoceras cuneatum* specimens arranged in order of change in definitive shell size. All specimens contain a last body chamber and originate from nodules of bed 3/9 of the Middle Callovian section near the Chermenino village (Kostroma region) (Kiselev, 2022, Fig. 2.2.6). **Fig. 1**. Bradygerontic specimen. The angular length of the ribbing zone is 427°. **Fig. 2**. Normogeront. The angular length of the ribbing zone is 490°. **Fig. 3**. Tachygerontic specimen. The angular length of the ribbing zone is 262°. Fig. 4. Tachygerontic-microgerontic specimen. The angular length of the ribbing zone is 0°. The asterisk indicates the beginning of the last body chamber, the cross indicates the terminal aperture.

Сглаживание взрослой раковины у "карликов" можно объяснить либо брадиморфией ювенильной стадии, или частичной прогенией, которая может быть доказана только в том случае, если окажется, что карликовые особи несколько моложе по возрасту, чем нормальные особи. В любом случае в данном примере наблюдается явное непропорциональное развитие, что дает основание рассматривать мелкоразмерные особи как микрогеронты.

Pseudoperisphinctinae. Для изучения внутривидовой изменчивости большой интерес представляют выборки взрослых раковин различных псевдоперисфинктин, собранные в разрезе Монтрей-Белле (Франция) из биогоризонта *leckenby* верхнего келловея (Bonnot et al., 2008; 2014). В первую очередь это относится к микроконхам *Choffatia isabellae* и *Subgrossouvria famula*, последний оборот которых снабжен выразительными "модификациями зрелости", позволяющим безошибочно определять терминальный диаметр раковины. Особая ценность этих выборок состоит в том, что они собраны из единственного слоя и биогоризонта одного разреза и, следовательно, не содержат географически разнородную информацию. Микроконхи обоих видов имеют непрерывное распределение терминального размера, но с большим размахом изменчивости: амплитуда изменчивости по параметру F у *Ch. isabellae* составляет 3,7; а по параметру E, с учетом средних значений, – 2. У *S. famula* по тем же параметрам значения составляют, соответственно, 2,21 и 1,43. Такие значения амплитуды не уступают примерам с дискретной географической изменчивостью.

Поскольку у обоих видов изменчивость непрерывная, то выделение размерно-возрастных групп проводится по медианному принципу (**рис. 22**), но их положение может быть изменено после изучения более представительной выборки.

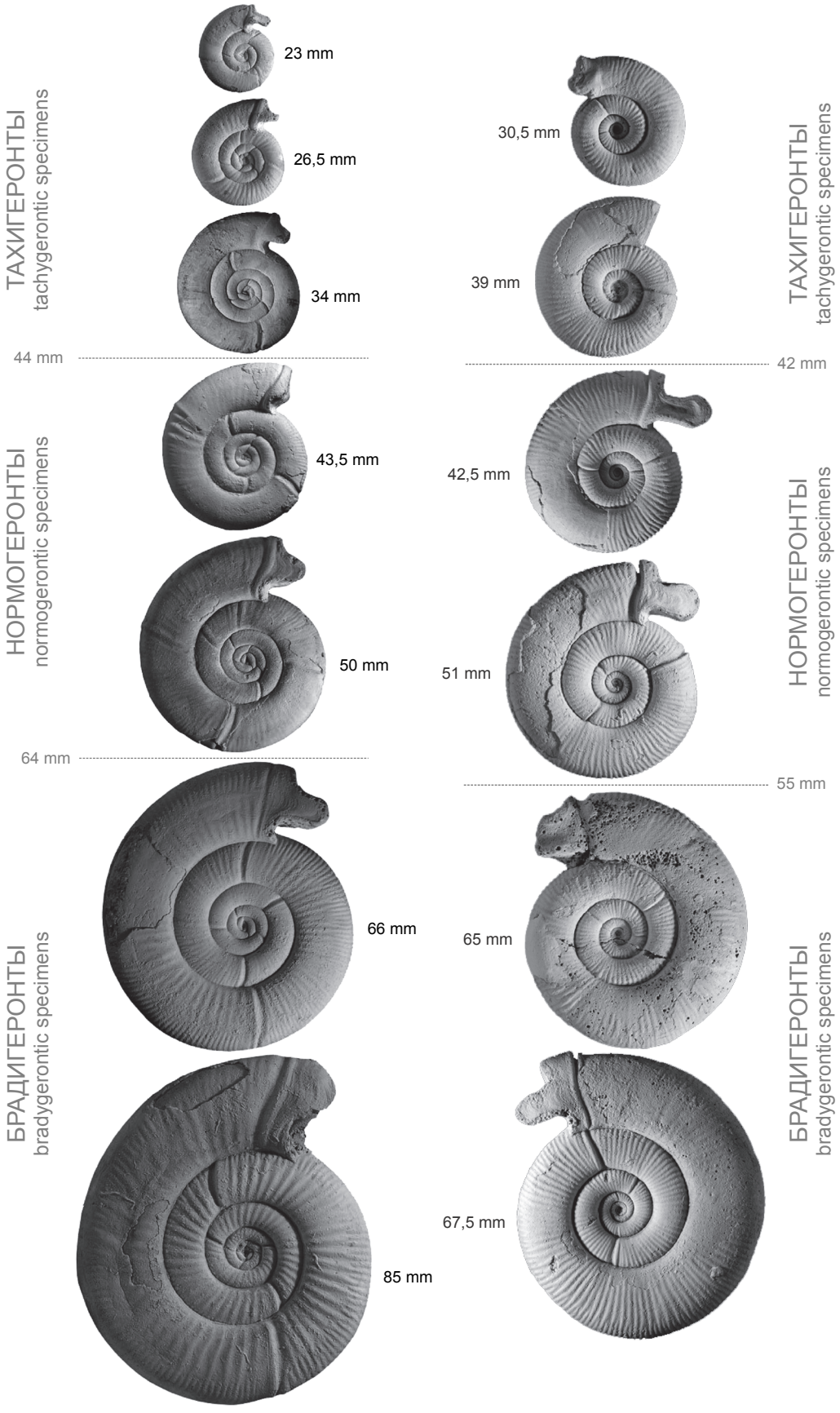
Морфологически размерно-возрастные группы отличаются только у *Ch. isabellae*: тахигеронты имеют более сглаженный морфотип, чем брадигеронты. Нормогеронты характеризуются смешанным составом, поскольку среди них выделяются как сглаженные экземпляры, так и ребристые. По всей видимости, сглаженный тип раковины (без учета пережимов, развитых по всей раковине) соответствует стадии гладкой раковины средних и ранних оборотов. Вероятно, при уменьшении терминальных размеров она проявляется на конечном обороте изогенетически, что позволяет среди тахигеронтов различать микрогеронты, – самые мелкие сглаженные особи. У *S. famula* такого разделения не наблюдается.

Раннемеловые аммониты Франции. Хорошо выраженная дискретная географическая изменчивость терминального размера раковины описана у видов раннемеловых (валанжинских и готеривских) аммонитов мелового бассейна Франции семейств Neocomitidae (роды *Busnardoites, Karakaschiceras, Neocomites, Acanthodiscus*) и Oosterellidae (род *Oosterella*), Haploceratidae (род *Neolissoceras*) и Lytoceratidae (род *Lytoceras*) (Reboulet, 2001). Особенности этой изменчивости сводятся к следующему.

1. У всех видов независимо от таксономической принадлежности наблюдается одинаковая структура изменчивости, выраженная в различии дефинитивных размеров в двух географических популяциях. Популяция, характеризующаяся большим терминальным диаметром раковины происходит из мелководных неритических отложений платформы Прованса (Provence platform), а популяция с меньшим диаметром – из глубоководных отложений Воконтского бассейна (Vocontian basin). Размерные различия между этими популяциями в палеобиологическом отношении можно трактовать как модификации или дискретные адаптивные нормы, появление которых объясняется

Рис. 22. Изменчивость дефинитивного размера и размерно-возрастные группы микроконхов *Choffatia isabellae* и *Subgrossouvria famula*. Изображения первого вида взаимствованы из статьи (Bonnot et al., 2008, pl. 8-10), а второго из статьи (Bonnot et al., 2014, pl. 4). Почти все экземпляры содержат конечную жилую камеру и терминальное устье.

Fig. 22. Variability of definitive size and size-age groups of microconchs *Choffatia isabellae* and *Subgrossouvria famula*. The figures of the former species are taken from (Bonnot et al., 2008, pl. 8-10) and the latter from (Bonnot et al., 2014, pl. 4). Almost all specimens contain a last body chamber and terminal aperture.



Choffatia isabellae [m] *Subgrossouvria famula* [m]

Таблица 22. Значение терминального диаметра раковины (в см) и параметры его изменчивости у аммонитов из валанжина и готерива двух районов Франции (составлено на основе: Reboulet, 2001, fig. 4). Параметры размерной изменчивости обозначены прописными буквами A-G, их расшифровка дана строкой ниже. D_{max}, D_{min}, D_{mean}, D_{med} – значения максимального, минимального, среднего и медианного терминального диаметра раковины (параметры A, B, C). F–G – параметры изменчивости терминального диаметра раковины: E – отношение средних величин двух популяций; F – параметр размаха изменчивости вида по критическим и средним значениям; G – параметр дискретности изменчивости вида. Объяснения см. в тексте.

Table 22. The value of the terminal shell diameter (in cm) and parameters of its variability in ammonites from the Valanginian and Hauterivian of two regions of France (compiled on the basis of: Reboulet, 2001, fig. 4]). The parameters of size variability are indicated by capital letters A-G, their interpretation is given in the line below. D_{max}, D_{min}, D_{mean}, D_{med} are the values of the maximum, minimum, average and median terminal shell diameter (parameters A, B, C). F–G, parameters of variability of the terminal shell diameter: E, ratio of the average values of two populations; F is the parameter of the range of species variability in terms of critical and average values; G is the discreteness parameter of species variability. See the text for explanations.

Виды аммонитов (M) – макроконхи (m) – микроконхи	Платформа Прованса (Provence platform)			Воконтский бассейн (Vocontian basin)			Вид в целом			
	A	B	C	A'	B'	C'	D	E	F	G
	D_{max}	D_{min}	D_{mean}	D_{max}	D_{min}	D_{mean}	D_{med}	C / C'	D_{max} [A] /D_{min} [B']	B-A', % [C]
Neocomites peregrinus (M)	20,2	15,7	18	14,5	11,5	13	15,85	1,38	1,76	6,67
Neocomites peregrinus (m)	13	12	12,5	6,5	5,5	6,2	9,25	2,02	2,36	44,00
Acanthodiscus radiatus (M)	23,4	18,6	21,1	11,6	8,6	10,2	16,00	2,07	2,72	33,18
Acanthodiscus radiatus (m)	5,5	4	4,7	5	3,8	4,4	4,65	1,07	1,45	-21,28
Busnardoites campylotoxus (M)	32	24,5	28,2	14,5	11	12,8	21,50	2,20	2,91	35,46
Busnardoites campylotoxus (m)	10,5	9,7	10,2	7,6	7	7,4	8,75	1,38	1,50	20,59
Karakaschiceras biassalensis (m)	9,4	6	7,8	5	2,5	3,8	5,95	2,05	3,76	12,82
Oosterella cultrata (M)	18,4	13,3	15,9	11,5	6	8,9	12,20	1,79	3,07	11,32
Neolissoceras grasianum (M)	9,6	8,5	9,2	9	7,6	8,3	8,60	1,11	1,26	-5,43
Lytoceras juilleti (M)	40	40	40	15	10,5	13	25,25	3,08	3,81	62,50

неоднородностью условий существования в разных частях раннемелового бассейна.

2. Различие между дефинитивными размерами обеих популяций весьма существенное, поскольку среднее значение терминального диаметра раковины популяции платформы Прованса превышает таковое популяции Воконтского бассейна почти в два раза (в среднем 1,8), в половине случаев более чем в 2 раза, а в одном случае даже в 3 (параметр E в **табл. 22**).

3. Размах изменчивости внутри видов, определяемый отношением максимального и минимального значений терминального диаметра раковины в обеих популяциях, составляет до 3,81 (параметр F), в среднем 2,46. Это означает, что чаще всего различие между мелкоразмерной и крупноразмерной морфами примерно соответствует разнице между карликами и гигантами. Чуть меньше, но близкий по значению размах изменчивости получается при использовании средних значений (параметр F).

4. Дискретность изменчивости, выражаемая через параметр размерного перекрытия двух популяционных морф (параметр G), настолько высока, что размерные диапазоны обеих морф чаще всего не перекрываются. Между минимальным значением терминального диаметра раковины крупноразмерной морфы и максимальным значением мелкоразмерной морфы наблюдается лакуна, составляющая от 6,67 до 62,5 % (в среднем 28,3 %). Только у двух видов из **табл. 22** эта лакуна отсутствует. У большинства видов медианное значение диаметра (параметр D) попадает в область лакуны и не соответствует эмпирическим значениям.

Рассмотренные выше особенности изменчивости демонстрируют резкое различие между размерными внутривидовыми морфами

из географически дискретных популяций как у макроконхов, так и у микроконхов. В выборках большинства изученных видов отсутствуют экземпляры с промежуточными значениями дефинитивного размера. Все это на первый взгляд позволяет предполагать не только проявление бради- и тахигеронтии в образовании таких морф, но и других гетерохроний, в первую очередь, прогении (для мелкоразмерной морфы) и гиперперагенеза (для крупноразмерной морфы). Однако, при ознакомлении с изображениями обсуждаемых аммонитов (Reboulet, 1995) хорошо видно, что морфологически представители разных морф совершенно не отличаются друг от друга ни по форме оборотов, ни по особенностям ребристости. Эти признаки остаются в том же состоянии при изменении финальных размеров, что не дает основание усматривать в морфологии изображенных экземпляров какие-либо черты замедления или ускорения морфогенеза. Поэтому данный случай внутривидовой дискретной географической изменчивости у аммонитов следует определять как своеобразный результат бради- и тахигеронтии. Соответственно, брадигеронтами являются крупноразмерные, часто гигантские, морфы из платформы Прованса, а тахигеронтами – мелкоразмерные, нередко карликовые, морфы Воконтского бассейна. Границей между ними служит медианное значение диаметра раковины (параметр D), находящееся в области размерной лакуны.

Среди макроконхов наибольшие размах и дискретность изменчивости отмечены у литоцератид, наименьшие у гаплоцератид. У остальных семейств (Neocomitidae, Oosterellidae) значения этих особенностей весьма высоки, иногда приближаются к литоцератидам. Среди литоцератид экстремально высокий размах изменчивости можно наблюдать и у других видов, в частности у *Lytoceras taharoaense* из юры Новой Зеландии. Этот вид, согласно Г. Р. Стивенсу (Stevens, 1985), представлен тремя размерными группами, достигающими финальных размеров фрагмокона при 170 мм (мелкоразмерная группа), 435 мм (среднеразмерная группа) и 860 мм (крупноразмерная группа). Поскольку выборка данного вида незначительна и собрана из разных местонахождений, дискретность распределения здесь сложно оценить. Тем не менее размах изменчивости у *L. taharoaense* по параметру F составляет 5,05. Не исключено, что это значение завышено и может быть переосмыслено[12], тем не менее результаты вполне сопоставимы с размахом изменчивости у рассмотренных раннемеловых аммонитов.

Scaphitidae. Одно из наиболее качественных описаний изменчивости дефинитивного размера у скафитид (и у аммонитов вообще) составлено для вида *Hoploscaphites nicolletii* из верхнего мела (маастрихт) (Landman et al., 2008). Выборка состоит из 1279 макроконхов, собранных из 92 местонахождений Южной и Северной Дакоты (США) и представлена четырьмя диахронными популяциями, характеризующими четыре комплексные биостратиграфические зоны (снизу вверх, обозначение по: Landman et al., 2008): LNAZ (Lower *nicolletii* Assemblage Zone), LGAZ (*Limopsis-Gervillia* Assemblage Zone), UNAZ (Upper *nicolletii* Assemblage Zone) и POAZ (*Protocardia-Oxytoma* Assemblage Zone).

В работе американских специалистов показаны картины распределения *H. nicolletii* по дефинитивному размеру не только для вида в целом, но и для диахронных и изохронных выборок каждого местонахождения и даже отдельных конкреций. Это составляет замечательную особенность данного исследования, благодаря которой удалось выявить географическую и стратиграфическую структуру изменчивости вида. Было показано, что средний размер взрослых раковин меняется географически и стратиграфически, что, по всей

[12] Наличие у описанного Г. Р. Стивенсом *Lytoceras taharoaense* размерного триморфизма, на мой взгляд, нуждается в дополнительном обосновании. В частности, по изображениям мелких и средних экземпляров данного вида, которые констатируются как взрослые в статье Стивенса (Stevens, 1985), трудно судить, действительно ли они являются таковыми про признакам зрелости раковины. Их вполне можно рассматривать как незрелые экземпляры, поскольку не только размерно, но и морфологически они существенно отличаются от гигантских экземпляров (включая голотип вида). Последние же несомненно содержат терминальный оборот со всеми признаками завершения морфогенеза.

Таблица 23. Значение терминального диаметра раковины (в мм) и параметры его изменчивости у аммонитов *Hoploscaphites nicolletii* из четырех стратиграфических уровней верхнего мела США, штата Южная Дакота (составлено на основе: Landman et al., 2008, tab. 2-6). Параметры размерной изменчивости обозначены прописными буквами A-H, их расшифровка дана строкой ниже. D_{max}, D_{min}, D_{mean}, D_{med} – значения максимального, минимального, среднего и срединного (медианного) терминального диаметра раковины (параметры A, B, C). F–G – параметры изменчивости терминального диаметра раковины: E – отношение средних величин двух популяций; F – параметр размаха изменчивости вида по критическим и средним значениям; G – параметр дискретности изменчивости вида. Объяснения см. в тексте.

Table 23. The value of the terminal shell diameter (in mm) and parameters of its variability in ammonites *Hoploscaphites nicolletii* from four stratigraphic levels of the Upper Cretaceous of the United States, South Dakota (compiled on the basis of: Landman et al., 2008, tab. 2-6). The parameters of dimensional variability are indicated by capital letters A-H, their interpretation is given in the line below. D_{max}, D_{min}, D_{mean}, D_{med} are the values of the maximum, minimum, average and median terminal shell diameter (parameters A, B, C). F–G, parameters of variability of the terminal shell diameter: E, ratio of the average values of two populations; F is the parameter of the range of species variability in terms of critical and average values; G is the discreteness parameter of species variability. See the text for explanations.

Стратиграфические уровни (комплексные зоны= Assemblage Zone, As. Zone)	Для популяций				Для вида в целом			
	A	B	C		D	E	F	G
	D_{max}	D_{min}	D_{mean}		D_{med}	C / C'	D_{max} [A] /D_{min} [B']	B-A', % [C'']
LNAZ = Lower *nicolletii* As. Zone	89,8	41,4 (B')	60,13 (C')	62,46 (C'')	66,55	1,1	2,21	-39,06
LGAZ = *Limopsis-Gervillia* As. Zone	75,4 (A')	49,1	62,31					
UNAZ = Upper *nicolletii* As. Zone	88,3	45,4	63,7					
POAZ = *Protocardia-Oxytoma* As. Zone	91,7(A)	51 (B)	65 (C)					

видимости, соответствовало пространственно-временным вариациям обстановки позднемелового бассейна. Следовательно, изменчивость носила экофенотипический характер. При этом в популяциях не формировалось дискретных морф, резко различающихся по размеру взрослых раковин (как в рассмотренном выше случае у раннемеловых аммонитов Франции). Распределение взрослых раковин было непрерывным, а географические популяции существенно перекрывались по размерному диапазону.

Немаловажно, что врослые индивидуумы разного диаметра, которые лишь отчасти можно рассматривать как размерные морфы, принципиально не отличаются по морфологическим признакам. Это означает, что изменения дефинитивных размеров у *H. nicolletii* было относительно пропорциональным. Следовательно изменчивость финальных размеров раковины этого вида можно связать в большей степени с тахи- и брадигеронтией, чем с другими гетерохрониями.

Непрерывный характер варьирования конечного диаметра раковины у данного вида определяется следующими особенностями:

1. Крайне незначительным различием между средними дефинитивными размерами популяции POAZ и популяцией LNAZ. Размерная разница между ними наиболее существенна по сравнению с другими популяциями, и тем не менее даже она не превышает значения 1,1 (параметр E в **табл. 23**).

2. Слабым размахом изменчивости по средним показателям, около единицы (параметр E), в то время как по критическим значениям этот параметр (F) довольно высок, не менее, чем у аммонитов с дискретной изменчивостью (**табл. 22)**. Это означает, что в структуре изменчивости вида невозможно выделить морфы, явно отличающиеся по размеру.

3. Отсутствием размерной лакуны в распределении и, как следствие глубоким перекрытием размерных диапазонов различных популяций. По этой причине параметр размерного

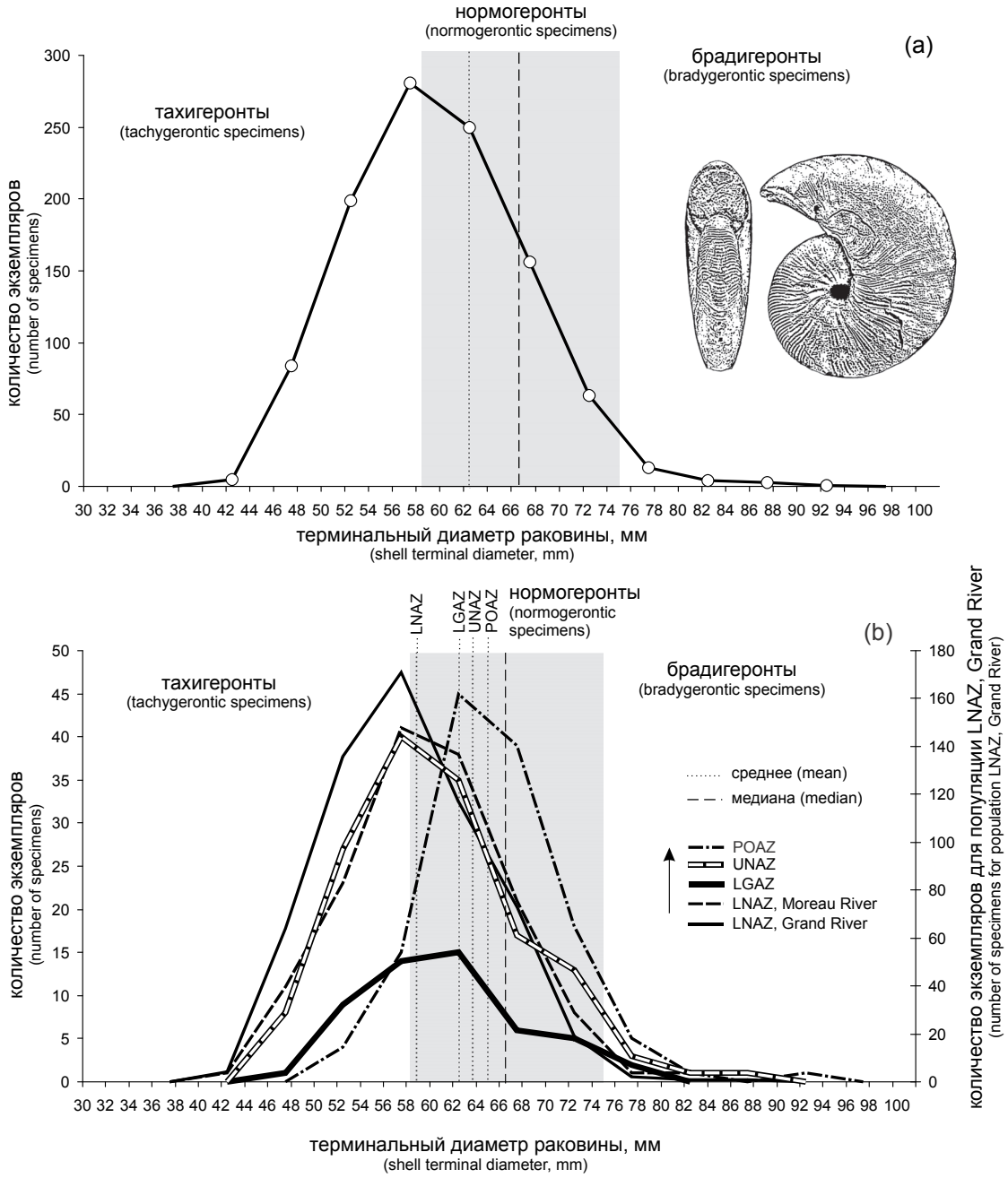


Рис. 23. Распределение аммонитов *Hoploscaphites nicolletii* по терминальному диаметру раковины в целом для всего вида **(a)** и отдельно для диахронных популяций из четырех стратиграфических уровней **(b)** верхнего мела США, штата Южная Дакота (составлено на основе: Landman et al., 2008, fig. 11, 14, 17, 19, 21). Приведено только эмпирическое распределение, теоретическое опущено. Для построения кривых распределения использованы средние значения интервальных классов, на основе гистограмм работы Ландмана и соавторов. Области нормогеронтов обозначены серой заливкой, границы областей гетерохроний выделены на основе средних значений параметра признака (медиане). Изображение раковины *H. nicolletii* из (Landman et al., 2008, fig. 3-H,I).

Fig. 23. Distribution of ammonites *Hoploscaphites nicolletii* by terminal shell diameter for the whole species **(a)** and separately for diachronous populations from four stratigraphic levels **(b)** of the Upper Cretaceous of the United States, South Dakota (compiled based on: Landman et al., 2008, figs. 11, 14, 17, 19, 21). Only the empirical distribution is given, the theoretical distribution is omitted. The mean values of the interval classes, based on histograms from Landman et al. Areas of normogeronts are indicated by gray shading, the boundaries of heterochrony areas are highlighted based on the average values of the feature parameter (median). Shell image of *H. nicolletii* from (Landman et al., 2008, fig. 3-H,I).

Таблица 24. Распределение и классификация экземпляров *Hoploscaphites nicolletii* из популяций четырех стратиграфических уровней и вида в целом.

Table 24. Distribution and classification of *Hoploscaphites nicolletii* specimens from populations of four stratigraphic levels and the species as a whole.

Стратиграфические уровни (комплексные зоны)	Количество экземпляров, номинально и в %					
	тахигеронты		нормогеронты		брадигеронты	
	ном.	%	ном.	%	ном.	%
Hoploscaphites nicolletii, LNAZ	451	**61**	276	**38**	7	**1**
Hoploscaphites nicolletii , LGAZ	24	**46**	26	**50**	2	**3,8**
Hoploscaphites nicolletii , UNAZ	75	**52**	65	**45**	5	**3,4**
Hoploscaphites nicolletii , POAZ	19	**15**	102	**80**	7	**5,5**
Hoploscaphites nicolletii, вся выборка	569	**53,7**	469	**44,3**	21	**1,98**

перекрытия (G), характеризующий дискретность изменчивости, становится отрицательным.

Поскольку изменчивость вида по конечным размерам является непрерывной, разбивка популяций и выделение границ классов внутривидовых гетерохроний проводится по медиане для вида в целом (параметр D в **табл. 23**). Это позволяет выделить области тахи-, нормо- и брадигеронтности и провести классификацию индивидуумов, составляющих популяционные выборки (**табл. 24, рис. 23**).

В целом вид характеризуется асимметрией распределения влево, в область тахигеронтности, а доля тахигеронтов составляет более половины видовой выборки. Наоборот, доля брадигеронтов исчезающе мала, не более 2 %. Если рассматривать диахронные популяции по отдельности, то соотношение гетерохронных морф будет заметно отличаться. Наибольшая доля тахигеронтов и выраженная асимметрия в область тахигеронтности характерна для более древней популяции (LNAZ). У более молодой популяции (LGAZ) асимметрия хотя и сохраняется, но количество нормогеронтов уже превышает таковое тахигеронтов. У следующей по возрасту популяции (UNAZ) опять увеличивается доля тахигеронтов и асимметрия распределения. А в самой молодой популяции (POAZ) резко увеличивается доля нормогеронтов, а распределение становится почти симметричным (**табл. 24**). Это означает постепенное, частично с колеблющимися тенденциями, увеличение терминального размера в историческом развитии вида. Без колебаний и полностью постепенно в развитии *H. nicolletii* увеличивается доля брадигеронтов, а также средний дефинитивный размер D_{mean} (**табл. 24, рис. 23b**) и, вероятно, мода[13].

В данном примере видно влияние внешних факторов на частотное соотношение гетерохроний, проявленное в историческом развитии вида и географической дифференциации, которые, несомненно, накладываются на внутренние причины проявления тахи- и брадигеронтии.

Vascoceratinae. Хорошим примером дискретной популяционно-географической изменчивости дефинитивного размера и морфологических признаков является вид *Thomasites gongilensis* из нижнего турона Нигерии. Каждая из четырех географических популяций (Нгуроре, Канава, Пиндига, Ашака) характеризуется уникальным сочетанием размерно-морфологических особенностей, при этом самые крупные средние (по моде) терминальные размеры отличают популяцию Ашака (Д=151 мм), средние размеры – популяции Пиндига (Д=138 мм) и Канава (Д=134 мм), и наименьшие размеры – популяция Нгуроре (Д=116 мм) (Courville, Thierry, 1993, fig. 6B). Каждый размерный класс приблизительно соот-

[13] Поскольку в работе Ландмана с соавторами (Landman et al., 2008) приводятся обработанные данные (а не измерения по каждому экземпляру), значения моды для вида в целом и отдельных популяций не вычислены.

ветствует размерно-возрастным группам: брадигеронтам (крупноразмерные), нормогеронтам (среднеразмерные) и тахигеронтам (мелкоразмерные). Между ними наблюдаются не только размерные отличия, но и морфологические: предполагаемые бради- и тахигеронты отличаются вздутым, кадиконическим морфотипом, в то время как нормогеронтная группа характеризуется платиконическим сечением раковины (Courville, Thierry, 1993, fig. 6C). Несомненно, что изменчивость взрослых размеров у данного вида не приводит к пропорциональному сохранению морфотипа и свидетельствует об аллометрическом росте раковины и связи размерно-возрастных гетерохроний с тахи- и брадиморфией. Описанные различия позволили провести таксономическую интерпретацию: в пределах вида выделены два географических подвида *Thomasites gongilensis gongilensis* (популяции Канава, Пиндига, Ашака) и *T. gongilensis inflatum* (популяция Нгуроре). Впрочем, как отмечают сами авторы исследования, эти подвиды можно рассматривать и как обычные экофенотипические морфы.

Выводы. Выше рассмотрены лишь некоторые наиболее показательные иллюстрации размерно-возрастной изменчивости у аммоноидей, но, несомненно, подобные примеры могут быть описаны при изучении большинства аммонитов. Тем не менее анализ даже столь немногочисленных случаев позволяет уточнить параметры изменчивости дефинитивных размеров, роль гетерохроний, а также методику их исследования.

1. *Методические аспекты*. При анализе размерной изменчивости недостаточно традиционных показателей, использующихся в статистике, – средних величин, дисперсии и коэффициента вариации. В особенности это мало применимо к случаям полиморфизма с дискретным распределением, а также к изучению небольших выборок, мало пригодных для полноценного применения статистических методов. Поэтому для описания и сравнения вариаций в данной работе используются дополнительные показатели: размах или амплитуда изменчивости по экстремальным и относительным значениям (параметры F и E); дискретности изменчивости или перекрытия (параметр G). Для классификации индивидуумов в размерно-возрастные классы предпочтительнее использовать медианный, а не модальный принцип который "отвязывает" положение нормогеронтной группы от размерного класса, отвечающего норме, как для вида в целом, так и для выборки отдельной популяции (**рис. 16**). Это позволяет выявлять асимметрию распределения. Так, в рассмотренных примерах норма вида только в половине случаев соответствует нормогеронтам (симметричное распределение), а в остальных – тахигеронтам и брадигеронтам или их сочетаниям (**табл. 25**). Выявленная асимметрия может быть результатом эволюционных сдвигов, фиксация которых позволяет изучать направления морфогенетического дрейфа в географической или хронологической структуре вида.

Медианный принцип дает результат только в случае применения для вида в целом, но не для каждой популяции в отдельности. Тем не менее он не гарантирует жесткой фиксации границ размерно-возрастные классов (тахи- , нормо- и брадигеронтов), поскольку они могут измениться при получении новых измерений вследствие пополнения коллекций. Например, после изучения гренландской выборки *Arcticoceras ishmae* и новых коллекций вида из Тимано-Печорского региона границы размерно-возрастных классов того же вида сместились вправо, в направлении брадигеронтного класса, по сравнению с картиной распределения, которая использовалась ранее (Киселев, 2020а). Соответственно, изменилась и классификационная принадлежность некоторых экземпляров, рассматривавшихся ранее как нормогеронты и брадигеронты. Такие сложности возникают при изучении таксонов с непрерывным распределением терминального размера. При дискретном распределении, в первую очередь при географическом диморфизме и полиморфизме, выделение размерно-возрастных классов упрощается.

2. *О дискретной и непрерывной изменчивости*. Большинство вышерассмотренных примеров изменчивости относятся к видам, представленных выборками из нескольких географических или стратиграфически различных популяций. Такие неоднородные выборки не обязательно сопровождаются дискретным типом изменчивости, и наоборот, большинство видов, изменчивость которых описана по нескольким популяциям, отличаются непрерывным типом изменчивости (**табл. 25**).

При этом последний тип характерен как для однородных популяций, так и для вида в целом у рассмотренных выше *Arcticoceras ishmae, Cadoceras milaschevici*, *Pseudocadoceras cuneatum, Hoploscaphites nicolletii*. У таких видов размерно-геронтические классы не имеют ярко выраженных границ, поэтому определяются по формально-количественному методу (медианный принцип). Дискретный тип изменчивости отмечен как у видов, представленных

Таблица 25. Параметры и особенности изменчивости дефинитивных размеров у различных аммонитов. *Параметр F* (абсолютный размах изменчивости) – отношение максимального значения терминального диаметра раковины (ТДР) к минимальному в пределах вида; *параметр E* (относительный размах изменчивости) – отношение среднего максимального значения ТДР крупноразмерной популяции к среднему минимальному значению ТДР мелкоразмерной популяции; *параметр G* (индекс перекрытия или дискретности изменчивости) – отношение минимального значения ТДР крупноразмерной популяции к максимальному значению ТДР мелкоразмерной популяции в процентах к среднему значению ТДР для вида в целом.

Table 25. Parameters and features of variability of definitive sizes in various ammonites. Parameter F (absolute range of variability) is the ratio of the maximum value of the terminal shell diameter (TSD) to the minimum value within the species; parameter E (relative range of variability) – the ratio of the average maximum value of the TSD of a large-sized population to the average minimum value of the TSD of a small-sized population; parameter G (index of overlap or discreteness of variability) is the ratio of the minimum value of the TSD of a large-sized population to the maximum value of the TSD of a small-sized population in percent to the average value of the TSD for the species as a whole.

Виды аммонитов	Коэффициент вариации	Параметр F	Параметр E	Параметр G, %	Тип изменчивости		Кол-во дискретных размерных морф	Регистрирующие признаки возраста			Тип выборки для вида в целом			Норма			Микрогеронтия и (или) мегалэфебия
					Непрерывный	Дискретный		Диаметр раковины	Номер оборота	Порядковый номер септ	Однородный	Неоднородный		Тахигеронты	Нормогеронты	Брадигеронты	
												Географически	Стратиграфически				
20 видов каменноугольных аммонитов: Manger et al., 1999			1,6-6,8	60-582		+	2	+			+	+			+		–
Lobites nautilinus: Urlichs, 2004	5,00	1,81	1,43	11,4		+	2	+	+	+			+	+		+	–
Oppelia gigas: Hųlder, 1955					+		3	+		+	+						+
Kosmoceras (*Gulielmites*) *medea*: Brinkmann, 1929	8,28	1,65	1,13	-17,7	+		–	+					+		+	+	+
Kosmoceras (*Gulielmites*) *jason*: Brinkmann, 1929	9,58	1,3	1,12	-10,5	+		–	+					+		+		+
Kosmoceras obductum: Brinkmann, 1929	8,28	1,77	1,20	-14,3	+		–	+					+		+		+
Arcticoceras ishmae: Киселев, 2020б	13,9	1,89	1,04	-48,1	+		–	+				+	+	+	+		–
Cadoceras milaschevici: Киселев, 2022	24,5	2,31	1,36	-52,5	+		–	+				+	+	+			–
Pseudocadoceras cuneatum	12,5	1,65	1,18	-23,7	+		–	+				+	+		+		+
Choffatia isabellae: Bonnot et al., 2008		3,7	2		+		–	+			+						+
Subgrossouvria famula: Bonnot et al., 2014		2,21	1,43		+		–	+			+						–
Lytoceras taharoaense: Stevens, 1985		5,05				+	3	+					+				?
8 видов раннемеловых аммонитов: Reboulet, 2001		1,26-3,8	1,1-3,08	28,3		+	2	+				+		+		+	–
Thomasites gongilensis: Courville, Thierry, 1993			1,3			+	3	+				+				+	?
Hoploscaphites nicolletii: Landman et al., 2008	8,97	2,21	1,1	-39,1	+		–	+				+	+	+			–

разновозрастными популяциями (*Lobites nautilinus*, *Lytoceras taharoaense*), так и у географически неоднородных видов (раннемеловые аммониты Франции). В данном случае размерно-возрастные классы разделяются размерной лакуной и хорошо различаются. Если при этом выделяется две дискретные размерно-географические морфы, то мелкоразмерная относится с большей вероятностью к тахигеронтам, крупноразмерная – к брадигеронтам. Тем не менее в каждой такой группе может быть незначительная примесь нормогеронтных особей. При триморфном распределении три размерные морфы теоретически соответствуют одному из размерно-возрастных классов, тем не менее состав выборок этих морф может быть более сложный.

3. *Разнообразие размерной изменчивости по амплитуде*. Географически неоднородные виды отличаются в целом от стратиграфически неоднородных размахом абсолютной и относительной изменчивости (**рис. 24**). Так, по параметру F у 60 % рассмотренных географически неоднородных видов максимальные

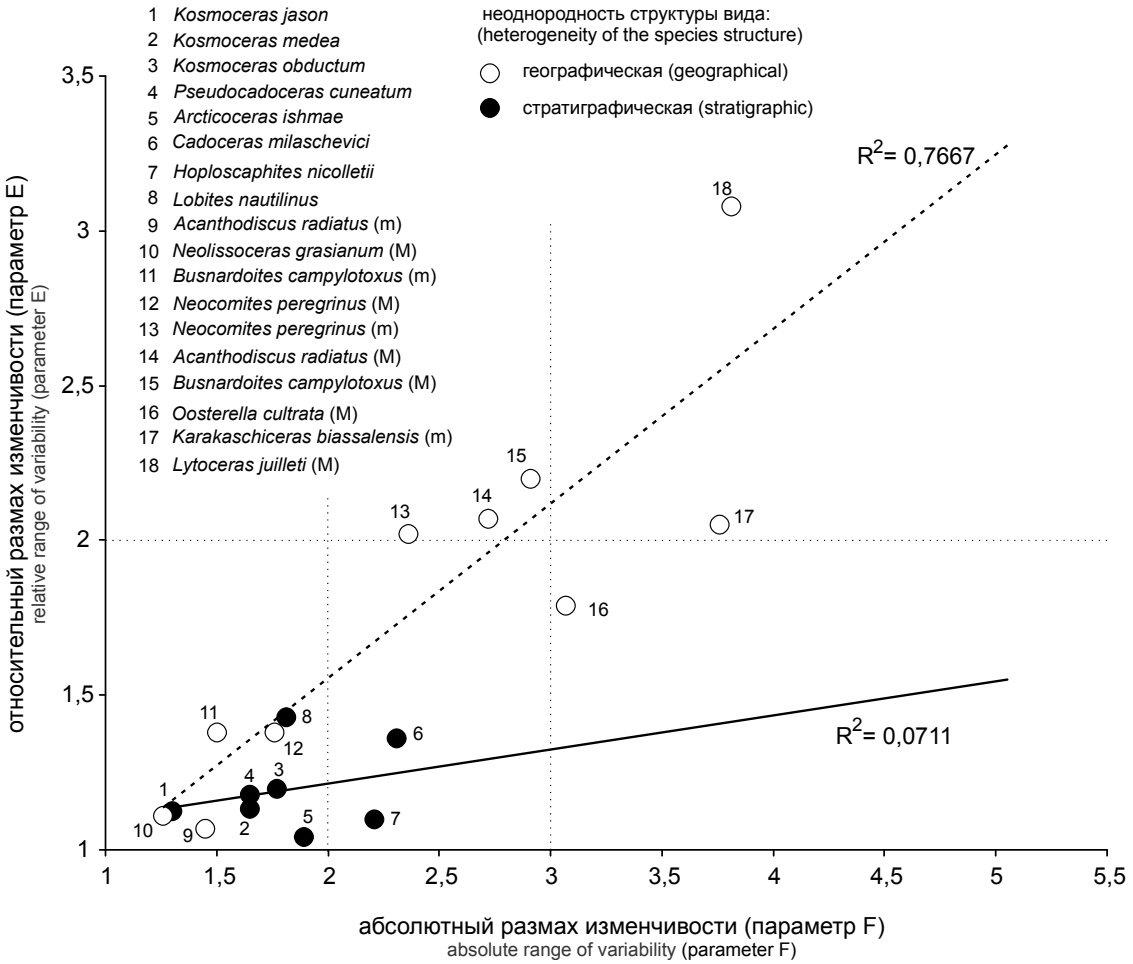


Рис. 24. Распределение видов аммоноидей с географически и стратиграфически неоднородной структурой по разным параметрам размаха изменчивости дефинитивных размеров. Абсолютный размах изменчивости (параметр F) – это отношение максимального и минимального значения для вида в целом, относительный размах изменчивости (параметр E) – отношение среднестатистических максимального и минимального значения для вида.

Fig. 24. Distribution of ammonoid species with geographically and stratigraphically heterogeneous structures according to different parameters of the range of variability of definitive sizes. The absolute range of variability (parameter F) is the ratio of the maximum and minimum values for the species as a whole; the relative range of variability (parameter E) is the ratio of the statistical average maximum and minimum values for the species.

размеры взрослых раковин превышают минимальные более чем в 2 раза и 10 % видов – более чем в 3 раза. У стратиграфически неоднородных видов эта разница никогда не превышает 3 раза и только 25 % видов переходит отметку 2. По параметру E среднестатистические максимальные размеры у стратиграфически неоднородных видов никогда не превышают вдвое минимальные, в то время как у географически неоднородных видов половина из них переходит отметку 2 и один – 3. Эти отличия связаны с тем, что у географических размерных морф разных популяций размерные диапазоны часто не перекрываются (параметр G положительный) и отделены лакуной. У стратиграфически неоднородных видов (состоящих из хроноподвидов или хроновариаций, по которым подвиды не выделяются), а также у не отличающихся географически различных популяций, такие размерные диапазоны перекрываются всегда, иногда значительно (параметр G отрицательный). Это означает что размах изменчивости – величина неслучайная и связана с теми или иными причинами дифференциации внутривидовой структуры вида.

Близкие амплитуды изменчивости встречаются и у современных головоногих с неоднородной географической или временной структурой. Так, у вида *Loligo duvaulceli,* образующего размерные морфы в разных частях Индо-Малайского региона, абсолютный размах изменчивости составляет 7,14 (параметр F), а относительный – 2,18 (параметр E) (по: Srichanngam, 2010, tab. 3). У *Alloteuthis subulata*, также географически неоднородного в размерном отношении вида, параметры F и E составляют 3,2 и 1,35 (по: Hastie et al., 2013, tab. 4.1). У хронологически неоднородного вида *Doryteuthis gahi*, формирующего размерные морфы в разные годы, абсолютный размах изменчивости вида в целом равен 3,86, а относительный – 3,01 (по: Jones et al., 2019, tab. 1).

Особняком располагаются примеры аномальной дискретной изменчивости, предположительно связанной с патологией (каменноугольные аммониты). В этом случае параметр G не только положительный, но и чрезмерно большой, в несколько раз превышающий его величину при географической дискретной изменчивости.

4. *Связь между размером и гетерохрониями*. Важнейшей задачей изучения размерной изменчивости у аммонитов в данной работе является выяснение морфогенетических механизмов формирования дефинитивного размера, а точнее той роли, которую играют в этом процессе гетерохронии и темпы роста. При пропорциональных изменениях морфологических признаков раковины роль гетерохроний сводится к минимуму (но не обязательно к нулю), и наоборот. Из рассмотренных примеров только в одном случае – у *Lobites nautilinus,* достоверно доказано, что различия в терминальном размере у разных особей определяется темпами роста, а не гетерохрониями. Также пропорциональный рост предполагается у *Cadoceras milaschevici*, *Hoploscaphites nicolletii* и ряда раннемеловых видов. По крайней мере, по изученным морфологическим признакам доказать непропорциональные отличия у взрослых раковин разного размера затруднительно, но не исключено, что при изучении морфологии раковин этих видов более тонкими методами разницу в их строении обнаружить можно.

У остальных рассмотренных видов (*Kosmoceras* spp., *Pseudocadoceras cuneatum*, *Oppelia gigas, Choffatia isabellae*) описаны закономерно выраженные непропорциональные отличия, в результате чего разноразмерные индивидуумы одного вида морфологически несходны, иногда заметно. Такие отличия могут быть связаны с индивидуальными гетерохрониями, которые нередко сочетаются с различными модусами изменчивости темпов роста. Мелкоразмерные индивидуумы с наименьшим терминальным диаметром часто содержат признаки общего недоразвития, которые можно трактовать как результат прогении или (и) изогенеза. Поэтому они, как правило, включают незначительную примесь ювенильных особенностей и могут рассматриваться как микрогеронты. По возрасту такие особи должны быть несколько моложе более крупных индивидуумов. Остальная часть мелкоразмерной выборки относится к обычным тахигеронтам.

Склонность к микрогеронтии или даже к прогении более заметна у видов аммонитов, у которых взрослая размерная норма относится к мелкому размерному классу, которых часто выделяют в группу микроморфов (Kennedy, Cooper, 1977; Kennedy, Cobban, 1990). Очевидно,

что у мелких взрослых аммонитов диапазон варьирования ограничен в силу небольшого размера, поэтому у карликовых разновидностей чаще появляются ювенильные признаки на конечной жилой камере. Тем не менее известны примеры, когда у тахигеронтных вариаций "микроморфов" не только не заметны ювенильные особенности, но и хорошо выражена тахиморфия взрослых признаков. Примером может служить альбский микроморфный вид *Falloticeras proteus*, в выборке которого наиболее мелкие взрослые особи глубоко тахиморфны (Kennedy, Cooper, 1977, pl. 104, fig. 12, 13, 15, 17) с развитой стадией гладкой раковины (в данном случае терминальная стадия морфогенеза). Наоборот, особи большого размера могут быть брадиморфны, поскольку имеют развитую ювенильную скульптуру на терминальном обороте (Kennedy, Cooper, 1977, pl. 104, fig. 18).

Самые крупные экземпляры, если у них обнаружены в некотором количестве признаки переразвития, свидетельствущие о гиперперагенезе, можно отнести к мегалэфебам. Подобные экземпляры не получается диагностировать, как таковые, если не удается доказать, что признаки переразвития действительно присутствуют на терминальной раковине, а не являются частью нормы. Например, самые крупные раковины у *Lytoceras taharoaense*, достигающие диаметра до 1,5 м (Stevens, 1985, fig. 14-16), содержит воротниковые структуры, столь характерные для многих литоцерасов, в то время как более мелкие взрослые раковины, диаметром 170 и 420 мм, таких особенностей не имеют. Если мелкие раковины действительно являются полностью взрослыми, как это считает Стивенс, тогда гигантские особи данного вида можно относить к мегалэфебам, а присущие им морфологические отличия – признаками переразвития. Однако, по имеющейся весьма незначительной и неоднородной выборке *L. taharoaense*, состоящей из экземпляров неполной сохранности, об этом судить сложно.

Среди рассмотренных примеров размерной изменчивости у аммонитов особое место занимают случаи, когда широкое морфологическое разнообразие наблюдается у взрослых раковин с разным терминальным диаметром, вследствие чего мелкие и крупные экземпляры в равной степени могут быть морфологически неотличимыми или, наоборот, различными. Например, у *Arcticoceras ishmae* описан весь спектр сочетаний признаков на конечной жилой камере, при этом какой бы то ни было устойчивой связи между такими сочетаниями и терминальным размером раковины не обнаружено. Это означает, что гетерохронии, возникающие вследствии изменчивости скорости морфогенеза, в данном случае происходят независимо от изменчивости дефинитивных размеров, что является одним из проявлений мозаичности развития. Близкий случай мозаичности продемонстрирован у вида каменноугольных гониатитид (Stephen et al., 2002), и, по всей видимости, такого рода примеры можно встретить в любой группе аммонитов.

Таким образом, разнообразие проявления размерной изменчивости позволяет выделить у аммонитов следующие размерно-возрастные морфы:

1. Условные размерно-возрастные морфы (тахи-, нормо- и брадигеронты), различающиеся только скоростью роста и пропорциональным изометрическим ростом.

2. Полноценные тахи-, нормо- и брадигеронты, отличающиеся временем завершения развития, аллометрическим ростом, скоростью морфогенеза, устойчивой связью между размером и гетерохрониями (тахи- и брадиморфией), и, как следствие, морфологическим разнообразием врослых индивидуумов.

3. Микрогеронты – особые разновидности тахигеронтов, характеризующиеся наименьшими размерами в сочетании с признаками прогении. У этой морфы возможна аббревиация последней стадии морфогенеза

4. Мегалэфебы – особые разновидности брадигеронтов, отличающиеся наибольшими дефинитивными размерами и признаками гиперперагенеза.

5. Морфы смешанного типа с мозаичным морфогенезом, сочетающие признаки пропорционального роста и независимое от него морфологическое разнообразие терминальной раковины.

2.2.3. Гиперперагенез

2.2.3. Hyperperagenesis

Явление индивидуального переразвития, или гиперперагенеза, иллюстрирует случай появления редких весьма своеобразных вариаций у видов семейства Liparoceratidae. В работе Ж. Л. Доммерге с соавторами (Dommergues et al., 1986) рассматривается пример внутривидовой изменчивости у вида *Aegoceras capricornus*. Авторы выделяет несколько морф A, B_1, B_2, B_3, различающихся сложностью орнаментации раковины и ее размерами на последнем обороте (**табл. 26**).

В другой работе (Dommergues, 1987, fig. 55) морфа A называется morphe "capricorne", морфа B_1 – morphe "Androgyne" (написание и символы как у автора). Скульптура морфы A состоит из одинаковых простых ребер на средних и поздних стадиях морфогенеза, а у морф B_1, B_2, B_3 – из неповторимого сочетания петлевидных первичных ребер, трипликатовых и бипликатовых вторичных ребер, и двух рядов бугорков (приумбиликальных и привентральных) на теминальном обороте (**рис. 25**).

Происхождение морф, согласно статье (Dommergues et al., 1986, p. 348, 349), обусловлено акселерацией и гиперморфозом – гетерохрониями, соответствующими категориям Канонической модели, которая, как показано выше, вообще не рассматривает внутривидовые гетерохронии как самостоятельную сущность. Поэтому их использование для описания изменчивости скорости развития представляется ошибочным. Данный пример предпочтительнее описывать в категориях реювенации и перагенеза, и на первый взгляд разные морфы проще трактовать как варианты изменчивости скорости развития (согласно Baets et al., 2015) и роста: морфу A следует относить к брадиморфам и тахигеронтам, морфу B_1 – к тахиморфам и брадигеронтам. Однако такой трактовке мешает ряд обстоятельств:

1. Резко выраженная асимметрия распределения: нормой вида *Aegoceras capricornus* является разновидность с крайне ювенилизированным (морфа A), а не с промежуточным морфотипом. Нормоморфы, занимающие промежуточное положение между брадиморфами и тахиморфами, в выборке отсутствуют. Это означает, что появление стадии сложной орнаментации у морф B_1, B_2, B_3 – не обычное проявление изменчивости скорости развития, а аномалия, не присущая терминальной стадии морфогенеза нормальных особей.

2. Аномальные вариации вида характеризуются пролонгацией морфогенеза, выражающейся появлением новой терминальной стадии, что не свойственно тахиморфии.

3. Пролонгация морфогенеза при образовании морф B_1, B_2, B_3 неразрывно связана с увеличением дефинитивных размеров. Эта связь является обязательной, что не характерно для изменчивости скорости морфогенеза.

4. Скульптура на стадии сложной орнаментации у морф B_1, B_2, B_3 вида *Aegoceras capricornus* не является новообразованием, характерным при акселерации благодаря надставке. Это своего рода "воспоминание" выпавшей из

Таблица 26. Критерии выделения морф внутривидовой изменчивости у вида *Aegoceras capricornus,* по (Dommergues et al., 1986).

Table 26. Criteria for identifying morphs of intraspecific variability in the species *Aegoceras capricornus*, according to (Dommergues et al., 1986).

Морфологические признаки	Орнаментация		
	Простая	Сложная	Простая (в начале) и сложная (в конце оборота)
Мелкие размеры	морфа A		морфа B_2
Крупные размеры		морфа B_3	морфа B_1

морфогенеза стадии, которая присутствовала у *Liparoceras* – вероятных предков филолинии *Beaniceras-Aegoceras*. Орнаментация *Liparoceras* и аномальных особей *A. capricornus* практически идентична, что не позволяет предполагать ее независимое появление у потомков *Liparoceras*. В этой связи вторичное появление у сложно орнаментированных аномальных особей *A. capricornus* признаков предков следует рассматривать как редкий случай проявления палингенезов в результате внутрипопуляционной изменчивости. Отчасти такое явление отвечает атавизму, но в отличие от классического атавизма, рассматриваемый палингенез у *Aegoceras* не проявляется с первых стадий морфогенеза, а формируется в его конце, то есть имеет обратный характер.

Такое необычное "перевернутое" положение палингенеза объясняется историей филолинии *Liparoceras-Beaniceras-Aegoceras*. Согласно хронологической последовательности, признаки морфы *capricornus* появились впервые у *Beaniceras centaurus* (прямого потомка *Liparoceras*) как новообразование в середине

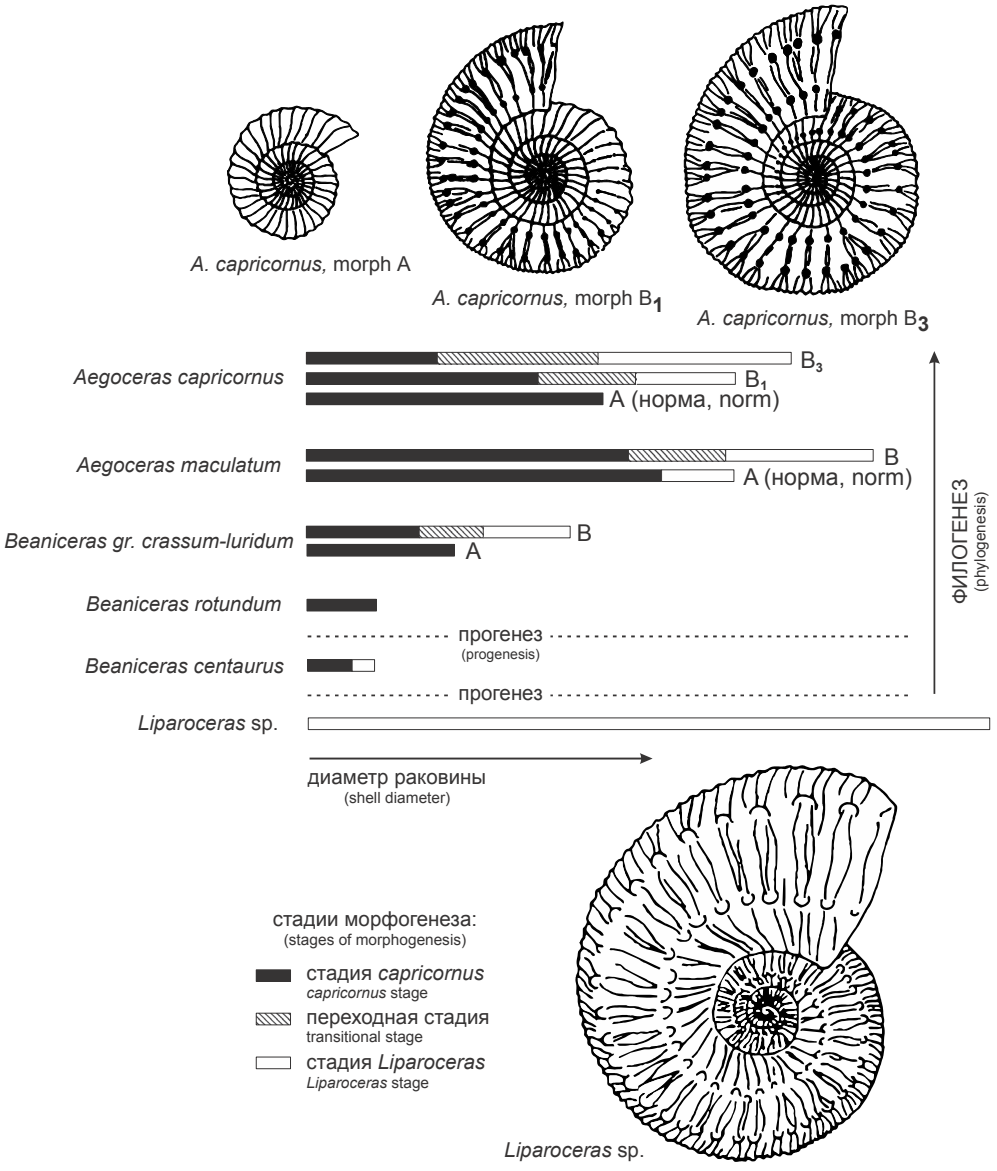


Рис. 25. Проявление гиперперагенеза у видов семейства Liparoceratidae. Составлено на основе работ (Dommergues et al., 1986, fig. 6; Dommergues, 1987, fig. 55). Объяснения см. в тексте.

Fig. 25. Demonstration of hyperagenesis in species of the family Liparoceratidae. Compiled from (Dommergues et al., 1986, fig. 6; Dommergues, 1987, fig. 55). See the text for explanation.

морфогенеза и, что очень важно, – *перед* стадией "Androgyne", свойственной взрослым *Liparoceras*. Такая девиация (по терминологии А. Н. Северцова) возникла в сочетании с остановкой развития в начале стадии "Androgyne", в результате чего дефинитивные размеры у *B. centaurus* сократились в несколько раз. Такой путь филогенетического преобразования онтогенеза соответствует прогенезу. Происхождение следующего вида данной филолинии *B. rotundum* также связано с прогенезом, что приводит к еще одной остановке развития и к полной аббревиации стадии Androgyne. При этом среди вариаций скорости развития *B. rotundum* не наблюдается морф с атавистическим морфотипом. Такие морфы появляются у следующего вида *B.* gr. *crassum-luridum* и в дальнейшем они сохраняются у его потомков – *Aegoceras maculatum* и *A. capricornus* как редкие аномалии развития. В этой связи становится понятным, почему палингенез липароцерасовой стадии у этих видов имеет перевернутый характер – это отражает историю появления девиации. Соответственно, возникновение у аномальных морф липароцерасовой стадии после каприкорновой можно объяснить как результат индивидуально-специфичного переразвития или гиперпераморфоза. Точный механизм этого процесса до конца неясен, поскольку описанное явление само по себе крайне необычно и не имеет явных аналогов среди других аммонитов. Обычно утеря в процессе эволюции комплекса признаков с уникальной структурой необратима, но, по всей видимости, в отдельных случаях возврат к прежнему состоянию в том или ином виде возможен.

К примерам гиперперагенеза также можно отнести отдельные особи аммонитов, представляющие вариации гигантизма с признаками переразвития. Их терминальный размер превышают норму вида более чем в два раза, а раковина отличается разного рода "украшениями" сильно модифицированной скульптуры. Также вышеперечисленные особенности вариаций соответствуют признакам мегаконхов – морфологическому типу раковин аммонитов, выделенному А. Н. Ивановым (Иванов, 1971, 1975): «крупные аммониты с диаметром, обычно превышающим 200 мм, с постоянным и продолжительным, но не так четко ограниченным ростом, как у макроконхов». (Иванов, 1975, с. 44). Несмотря на то, что часть примеров мегаконхов, которые привел Иванов, относится не к вариациям, а к норме вида, например, у *Epivirgatites nikitini* (=*Titanites manipulocostatus* в нашем понимании: Киселев, 2017), к мегаконхам можно относить и гиперперагенные внутривидовые вариации.

К таким случаям, по всей видимости, следует причислить выше отмеченные вариации *Lytoceras taharoaense*, достигающие диаметра до 1,5 м (Stevens, 1985, fig. 14-16), образующие при этом размере так называемые воротниковые структуры. Предположительно, подобные формы можно выделять во многих группах аммоноидей, например, у разных видов подсемейства Collignonceratinae из турона Северной Америки (Kobban et al., 2001). Большинство представителей этого подсемейства характеризуются сложно орнаментированной раковиной, при этом наиболее развитая скульптура, состоящая из бугров, вздутий и шипов, образуется на терминальном обороте. У некоторых видов в выборке особей появляются гигантские вариации, у которых такая скульптура получает наибольшее развитие, в частности у *Collignoniceras woollgari regulare* (Kobban et al., 2001, fig. 20b-d; fig. 25, 31, 32), *Prionocyclus novimexicanus* (Kobban et al., 2001, fig. 94, 95). Такого рода крупноразмерные вариации у некоторых особей могли сформироваться при отсрочке размножения и более длительном онтогенезе, что характерно для гиперперагенеза.

Тем не менее не все гигантские особи следует трактовать как результат гиперперагенеза. В особенности это относится к мегаконхам, не обладающим признаками переразвития. Так, А. Н. Ивановым (Иванов, 1975, с. 49) описана размерная изменчивость у вида *Laugeites lambecki* (=*L. stschurowskii*), в выборке которого встречаются зрелые особи, как макроконхи (с диаметром раковины меньше 200 мм), так и мегаконхи (взрослый размер до 400 мм). До сих пор не выяснено, какая из этих морф соответствует норме вида, но в любом случае морфогенетическое происхождение мегаконхов-вариаций этого вида нельзя увязывать с гиперперагенезом, поскольку они принципиально не отличаются от макроконхов и не содержат признаки переразвития или пролонгации терминальной стадии морфогенеза. Более корректно их интерпретировать как пример брадигеронтии.

2.2.4. Прогения

2.2.4. Progeny

Сокращение времени развития, приводящее к общей остановке онтогенеза у отдельных особей в пределах популяции или вида в целом, по всей видимости, не должно было быть редким явлением у аммонитов. Тем не менее распознавание прогении у аммоноидей затруднено, поскольку требует доказательств одновременно по нескольким признакам. Прогеническая особь должна характеризоваться следующими особенностями:

1. Сочетанием нескольких (как минимум, двух) регистрирующих признаков индивидуального возраста, которое указывает на раннюю остановку развития. К таким признакам следует отнести, в первую очередь, количество перегородок фрагмокона или порядковый номер терминальной септы. У прогенических особей перегородок и, соответственно, газовых камер фрагмокона, должно быть меньше, чем у нормальных особей. Другим таким признаком может быть терминальный диаметр раковины или номер оборота.

2. Карликовость взрослой прогеническая особи.

3. Признаки конечной жилой камеры, указывающие на завершение развития (разворот спирали, терминальные устье и пережим, сближение последних перегородок и др.).

4. Присутствие на конечной жилой камере признаков ювенильной или любой стадии морфогенеза, предшествующей дефинитивной стадии у нормальных особей.

Среди аммоноидей известны случаи прогении, где перечисленные особенности присутствуют в полной мере или частично. Примеры такого рода можно наблюдать у вида *Hildoceras sublevisoni* из нижней юры (средний тоар) Европы и Африки. Согласно данным Я. Миньо (Mignot, 1992; Mignot et al., 1993), у этого вида выделяются две географические популяции: северная, во Франции, и южная, распространенная в Италии и Северной Африке. В северной популяции доминируют нормальные взрослые особи, в южной – карликовые, размером более чем в два раза меньше, чем нормальные. Соответственно, в каждой популяции сформировались две различные размерные морфы. У обеих морф наблюдаются модификации зрелости, указывающие на завершение развития (терминальное сближение перегородок, разворот спирали и др.). Одновременно с этим у нормальной морфы общее количество перегородок во фрагмоконе превышает таковое карликовой морфы в 1,5-2 раза. Наряду с заметной разницей в размерах последний факт свидетельствует о сокращении времени развития карликовой морфы по сравнению с нормальной. По всей видимости, обе морфы представляют собой дискретные адаптивные нормы, сформировавшиеся в разных частях тоарского субсредиземноморского бассейна. Карликовая морфа, вероятно, была скороспелой и достаточно устойчивой. Ее появление, по мнению французских специалистов, связано с прогенезом и неотенией (Mignot et al., 1993, p. 311). Но поскольку карликовая морфа *H. sublevisoni* является внутривидовой модификацией, а не самостоятельным видом, то в соответствии с применяемым здесь подходом, ее правильнее относить к примеру прогении. Очень похожие карликовые географические вариации, отличающиеся сокращенным жизненным циклом, неоднократно описаны у современных головоногих (Зуев, 1971; Srichanngam, 2010; Laptikhovsky, 2013; Perez, Zaleski, 2013 и др.) и тоже могут трактоваться как примеры прогении. Поскольку они отличаются устойчивостью, их нельзя принимать за случайные аномалии развития, а следует рассматривать как дискретные адаптивные нормы или даже жизненные формы.

Аномальные карликовые формы у аммонитов, не относящиеся к адаптивной норме, также могут содержать признаки прогении. Один из таких примеров рассмотрен выше (гл. 2.3.4) при описании размерной изменчивости внутри популяции келловейского вида *Pseudocadoceras cuneatum*. Самые мелкие экземпляры этого вида, отнесенные к микрогеронтам (**рис. 21**, фиг. 4), отличаются развитием на взрослой раковине признаков ювенильной стадии (отсутствие ребристости, особая форма оборотов), характерных для этого вида. В сочетании с карликовостью перечисленные особенности можно объяснить прогенией, хотя окончательное подтверждение такого вывода можно

было бы получить после сравнения количества перегородок на фрагмоконе.

Аналогичные вариации обнаружены у вида *Creniceras renggeri* (семейство Oppeliidae), у которого наименьшие по размеру полностью взрослые особи (Neige, 1997, fig. 2A), несомненно прогенические, существенно отличаются от более крупных особей (Neige, 1997, fig. 2B-D) отсутствием некоторых признаков – "модификаций зрелости", в первую очередь, терминальной апертуры в форме ушек и специфической скульптуры в виде бугорков на вентральной стороне (**рис. 26**). Возможно, по аналогии к подобному типу изменчивости следует отнести и пример с видом *Scaphitodites scaphitoides* из того же семейства оппелиид (Neige et al., 1997b, fig. 1), однако простая морфология раковины этого вида, обусловленная отсутствием скульптуры, не позволяет распознать ювенильные особенности зрелых миниатюрных особей. Поэтому последние можно рассматривать и как тахигеронты.

Прогеническое происхождение могут иметь некоторые мелкоразмерные вариации у аммонитов, которые Б. А. Матыя (Matya, 1986) выделил в категорию миниконхов. Вероятным примером такого рода являются миниконхи *Bukowskites distortum* (Matya, 1986, pl. 2, fig. 1-3), у которых на взрослой раковине заметны признаки ювенильной морфологии по сравнению с макроконхами. Не исключено, что и остальные примеры миниконхов, описанные Матыя в разных семействах оксфордских аммонитов, также отвечают признакам прогении. К ним можно отнести и случаи, когда разноразмерные аммониты (миниконхи и микроконхи, а иногда и макроконхи) одного рода или подсемейства отнесены к разным таксонам (видам или даже родам), но более обоснованно их было бы интерпретировать как разноразмерные вариации одного вида. Такого рода пары миниконх-микроконх рассматриваются Матыя у среднеоксфордских Cardioceratinae: миниконхи выделены в род (подрод) *Miticardioceras,* а микроконхи – в род (подрод) *Cawtoniceras* (Matya, 1986, fig. 4). Миниконхи этой группы имеют явно ювенильный морфотип по сравнению с микроконхами, что указывает на связь происхождения миниконхов с прогенезом или с прогенией. В последнем случае обе морфы должны рассматриваться как внутривидовые вариации, а не самостоятельные таксоны.

Более детальное изучение размерного полиморфизма в подсемействе Peltoceratinae показало, что миниконхи, выделяемые в популяции вида *Parawedekindia arduennensis*, действительно отличаются от более крупных микроконхов того же вида другим регистрирующим признаком возраста – количеством оборотов раковины (Matya, 1994). Миниконхи представлены раковиной из 4,65-5,65 оборотов, а микроконхи – из 5,95-7,4 оборотов. Таким образом, миниконхи этого вида, вероятно, сформировались с участием прогении, что выразилось не

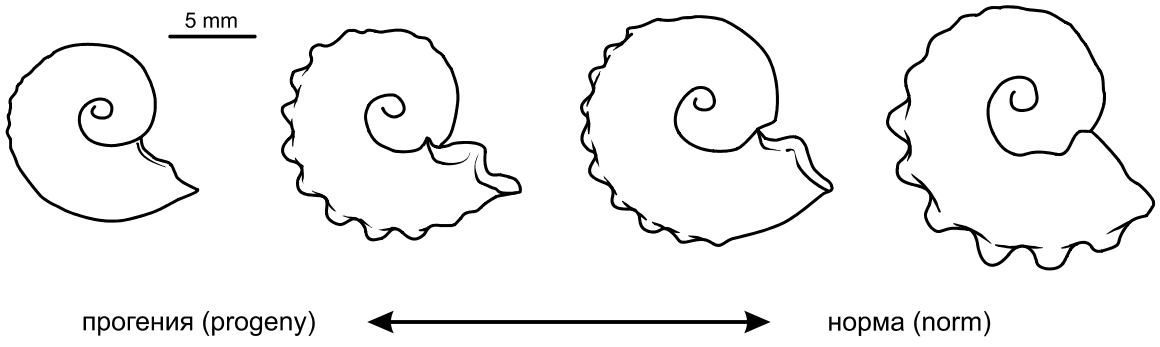


Рис. 26. Ряд изменчивости вида *Creniceras renggeri* от нормальных к прогеническим экземплярам. Рисунок сделан по фотографиям оригиналов из (Neige, 1997, fig. 2). Все экземпляры представлены конечной жилой камерой, а три экземпляра слева – терминальной апертурой.

Fig. 26. Sequence of variability of the species *Creniceras renggeri* from normal to progenic specimens. The drawing was made from photographs of the originals from (Neige, 1997, fig. 2). All specimens are represented by the last body chamber, and three specimens on the left are represented by the terminal aperture.

только в размерных отличиях, но и в усилении ювенильных особенностей терминальной раковины.

Иногда примеры прогении могут быть установлены в случаях, которые ранее описывались как результат прогенеза. Такой подход позволяет провести таксономическую ревизию и свести в синонимику часть мелкоразмерных таксонов, которые в новой трактовке следует рассматривать не как самостоятельные виды или роды, а прогенические варианты внутривидовой изменчивости. Также это дает возможность упростить и решить запутанные и трудноразрешимые модели филогенеза для некоторых аммонитовых групп. Например, в подобном ключе может быть объяснена описанная Н. Ландманном (Landman, 1989) загадка "итеративного прогенеза" в эволюции двух позднемеловых эндемичных северо-американских родов скафитид *Clioscaphites* и *Pteroscaphites*. Первый род (или подрод) представлен крупноразмерными скафитидами, у которых встречаются как макроконхи, так и микроконхи. У другого рода *Pteroscaphites* также найдены макроконхи и микроконхи, но они существенно меньше (в 2-10 раз) по размеру, чем таковые у *Clioscaphites*. В историческом развитии (со среднего турона до среднего сантона) обоих родов выделяется до 8 ступеней эволюции, на которых образуются новые виды как у *Clioscaphites,* так и у *Pteroscaphites*. При этом сходство между разновозрастными видами *Pteroscaphites* оказалось меньшим, чем сходство взрослых *Pteroscaphites* и изохронных им видов *Clioscaphites* на ювенильной стадии развития. На этом основании Ландман делает вывод, что род *Pteroscaphites* имеет полифилетическое происхождение, а каждый вид этого рода образовывался независимо от изохронного ему вида *Clioscaphites* путем прогенеза. Эта версия в большей степени подтверждается кластерным и кладистическим анализом, чем альтернативная модель независимого и параллельного монофилетического развития обоих родов. Однако, сам Ландман утверждает, что выбор между двумя гипотезами филогенеза не бесспорный и весьма сложный, поскольку каждая из них подкрепляется основательным набором доказательств. Поэтому окончательного решения этой проблемы не существует, если рассматривать мелкоразмерных и крупноразмерных скафитид как самостоятельные таксоны. Наоборот, если мелкоразмерных скафитид принять как *прогенические вариации* видов *Clioscaphites,* то есть результат не прогенеза, а прогении, то упраздняется необходимость в создании противоречивых и неразрешимых моделей филогенеза. В таком случае род *Pteroscaphites* следует включить в синонимику рода *Clioscaphites*, а прогенические вариации рассматривать как "птероскафитовые морфы", которые существовали на всех этапах эволюции данных скафитид как часть общего диапазона изменчивости. Сам Ландман допускал такую возможность (Landman, 1989, p. 116), но полагал, что она не менее сложна для разрешения.

2.2.5. Тахигенез и брадигенез

2.2.5. Tachygenesis and bradygenesis

Изменение скорости морфогенеза в сторону ускорения (тахигенез) или замедления (брадигенез), происходящее в филетической последовательности таксонов (начиная с подвида вплоть до мегатаксонов), хорошо известно у аммоноидей. К разновидностям тахигенеза, описанным у аммонитов, относится акселерация и неравная акселерация, а брадигенеза – ретардация, неравная ретардация и, возможно, дезэмбрионизация. Все эти гетерохронии являются результатом эволюции, при этом ее наиболее радикальные последствия приводят к изменению последней стадии морфогенеза с эффектом пролонгации (при акселерации) или аббревиации (при ретардации). Менее выраженные изменения формируются при относительной акселерации и ретардации, поскольку при участии этих гетерохроний терминальная стадия развития не изменяется, а новые особенности по отдельным признакам возникают чаще на средних стадиях морфогенеза.

Как было показано выше (гл. 2.1.2.), под самостоятельной стадией морфогенеза у аммонитов в данной работе понимается фрагмент оборота или нескольких оборотов раковины, на которых присутствует неповторимое, относительно предшествующих и последующих оборотов, сочетание таксономически значимых признаков, в первую очередь относящихся к основному звену эволюции. Поэтому в случае пролонгации или аббревиации изменению подвергается не весь комплекс признаков терминальной стадии, а только некоторые, нередко единственный признак.

Акселерация является первой описанной разновидностью гетерохроний, причем она была выделена за восемь лет до появления самого названия "гетерохрония". Ее автор А. Хайатт (Hyatt, 1866) на многочисленных примерах из наружнораковинных головоногих, включая аммоноидей, раскрыл механизм смещения в проксимальном направлении морфогенетических стадий, на основе которых установлено соответствие между историческим и индивидуальным развитием у организмов. Еще до выхода приоритетной работы Хайатта для аммоноидей это соответствие было кратко сформулировано в 1861 г. Ричардом Оуэном, цитату которого Хайатт приводит в начале статьи: «первоначально перегородочные линии аммонита слабо извилистые и постепенно становятся более сложными, так что образцы (*разных стадий* – прим. пер.) одного и того же вида могут быть отнесены к трем родам – Goniatites, Ceratites и Ammonites, соответственно их возрасту»[14] (Hyatt, 1866, p. 194). Позднее Э. Геккелем такое соответствие между онтогенезом и филогенезом было названо рекапитуляцией (Haeckel, 1866), а морфологические признаки, составляющие рекапитуляцию – палингенезами (Haeckel, 1877b).

Согласно Хайатту, ускорение развития (акселерация) у наружнораковинных головоногих происходит с помощью последовательной концентрации морфогенетических стадий развития раковины в сторону первой камеры, то есть к началу онтогенеза. У аммонитов предметом акселерации являются стадии морфогенеза по разным признакам раковины, в первую очередь формы перегородки (лопастной линии), а также положению сифона, формы спирали и оборотов, параметрам скульптуры. Развитие этих признаков на ранних стадиях онтогенеза у аммонитов юры и мела проходило так же, как и у их предков, палеозойских аммонитов, на взрослых стадиях: «Как у гониатитов, так и у аммонитов центральное положение сифона, столь заметное у наутилоидов и климений, не проявляется и опускается в процессе роста, а развитие перегородок *ускоряется*

[14] “Robert Owen. Paleontology, p. 103, 2d ed., 1861. The same authority (p. 99) also states, that "the sutures of an Ammonite are at first very slightly lobed, and become progressively more complex; so that specimens of the same species have been referred to three genera – Goniatites, Ceratites, and Ammonites, according to their age"” (Hyatt, 1866, p. 194). Примечание: по всей видимости, А. Хайет допустил здесь опечатку и имел в виду не Роберта Оуэна, английского философа-социалиста, а палеонтолога Ричарда Оуэна, в чьей монографии действительно присутствует такая фраза (Owen, 1861, p. 99).

пропорционально положению раковины. Так, у климений оно, как правило, *медленнее*, чем у гониатитов, а у последних *медленнее*, чем у аммонитов; хотя в каждом подразделении имеются также различия в *скорости развития*, пропорциональной зоологическому рангу вида»[15] (Hyatt, 1866, p. 203). В результате ускорения развития сформировались палингенезы, отражающие историю аммоноидей в целом. Некоторые из них получили особые названия. Например, раковина аммонитов на ранней стадии морфогенеза, соответствующей взрослым палеозойским гониатитинам, была названа Хайаттом гониатитинулой, которая, по его мнению, принадлежала личинке (Hyatt, 1889, p. 17). Аналогичные параллели между историческим и индивидуальным развитием продемонстрированы тем же автором и у отдельных аммонитовых групп, в первую очередь у нижнеюрских аммонитов семейста Arietidae (=Arietitidae в современном написании). У аммонитов других семейств в тот же период палингенезы целенаправленно изучались Л. Вюртембергером (Würtenberger, 1880) или просто фиксировались (Neumayr, 1871).

В итоге, в конце XIX века сформировалось самостоятельное направление изучения аммоноидей, основанное на регистрации палингенезов, которые, в свою очередь, объяснялись как результат акселерации. Это направление можно назвать "школой Хайатта" весьма условно, поскольку, как показал Д. Т. Донован (Donovan, 1973), метод реконструкции филогенеза и построение филогенетической систематики аммонитов на основе изучения палингенезов возник самобытно и относительно независимо два раза[16], сначала у А. Хайатта, а впоследствии у С. С. Бакмена (Buckman, 1889, 1909-1930). Возможно, в эту же группу следует отнести и Леопольда Вюртембергера, который, не ссылаясь на работы Хайатта, закон акселерации сформулировал еще в 1873 году[17] как "закон приспособления в старости" (Gesetz ist dann dasjenige der Anpassung) и "закон более ранней наследственности" (Gesetz der frühzeitigeren Yererbung) (Würtenberger 1890, S. 99).

К наиболее заметным исследователям аммонитов в этом направлении принято относить А. Е. Трумэна (Trueman, 1919, 1922), Дж. М. Кларка (Clarke, 1899a,b), а также Дж. П. Смита, который в ранних работах (Smith, 1897) еще придерживался рекапитуляционистского подхода, но впоследствии существенно расширил его методом анализа ретардаций (Smith, 1898; 1900a,b; 1914).

К сожалению, в работах английских и американских специалистов филогенетические реконструкции у аммонитов часто строилась по теоретическим представлениям, нередко без учета стратиграфических данных (Smith, 1914; Arkell, 1933; Swinnerton, 1938; Arkell et al., 1957; Donovan, 1973), что привело к дискредитации палингенетического метода и, как следствие, – разочарованию в биогенетическом законе. Многие таксономические построения в этих работах в настоящий момент больше соответствуют фантазии, нежели реальности, поэтому изучать по ним примеры акселераций и других разновидностей тахигенеза не имеет большого смысла. Во всяком случае, этому должна быть посвящена специальная и достаточно объемная работа, в которой основное содержание составит рутинный разбор синонимии.

---

[15] “In both the Goniatites and the Ammonites the central position of the siphon, so conspicuous among the Nautiloids and Clymeniae, is passed over, and left out in the course of growth, and the development of the septa accelerated in proportion to the position of the shell. Thus among the Clymeniae, as a rule, it is slower than among Goniatites, and slower in the latter than in the Ammonites; although in each division there are, also, differences in the rapidity with which the development proceeds, proportioned to the zoological rank of the species” (Hyatt, 1866, p. 203).

[16] Если не ограничиваться изучением только аммонитов, то концепция рекапитуляций, согласно Д. Т. Донована (Donovan, 1973), возникла *независимо* трижды: первый разу у Луи Агассица (1844) и под его влиянием у Алфеаса Хайета (1866), второй разу почти одновременно у Фритца Мюллера (1864) и Эрнста Геккеля (1866), и в третий раз у Сиднея Бакмена (1889).

[17] “Zwei wichtige Gesetze, ein Anpassungs- und ein Yererbungsgesetz, treten somit bei der Entwickelung der Ammoniten besonders scharf hervor, und ich habe bereits früher vorgeschlagen (Ausland, 1873, S. 26), das eine derselben als "*das Gesetz der Anpassung im reiferen Lebensalter*", das andere als "*das Gesetz der frühzeitigeren Yererbung*" zu bezeichnen” (Würtenberger 1890, S. 99).

Таблица 27. Таксоны аммоноидей, происхождение которых связано, по мнению Дж. П. Смита (Smith, 1897; 1898; 1900b; 1914), с различными гетерохрониями – акселерацией, неравной акселерацией и ретардацией. Перечень гетерохроний и их соответствие таксонам приведено согласно тексту публикаций (без интерпретации). К ретардации отнесены и случаи, для которых указывается остановка развития (arrest of development). Написание таксонов как у автора.

Table 27. Taxa of ammonoids whose origins are associated with various heterochrony – acceleration, unequal acceleration and retardation (based on: Smith, 1897; 1898; 1900b; 1914). The list of heterochrony and their correspondence to taxa is given according to the text of Smith's publications (without interpretation). Retardation also includes cases for which arrest of development is indicated. The taxa are spelled as in the author's text.

→

Тем не менее изучение рекапитуляций сыграло и положительную роль в создании филогенетической систематики палеозойских и отчасти триасовых аммоноидей, у которых палингенезы по лопастным линиям определяются более отчетливо и действительно рекапитулируют филогенез. У юрских и меловых аммонитов, как еще отмечал в своей последней работе Дж. П. Смит (Smith, 1932), рекапитуляции менее выражены, поскольку искажены многочисленными проявлениями неравной акселерации, ретардации и новообразованиями типа девиаций (ценогенезы по Смиту)[18] и даже архаллаксисов (примеры которых у меловых аммонитов убедительно показаны в: Михайлова, 1983). И поскольку многие построения рекапитуляционистов (Вюртембергер, Бакмен, Трумэн) были получены на мезозойских аммонитах, у которых древние палингенезы слабо различимы, это привело к снижению репутации биогенетического подхода в реконструкции филогении.

Ретардация. Несмотря на то, что "закон акселерации и ретардации" был сформулирован Э. Д. Копом (Cope, 1868; 1887) через два года после появления "закона акселерации" Хайатта, примеры ретардаций у аммонитов практически не изучались вплоть до конца XIX в. В частности, сам Хайатт к находкам, указывающим на задержку развития, относился весьма недоверчиво, как к досадным аномалиям, в лучшем случае как к исключениям: «Мнения Вюртенбергера и Неймайра о том, что *некоторые виды унаследовали признаки на более поздних стадиях, чем те, на которых они появились у какого-либо предкового вида или пары*, в настоящее время, по-видимому, опираются на ненадежную основу очевидной необходимости этого предположения для объяснения акселерации как в силу закона естественного отбора. Мы не отрицаем существования таких примеров; мы только хотим услышать об их существовании и иметь возможность изучить доказательства»[19] (Hyatt, 1889, p. 42).

Сообщения о ретардациях и разного рода задержках развития у аммонитов стали неуклонно увеличиваться, в основном, в первые годы XX века, в том числе и у представителей "школы Хайатта". Так, в первых работах крупнейшего американского специалиста по аммонитам Дж. П. Смита (Smith, 1897) приведены примеры одних лишь акселераций, тем не менее уделяется также внимание необычным случаям, которые трудно объяснить только "законом акселераций". К последним относятся аммониты из верхнего триаса Альп и Калифорнии (*Styrites, Tropiceltites, Miltites* и др.) с архаичным морфотипом, больше соответствующему нижнему триасу. Они трактуются Смитом как таксоны-пережитки (survivals), то есть по сути как реликты. Также Смит упоминает необычные находки аммонитов в верхнем триасе

[18] "In later Mesozoic (Jurassic and Cretaceous) genera recapitulation of phylogeny in ontogeny is not so distinct, because all the disturbing factors unequal acceleration or telescoping of characters, retardation, and developing of cenogenetic characters have combined to obscure the record". (Smith, 1932, p. 21).

[19] "The opinions of Wurtenberger and Neumayr that some species inherited characteristics at later stages than those in which they occurred in any ancestral species or pair, seem at present to rest upon the insecure basis of the apparent need of this assumption in order to account for acceleration as being due to the law of natural selection. We do not deny the existence of such examples; we are only anxious to hear of their existence, and to be able to examine the evidence". (Hyatt, 1889, p. 42).

Таксоны аммоноидей		Геологический возраст	Гетерохронии			
Виды и роды	Макротаксоны (по Arkell et al., 1957)		акселерация	неравная акселерация	проблематичные случаи	ретардация / arrest of development
Agoniatites	Anarcestina, Anarcestidae	D1-2	1914			
Anarcestes	Anarcestina, Anarcestidae	D1-2	1914			
Glyphioceras	Goniatitina, Goniatitidae	C1	1897, 1898			
Goniatites	Goniatitina, Goniatitidae	C1	1914			
Prionoceras	Goniatitina, Cheiloceratidae	C1	1897, 1898			
Gastrioceras	Goniatitina, Neoicoceratidae	C2	1914			
Paraprolecanites	Prolecanitina, Prolecanitidae	C1	1897, 1898			
Pronorites	Prolecanitina, Pronoritidae	C1-2	1897, 1898			
Paralegoceras	Prolecanitina, Metalegoceratidae	C2	1897			
Promedlicottia	Prolecanitina, Medlicottiidae	C2-P2	1897, 1898			
Medlicottia	Prolecanitina, Medlicottiidae	P	1897, 1898			
Sicanites	Prolecanitina, Medlicottiidae	P2	1897, 1898			
Cordillerites	Prolecanitina, Sageceratidae	T1	1914			
Beyrichites	Ceratitina, Beyrichitidae	T1-2				1914
Sibirites	Ceratitina, Sibiritidae	T1	1914			
Acrochordiceras	Ceratitina, Acrochordiceratidae	T1	1914			1914
Tirolites	Ceratitina, Tirolitidae	T1	1897			
Tirolites foliaceus	Ceratitina, Tirolitidae	T1	1897		1897	
Paranannites	Ceratitina, Paranannitidae	T1	1914			
Columbites	Ceratitina, Paranannitidae	T1	1914			
Ussuria	Ceratitina, Ussuriidae	T1	1914			
Monophyllites	Ceratitina, Ussuriidae	T1-2	1898			
Arpadites	Ceratitina, Arpaditidae	T2-3	1897		1897	1914
Trachyceras	Ceratitina, Aplococeratidae	T2-3	1897		1897	1914
Trachyceras duplex	Ceratitina, Aplococeratidae	T3				1914
Lecanites	Ceratitina, Lecanitidae	T2-3				1914
Lecanites Vogdesi	Ceratitina, Lecanitidae	T2				1914
Nannites	Ceratitina, Nannitidae	T2-3				1914
Nannites Dieneri	Ceratitina, Danubitoidea	T2				1914
Megaphyllites	Ceratitina, Megaphyllitidae	T2-3	1898			
Styrites	Ceratitina, Tropitidae	T3	1897		1897	
Homerites	Ceratitina, Haloritidae	T3				1914
Leconteia	Ceratitina, Haloritidae	T3				1914
Paraganides	Ceratitina, Haloritidae	T3				1914
Tropites	Ceratitina, Tropitidae	T3	1914			
Tropiceltites	Ceratitina, Tropiceltitidae	T3	1897		1897	
Miltites	Ceratitina, Haloritidae	T3	1897		1897	
Clionites	Ceratitina, Clionitidae	T3				1914
Clionites (Traskites) rohxistus	Ceratitina, Clionitidae	T3				1914
Clionites (Californites) Merriami	Ceratitina, Clionitidae	T3				1914
Metasibirites	Ceratitina, Metasibiritidae	T3				1914
Metasibirites Frechi	Ceratitina, Metasibiritidae	T3				1914
Lytoceras	Lytoceratina, Lytoceratidae	J-K	1914			
Lytoceras alamedense	Lytoceratina, Lytoceratidae	K2	1898			
Amaltheus	Ammonitina, Amaltheidae	J1	1897			
Schloenbachia	Ammonitina, Schloenbachiidae	K2	1914			
Schloenbachia aff. *chicoensis*	Ammonitina, Schloenbachiidae	K2	1897			
Schloenbachia spp.	Ammonitina, Schloenbachiidae	K2		1900		
Placenticeras	Ammonitina, Pacenticeratidae	K2	1914			1900
Placenticeras spp.	Ammonitina, Pacenticeratidae	K2		1900		
Placenticeras pacificum	Ammonitina, Pacenticeratidae	K2		1900		1900
Sphenodiscus	Ammonitina, Sphenodiscidae	K2				1900, 1914
Neolobites	Ammonitina, Engonoceratidae	K2				1914, 1900
Pulchellia	Ammonitina, Pulchelliidae	K1				1900
Tissotia	Ammonitina, Tissotiidae	K2				1900
Heterotissotia	Ammonitina, Tissotiidae	K2				1914
Paratissotia	Ammonitina, Tissotiidae	K2				1914
Smith, 1897			17		6	
Smith, 1898			10			
Smith, 1900b				3		5
Smith, 1914			14			20

Калифорнии, которые на первый взгляд можно определить как *Ceratites,* характерных не для верхнего, а нижнего триаса. Автор полагает, что эти аммониты все же относятся к ювенильным особям *Arpadites* и *Trachyceras,* находящимся еще на цератитовой стадии морфогенеза. В поздней работе Смит (Smith, 1914) кардинально меняет интерпретацию этих форм и архаичный морфотип аномальных аммонитов объясняет уже ретардацией (**табл. 27**).

Развитие взглядов Смита на роль акселераций в эволюции онтогенеза аммонитов можно продемонстрировать через примеры ретардаций, которые увеличиваются в каждой последующей его публикации. Так, в первых упомянутых выше работах (Smith, 1897; 1898) указаны только примеры акселераций, а также сомнительные случаи, составляющие 35 % от общего количества примеров. В следующих работах (Smith, 1900b; 1914) примеры ретардаций уже составляют 62 % и 58 % от общего числа примеров, при этом часть случаев, которые раннее рассматривались как сомнительные, теперь были отнесены к ретардациям.

В своей последней работе, посвященной нижнетриасовым аммонитам (Smith, 1932) Смит составил наиболее подробный перечень всех выявленных им гетерохроний у палеозойских и триасовых аммоноидей. Поскольку этот список достаточно длинный, то он здесь не приводится. Значительную долю таксонов, как родов, так и видов, составляют примеры акселераций, тем не менее в нем присутствуют и ретардации (**табл. 28**). Характерно, что все примеры ретардаций и любых проявлений задержки развития, а также неравной акселерации, Смит находил только у триасовых аммонитов. Оба последних феномена, по мнению Смита, чаще проявляется у мезозойских аммонитов, начиная со среднего и позднего триаса и являются причиной "затемнения" (obscure) рекапитуляций и записи палингенезов у Ceratitina и, тем более, юрских аммонитов – Ammonitina.

Смит один из первых (а, возможно, и первый) различал и определял у аммонитов различные виды брадигенеза – общую и неравную ретардацию. Почти одновременно с ним тот же феномен был описан русским геологом А. П. Павловым (Pavlow, 1901) в трех филолиниях юрских и меловых аммонитов в семействах Kosmoceratidae (роды *Kepplerites* и *Kosmoceras*), Cardioceratidae (виды родов *Cardioceras* и *Amoeboceras*) и Polyptychitidae (виды рода *Simbirskites*). На этих примерах им было показано, что признаки взрослых или старческих стадий потомков формируются изначально у предков на начальных, в том числе и ювенильных стадиях развития. Поскольку эти стадии как бы предсказывают будущую эволюцию таксона, Павлов их назвал пророческими или профетическими (prophétique) (Pavlow, 1901, p. 62), а сам феномен предварения филогенеза – филогенетической акселерацией[20] или прецессией отличительных признаков. Впоследствии, благодаря исследованиям А. Н. Иванова (Иванов, 1939а; 1945а,б), было показано, что это явление относится к брадигенезу (см. выше), то есть имеет более простое, не "пророческое", объяснение.

После Смита и Павлова проявления брадигенеза (под разными названиями) стали описываться во многих группах аммонитов (Buckman, 1909-1930; Spath, 1928; Schmidt, 1925; Schindewolf, 1926; Swinnerton, 1938 и др.). При этом было замечено, что часто брадигенезу подвержены признаки, образующиеся как инновации на ранних стадиях морфогенеза аммонитов, что противоречило биогенетическому закону. Такой способ преобразования онтогенезов в эволюции, при котором изменение взрослой стадии потомка происходит путем брадигенеза признаков, образовавшихся на ранних (а не взрослых) стадиях предка, был назван О. Шиндевольфом протерогенезом (Schindewolf, 1926, S. 509). Противоположный способ эволюции, отвечающий рекапитуляционному принципу, Х. Х. Суиннертон предложил называть дейтерогенезом (Swinnwerton, 1938).

Описание дейтерогенезов под таким названием не получило широкого распространения при изучении аммонитов. Наоборот, во

[20] Это странное и неожиданное обозначение феномена Павловым не соответствует сути описанного явления и противоречит закону акселерации-концентрации Хайатта в приоритетном и общепринятом понимании. Наоборот, второе название (прецессия) по содержанию отвечает идее предварения признаков в филогенезе.

Таблица 28. Количество таксонов аммоноидей, происхождение которых связано, по мнению Дж. П. Смита (Smith, 1932), с различными гетерохрониями – акселерацией, неравной акселерацией и ретардацией. Перечень гетерохроний и их соответствие таксонам приведено согласно тексту публикаций (без интерпретации). В работе Смита примеры акселераций соответствуют примерам рекапитуляций в таблицах на с. 27, 28. Указания на остальные случаи встречаются по всему тексту.

Table 28. Number of ammonoid taxa whose origin, according to J.P. Smith (1932), is associated with various heterochrony – acceleration, unequal acceleration and retardation. The list of heterochrony and their correspondence to taxa are given according to the text of the publications (without interpretation). The examples of accelerations from Smith's paper correspond to the examples of recapitulations in the tables on p. 27, 28. Indications of other cases are found throughout the text.

	Акселерация			Неравная акселерация (триас)	Ретардация (триас)
	карбон	пермь	триас		
Роды	6	11	46	4	14
Виды		2	44		2
Всего	109			4	16
Всего, %	84,5			3,1	12,4

второй половине XX века концепция протерогенеза стала особенно популярна у западноевропейских аммонитологов, поэтому с разновидностями брадигенеза можно ознакомиться в первую очередь на примерах протерогенеза, описанных в разных работах (Arkell et al., 1957; Tintant, 1963; Callomon, 1985; Dommergues et al., 1986; Dommergues, 1987; Marchand, Dommergues, 1988 и др.). У российских специалистов по аммоноидеям сохранился более традиционный дуалистический подход к установлению положительных (акселерация, тахигенез) и отрицательных гетерохроний (ретардация, брадигенез) по скорости развития (Руженцев, 1940; 1949; 1960; 1962; Богословский, 1969; Леонова, 2014; 2016). После появления Канонической модели акселерации и ретардации (последние часто под названием неотения) начинают повторно выделяться у аммонитов и западноевропейскими авторами (**табл. 8**).

Подробный разбор всего разнообразия примеров тахигенеза и брадигенеза у аммонитов в рамках данной работы невозможен. Примером таких феноменов может служить любой аммонитовый таксон, поэтому их количество потенциально необозримо. Нет также необходимости демонстрировать единичные акселерации и ретардации, поскольку они многократно описаны и уже сами по себе не представляют большого интереса. Гораздо важнее на данный момент показать смену сочетаний различных видов брадигенеза и тахигенеза в эволюции хорошо изученной филолинии, и как эти изменения отвечают таксономическим преобразованиям. Поэтому ниже будет рассмотрен только один пример, показательно раскрывающий подобные взаимоотношения.

Cardioceratidae. Аммониты рассматриваемого семейства существовали на протяжении пяти веков средней и поздней эпохи юрского периода от байоса до позднего кимериджа (Меледина, 1973, 1977, 1994; Callomon, 1985) и включают четыре хронологически и филогенетически преемственных подсемейства – Arctocephalitinae, Cadoceratinae, Quenstedtoceratinae и Cardioceratinae. Наиболее существенная перестройка морфологии раковины в семействе происходила в конце средней юры в келловейском веке, когда среднеюрский морфологический тип (пахиконы и кадиконы) подсемейств Arctocephalitinae и Cadoceratinae сменился позднеюрским морфотипом (дискоконы и оксиконы) в подсемействах Quenstedtoceratinae и Cardioceratinae. Непосредственный переход от среднеюрского морфотипа с широкими и полусферическими раковинами к верхнеюрскому морфотипу с высокими килеватыми раковинами происходил в подсемействе Cadoceratinae. В этом подсемействе образовалось несколько филогенетических рядов, в каждом из которых зародился биморфный тип морфогенеза (термин А. Н. Иванова, 1975), для которого

характерно резкое отличие морфотипа раковины в средней части онтогенеза от морфотипа поздних стадий. Детально этот процесс был разобран недавно в монографии, первая часть которой специально посвящена систематике и эволюции макроконховых филолиний этого семейства (Киселев, 2022).

У большинства кадоцератин кардинальные изменения происходили в середине жизненного цикла на раннезрелой стадии развития. В этот момент формировался высокий, дисконический тип раковины, на основании чего эта стадия получила специальные названия, – предкадоцерасовая стадия (Иванов, 1960) или стадия высоких оборотов (далее СВО, Киселев, 1996, 2022). После ее завершения, уже в зрелой фазе онтогенеза (кадоцерасовая стадия морфогенеза), поперечное сечение оборотов становилось широким до почти сферического, что соответствует кадиконическому типу раковины.

Морфотип стадии высоких оборотов у кадоцератин развивался как последовательная инновация, соответствующая девиации Северцова. Его формирование происходило на протяжении всего келловейского века параллельно, независимо и неодновременно в пяти филогенетических рядах, представленных в конце ряда следующими родами (по: Киселев, 2022, с. 126-147): 1. *Cadochamoussetia – Chamoussetia*; 2. *Cadoceras (Cadoceras) – C. (Rondiceras);* 3. *C.* (*Protostenocadoceras*) – *Stenocadoceras*; 4. *C. (Cadoceras) – Funiferites*; 5. *Longaeviceras – Lamberticeras*. В каждом из них, от вида к виду, стадия высоких оборотов передвигалась на поздние обороты и в результате полностью или частично вытеснила кадоцерасовую стадию. Этот процесс привел к появлению новых подсемейств – Quenstedtoceratinae и Cardioceratinae, у которых кадоцерасовая стадия в той или иной степени выпадает в развитии.

Таким образом, в схематичном виде история семейства кардиоцератид может быть выражена в исторической последовательности типов морфогенеза: исходным является мономорфный тип (байос-бат), затем он сменяется биморфным типом (келловей), после чего вновь образуется мономорфный тип.

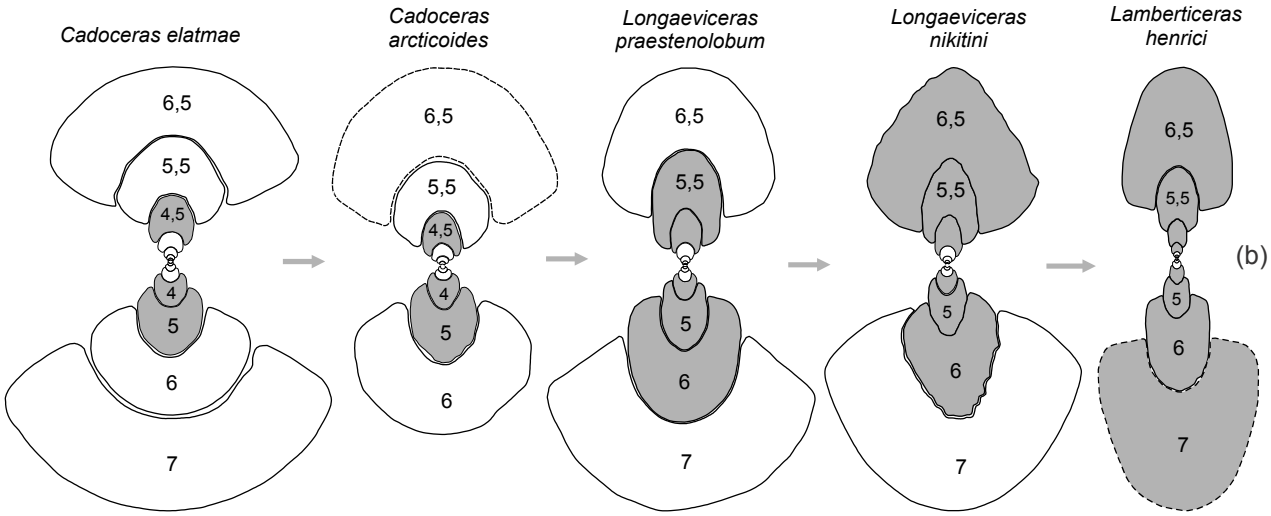
Таков же общий принцип эволюции морфогенеза и в подсемействе Cadoceratinae. Впервые он был раскрыт в работе Вальдемара Вейссермеля, посвященной изучению таксономических отношений рода *Quenstedtoceras*: «В противовес этому предположению онтогенетическое развитие кадоцератов указывает на их происхождение от более высоких форм... Следовательно, если считать их представителями группы *Stephanoceras*, то следует смириться с тем фактом, что в этом случае, вопреки онтогенетическому правилу, обычно применяемому для аммонитов, изменение формы раковины – от широкой до высокой – происходило от внутренних оборотов к внешним, а не наоборот»[21] (Weissermel, 1895, S. 327). В дальнейшем такой ход эволюции данной группы аммонитов был подтвержден и уточнен Д. Н. Соколовым (1912, с. 17) и В. И. Бодылевским (1926, с. 84-85), а начиная с работ О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1926, S. 509), этот пример вошел в категорию классических проявлений протерогенеза.

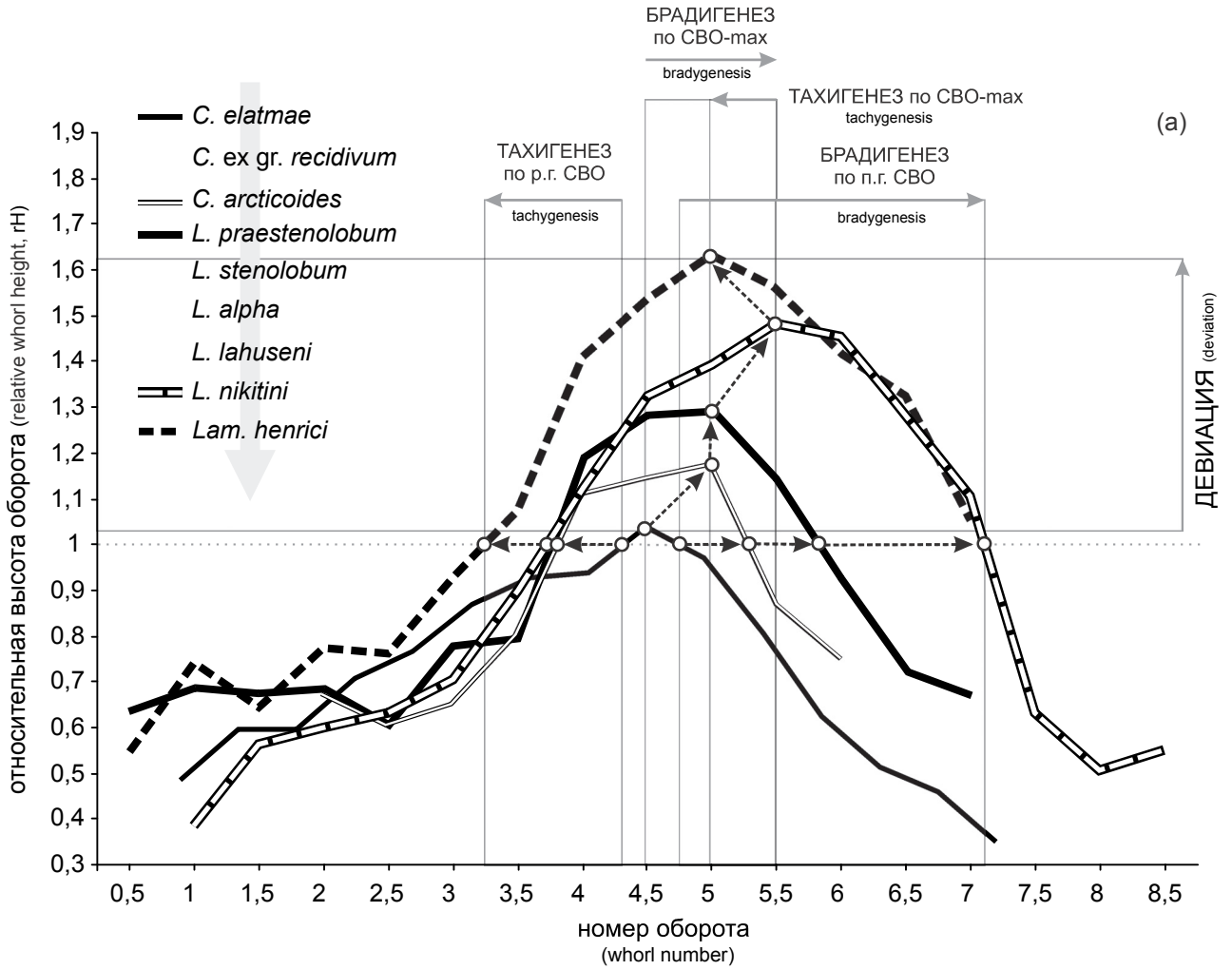
Однако в деталях процесс преобразования стадии высоких оборотов у кадоцератин был существенно сложнее, чем это объясняется принципом протерогенеза. Это связано с несколькими основными причинами.

Во-первых, стадия высоких оборотов не только смещалась, но и расширялась, поэтому ранняя и поздняя границы стадии изменяли свое положение в морфогенезе противоположным образом: ранняя граница передвигалась проксимально, к началу морфогенеза, то есть тахигенетически, а поздняя граница, наоборот, – дистально, брадигенетически.

Во-вторых, в каждой филолинии, кроме передвижения границ СВО, наблюдается смещение фазы с максимально высоким значением высоты оборотов ($СВО_{max}$), которая

[21] "Im Widerspruche zu dieser Annahme steht dagegen der ontogenetische Entwicklungsgang der Cadoceraten, der auf eine Abstammung derselben von hochmündigeren Formen hinweist....Will man sie demnach für Angehörige des Stephanoceras-Stammes halten, so muss man sich mit der Thatsache abfinden, dass in diesem Falle, entgegen der sonst bei Ammoniten geltenden ontogenetischen Regel, die Umbildung der Schale – von Breit- zu Hochmündigkeit – von den inneren Windungen heraus nach den äusseren zu fortgeschritten sei, statt umgekehrt" (Weissermel, 1895, S. 327).


Cadoceras elatmae
Cadoceras arcticoides
Longaeviceras praestenolobum
Longaeviceras nikitini
Lamberticeras henrici
6,5
5,5
4,5
4
5
6
7
(b)


БРАДИГЕНЕЗ по СВО-max
bradygenesis
ТАХИГЕНЕЗ по СВО-max
tachygenesis
(a)
ТАХИГЕНЕЗ по р.г. СВО
tachygenesis
БРАДИГЕНЕЗ по п.г. СВО
bradygenesis
C. elatmae
C. ex gr. recidivum
C. arcticoides
L. praestenolobum
L. stenolobum
L. alpha
L. lahuseni
L. nikitini
Lam. henrici
ДЕВИАЦИЯ (deviation)
относительная высота оборота (relative whorl height, rH)
1,9
1,8
1,7
1,6
1,5
1,4
1,3
1,2
1,1
1
0,9
0,8
0,7
0,6
0,5
0,4
0,3
0,5
1
1,5
2
2,5
3
3,5
4
4,5
5
5,5
6
6,5
7
7,5
8
8,5
номер оборота
(whorl number)

расположена внутри СВО, между ее границами. Чаще всего в филогенезе она перемещается дистально, в сторону взрослой стадии, то есть брадигенетически.

Таким образом, основной эволюционный процесс в развитии кадоцератин, связанный с изменением общей формы раковины, происходил одновременно за счет тахигенеза и брадигенеза по границам СВО и брадигенеза по фазе $СВО_{max}$. Однако темпы брадигенеза по поздней границе СВО опережали темпы тахигенеза по ранней границе в большинстве филолиний, как на уровне видов, так и в масштабах всей филолинии. Это и приводило к общему передвижению СВО в дистальную сторону. Так, в филолинии *Longaeviceras – Lamberticeras* скорость тахигенеза ранней границы при образовании очередного вида, выраженная в количестве оборотов, составляет 0,2 оборота на вид (2,35 % продолжительности морфогенеза), а глубина брадигенеза поздней границы – 0,66 оборота (7,76 %). Для всей филолинии глубина тахигенеза ранней границы составляет 1,25 оборота (14,7 %), а скорость брадигенеза поздней границы – 2,35 оборота (27,6 %). Для разных родов эти процессы происходили неравномерно. Например, в данной филолинии полная глубина брадигенеза поздней границы СВО была достигнута уже родом *Longaeviceras* (первая четверть 8-го оборота), а его потомок *Lamberticeras* остался на том же уровне. В то же время род *Lamberticeras* достиг максимальной глубины тахигенеза по ранней границе. Таким образом, появление и развитие этих родов происходило различно (**рис. 27**): *Longaeviceras* за счет брадигенеза по поздней границе СВО, а *Lamberticeras* – через тахигенез по ранней границе. Такие же отличия между родами наблюдаются и по гетерохронии по фазе $СВО_{max}$: у *Longaeviceras* она перемещается дистально и брадигенетически (глубина брадигенеза составляет 1 оборот или 11,8 %), у *Lamberticeras* – проксимально, тахигенетически (глубина брадигенеза составляет 0,5 оборота или 5,9 %). Финальным результатом этих преобразований стала полная утеря у нормы вида кадоцерасовой стадии уже у некоторых *Longaeviceras* и всех *Lamberticeras.*

Сходное сочетание гетерохроний и девиации наблюдается в филолинии

Рис. 27. Структура протерогенеза у кадоцератин филолинии *Cadoceras* (*Paracadoceras*) – *Longaeviceras – Lamberticeras*. **(a)** – гетерохронии по границам стадии высоких оборотов (СВО) (ранней – р.г. и поздней – п.г.) и фазе максимальной относительной высоты оборота на СВО (СВО-max). Глубина гетерохронного сдвига и девиации показаны вертикальными и горизонтальными линиями. Стрелками показаны направления гетерохронных изменений. Серой вертикальной стрелкой в легенде показано направление филогенеза. В легенде также приведена полная последовательность видов данной филолинии, включая виды, у которых морфогенез не охарактеризован измерениями. Морфогенетическая кривая каждого вида построена по среднестатистическим значениям. В качестве морфогенетического хронометра использован номер оборота. Относительная высота оборота (rH) – отношение высоты оборота к его ширине. **(b)** – поперечные сечения видов кардиоцератид, по которым проводились измерения, расположенные в хронологической и филетической последовательности. Все изображения соответствуют пришлифованным экземплярам с 7 оборотами раковины. Максимальные размеры принудительно выровнены для наглядного сравнения пропорций оборотов. Серой заливкой показана стадия высоких оборотов, границы которой соответствуют тем частям раковины, где высота оборота равна ширине, а rH=1.

Fig. 27. The structure of proterogenesis in cadoceratins of the phylogenetic lineage *Cadoceras* (*Paracadoceras*) – *Longaeviceras – Lamberticeras*. **(a)** Heterochrony by the boundaries of the high whorl stage (HWS) and the phase of relative whorl height maximum on the HWS (HWS-max). The depth of the heterochronous shift and deviation are shown by vertical and horizontal lines. The arrows show the directions of heterochronous changes. The gray vertical arrow in the legend shows the direction of phylogenesis. The legend also gives the complete sequence of species of this phylogenetic line, including species not characterized by morphogenesis measurements. The morphogenetic curve of each species was built according to the average values. The morphogenetic curve of each species was built according to the average values. The whorl number was used as a morphogenetic chronometer. Relative whorl height (rH) is the ratio of whorl height to its width. **(b)** Cross sections of the shells of cardioceratid species arranged in chronological and phyletic sequence. All images correspond to polished specimens with 7 whorls of the shell. The maximum dimensions are forcibly aligned for a visual comparison of the proportions. Gray shading shows the stage of high whorls, corresponding to those parts of the shell where the height of the whorl is equal to the width, and rH=1.

Cadochamoussetia – Chamoussetia (**рис. 28**). Расширение СВО и высоты оборотов начинается уже у первых кадошамузетий, при этом ранняя и поздняя границы этой стадии смещаются проксимально и дистально примерно с одинаковой скоростью (0,37 и 0,4 оборотов на вид) и глубиной (1,4 и 1,3 оборота для всей филолинии). Однако появление рода *Chamoussetia* сочетается с брадигенезом (а не тахигенезом) ранней границы, которая передвигается дистально вместе с поздней границей. Поэтому развитие СВО у этого рода целиком связано с брадигенезом. Сильно смещается в дистальную сторону и фаза $СВО_{max}$. Результатом этого процесса становится утеря кадоцерасовой стадии и формирование килевато-приостренной оксиконической раковины в конце онтогенеза. В более упрощенной модели эволюции этой группы (Marchand, Dommergues, 1988, fig. 4) ведущая роль в происхождении шамоуссетий отводилась общей и внезапной неотении (редардации в данной работе).

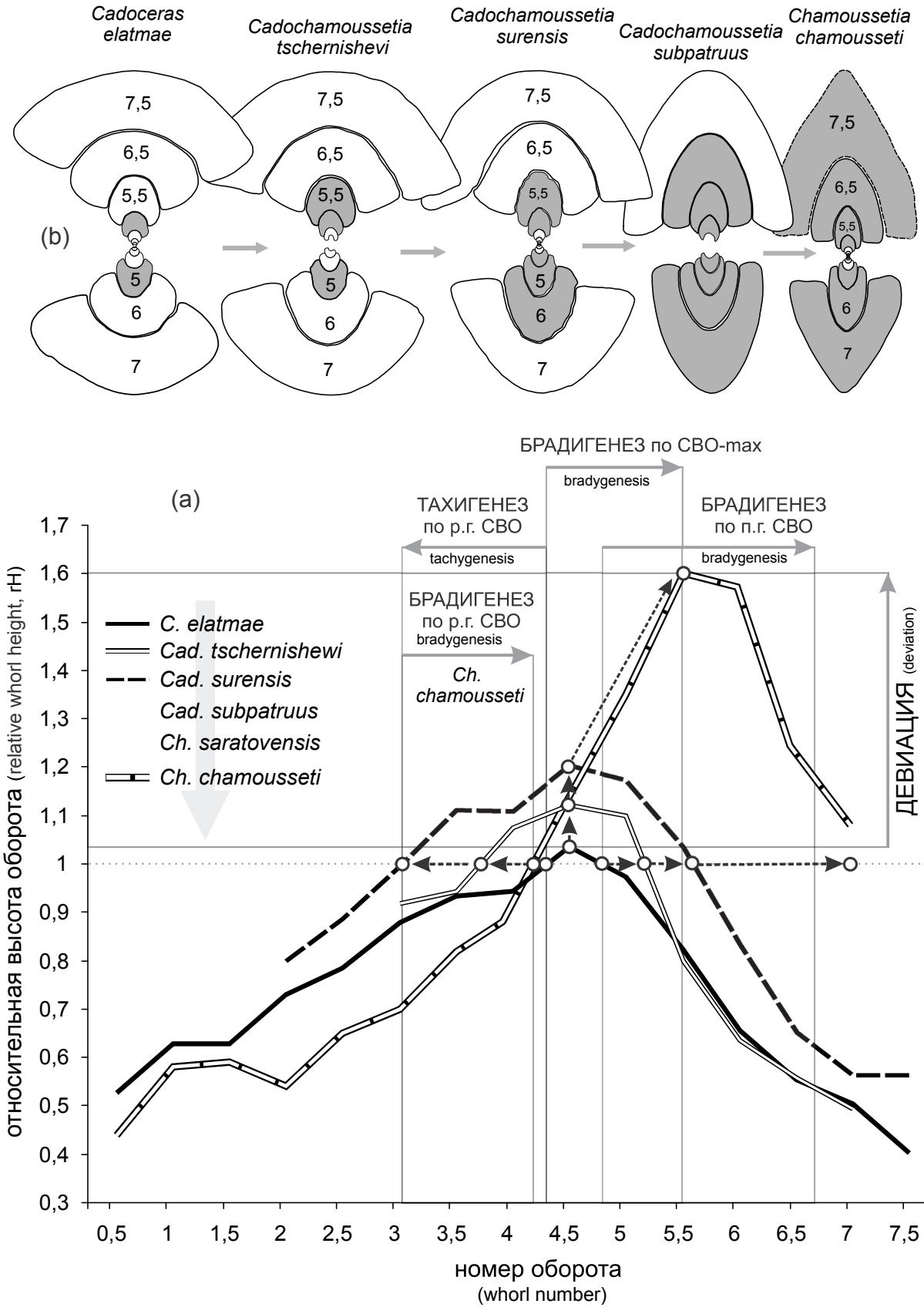
Наборот, в филолинии *Cadoceras (Cadoceras) – C. (Rondiceras)* кадоцерасовая стадия сохранилась вплоть до последнего вида *Cadoceras milaschevici*, несмотря на то, что СВО расширялась аналогичным образом, преимущественно, за счет брадигенеза по поздней границе СВО и фазы с максимально высоким значением высоты оборотов (**рис. 29**). Тахигенетически передвигалась только ранняя граница СВО со скоростью в два раза меньшей (в среднем 0,2 оборота на вид или 2,2 % продолжительности морфогенеза), чем скорость брадигенеза поздней границы (в среднем 0,4 оборота на вид или 4,4 %). На уровне всего филогенетического ряда глубина брадигенеза поздней границы составляла 2,4 оборота (26,6 %) и превышала глубину тахигенеза ранней границы в 3-4 раза. $СВО_{max}$ так же, как и в ранее рассмотренной филолинии, брадигенетически смещалась и увеличивалась от вида к виду. Последнее можно объяснить только как преобразование пропорций раковины путем последовательных инноваций, то есть девиацией на стадии СВО.

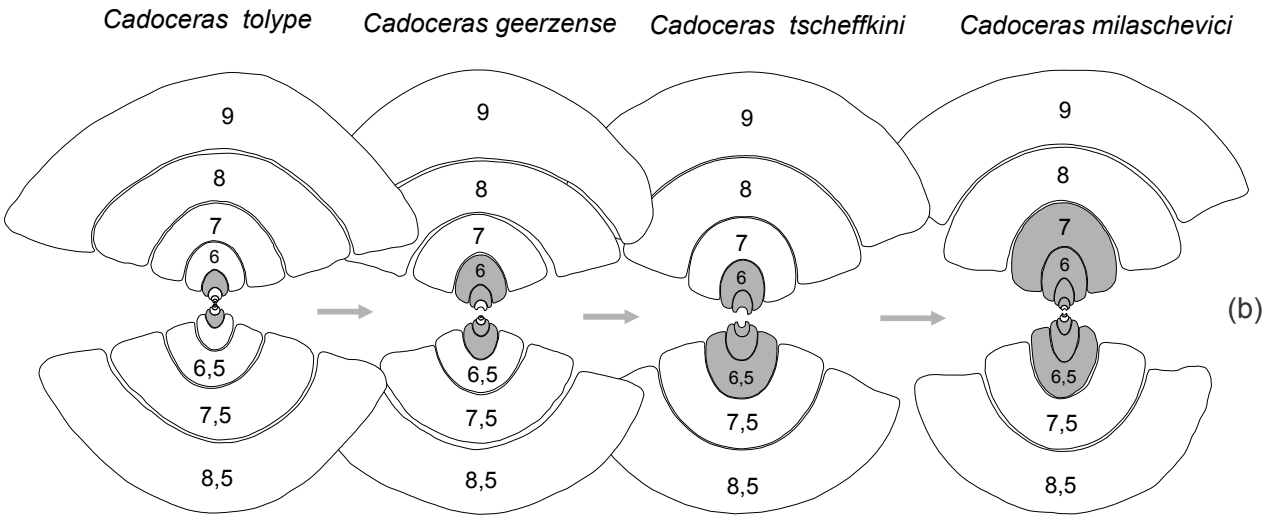
Таким образом, в разных филогенетических рядах келловейских кадоцератин благодаря закономерному сочетаний тахигенеза, брадигенеза и девиаций формировался инновативный (неоморфный)[22] морфотип, который в большинстве филолиний привел к утере кадоцерасовой стадии. В этом процессе доминировал брадигенез, поэтому в полной мере он характеризует протерогенез Шиндевольфа. В данном случае протерогенез не сводился к влиянию

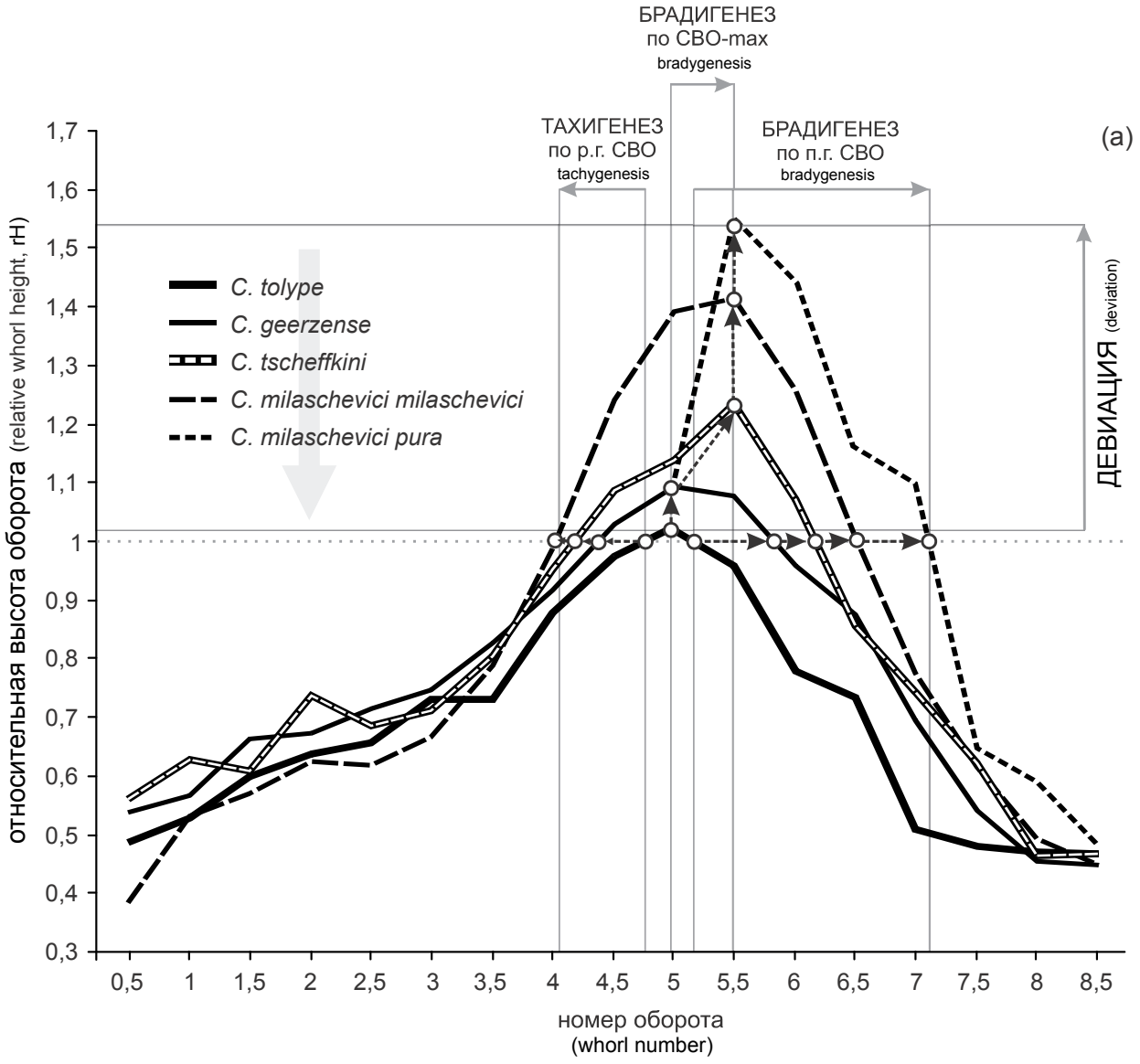
[22] В предыдущей работе (Киселев, 2022) все филолинии келловейских кадоцератин были разделены на И-таксоны, которые отличались развитием инновативного комплекса признаков, более характерного для дочерних подсемейств Quenstedtoceratinae и Cardioceratinae, и А-таксоны, сохранивших архаичный морфотип, унаследованный от байос-батского родительсткого подсемейства Arctocephalitinae. Такое деление соответствует разделению Гарстангом (Garstang, 1922, p. 99) филогенетических процессов на более древние или палеогенетические (при которых формируются палеоморфные признаки) и сменяющие их неогенетические (преобладают неоморфные признаки). По тому же принципу можно подразделять и филогенетические ряды.

Рис. 28. Структура протерогенеза у кадоцератин филолинии *Cadoceras* (*Paracadoceras*) – *Cadochamoussetia* – *Chamoussetia*. **(a)** – гетерохронии по границам стадии высоких оборотов (СВО) (ранней – р.г. и поздней – п.г.) и фазе максимальной высоты раковины на СВО (СВО-max). **(b)** – поперечные сечения видов кардиоцератид, по которым проводились измерения, расположенные в хронологической и филетической последовательности. Все изображения, за исключением *Cadochamoussetia subpatruus* (Nikitin, 1885, fig. 4), соответствуют пришлифованным экземплярам с 7,5 оборотами раковины. Остальные обозначения см. на рис. 27.

Fig. 28. The structure of proterogenesis in cadoceratins of the phylogenetic lineage *Cadoceras* (*Paracadoceras*) – *Cadochamoussetia* – *Chamoussetia*. **(a)** Heterochrony by the boundaries of the high whorl stage (HWS) and the phase of relative whorl height maximum on the HWS (HWS-max). **(b)** Cross sections of shells of cardioceratid species, arranged in chronological and phyletic sequence. All images, except for *Cadochamoussetia subpatruus* (Nikitin, 1885, fig. 4), correspond to polished specimens with 7.5 whorls of the shell. See the remaining designations in fig. 26.


Cadoceras elatmae
Cadochamoussetia tschernishevi
Cadochamoussetia surensis
Cadochamoussetia subpatruus
Chamoussetia chamousseti
(b)
7,5
6,5
5,5
5
6
7
(a)
БРАДИГЕНЕЗ по СВО-max
bradygenesis
ТАХИГЕНЕЗ по р.г. СВО
tachygenesis
БРАДИГЕНЕЗ по п.г. СВО
bradygenesis
БРАДИГЕНЕЗ по р.г. СВО
bradygenesis
Ch. chamousseti
C. elatmae
Cad. tschernishewi
Cad. surensis
Cad. subpatruus
Ch. saratovensis
Ch. chamousseti
ДЕВИАЦИЯ (deviation)
относительная высота оборота (relative whorl height, rH)
1,7
1,6
1,5
1,4
1,3
1,2
1,1
1
0,9
0,8
0,7
0,6
0,5
0,4
0,3
0,5
1
1,5
2
2,5
3
3,5
4
4,5
5
5,5
6
6,5
7
7,5
номер оборота
(whorl number)


Cadoceras tolype
Cadoceras geerzense
Cadoceras tscheffkini
Cadoceras milaschevici
9
8
7
6
6,5
7,5
8,5
(b)


БРАДИГЕНЕЗ
по СВО-max
bradygenesis
ТАХИГЕНЕЗ
по р.г. СВО
tachygenesis
БРАДИГЕНЕЗ
по п.г. СВО
bradygenesis
(a)
C. tolype
C. geerzense
C. tscheffkini
C. milaschevici milaschevici
C. milaschevici pura
ДЕВИАЦИЯ (deviation)
относительная высота оборота (relative whorl height, rH)
1,7
1,6
1,5
1,4
1,3
1,2
1,1
1
0,9
0,8
0,7
0,6
0,5
0,4
0,3
0,5
1
1,5
2
2,5
3
3,5
4
4,5
5
5,5
6
6,5
7
7,5
8
8,5
номер оборота
(whorl number)

лишь отрицательных гетерохроний, поскольку он сочетался и с положительными гетерохрониями.

Как же появился биморфный тип раковины в эволюции кардиоцератид и связано ли его появление только с инновациями в средней части морфогенеза? Ответ на этот вопрос может дать анализ межвидовых гетерохроний предковой группы кардиоцератид, развивавшейся в бате и давшей начало келловейским кадоцератинам. Как многократно констатировалось (Меледина, 1973; Callomon, 1985; Киселев, 2022 и др.), кадоцератины произошли на рубеже среднего-позднего бата от рода *Arcticoceras*, последнего в подсемействе Arctocephalitinae. В отличие от кадоцератин, у этого рода СВО занимала взрослые обороты раковины, а не средние. В позднем бате у потомков арктикоцерасов, первых кадоцератин, формируется кадоцерасовая стадия, а СВО сокращается в продолжительности и постепенно сдвигается внутрь раковины (**рис. 30**). Это происходило обратным путем, в отличие от келловейских кадоцератин: ранняя граница СВО перемещалась дистально (брадигенез), поздняя граница – проксимально (тахигенез), а относительная высота оборотов в середине стадии последовательно понижалась. Филетический процесс сжатия СВО был равномерным и почти симметричным, что выразилось близкими значениями глубины брадигенеза и тахигенеза: ранняя граница сместилась дистально на 1,4 оборота (16,5 %), а поздняя – проксимально, на 1,8 оборотов (21,2 %). Оба этих процесса обеспечили не только сжатие, но и передвижение СВО вглубь морфогенеза. *Таким образом, в общих чертах и с определенными искажениями, но СВО кадоцератин рекапитулирует морфотип взрослой стадии арктоцефалитин и может рассматриваться как палингенез, а не новообразование* (**рис. 31**).

Один из механизмов описанного процесса эволюции связан с пролонгацией онтогенеза, которая привела к появлению у кадоцератин на взрослых оборотах новой стадии развития – кадоцерасовой стадии морфогенеза. *Последняя может рассматриваться как комплексная инновация (анаболия Северцова), следовательно, перемещение СВО к внутренним оборотам и формирование биморфной раковины есть процесс, обратный протерогенезу, то есть дейтерогенез Суиннертона*.

Кроме основного направления эволюции, связанного с дейтерогенезом и протерогенезом, у кардиоцератид филогенез сопровождался гетерохрониями, не связанными с инновациями (анаболиями или девиациями) и основным звеном эволюции. В целом, такие гетерохронии затрагивали морфогенез скульптуры. У большинства кардиоцератид в конце жизненного цикла, в первую очередь, на конечной жилой камере, происходило полное или частичное сглаживание ребер и (или) бугорков, в результате чего на взрослых оборотах формировалась стадия гладкой раковины (СГР) независимо от СВО. Размер этой стадии, измеряемый в градусах или оборотах раковины, изменялся в разных филогенетических рядах и чаще всего имел видоспецифическое значение.

У большинства видов поздних арктоцефалитин, относящихся к родам *Arctocephalites* и *Arcticoceras*, СГР в норме занимала не более одного оборота, чаще 2/3 или 0,5 оборота. И только у последних двух видов арктикоцерасов – *Arcticoceras crassiplicatum* и *A. cranocephaloide*, на рубеже раннего и средне-

Рис. 29. Структура протерогенеза у кадоцератин филолинии *Cadoceras* (*Paracadoceras*) – *C.* (*Rondiceras*). **(a)** – гетерохронии по границам стадии высоких оборотов (СВО) (ранней – р.г. и поздней – п.г.) и фазе максимальной высоты раковины на СВО (СВО-max). **(b)** – поперечные сечения видов кардиоцератид, по которым проводились измерения, расположенные в хронологической и филетической последовательности. Все изображения соответствуют пришлифованным экземплярам с 9 оборотами раковины. Остальные обозначения см. на рис. 27.

Fig. 29. The structure of proterogenesis in cadoceratins of the phylogenetic lineage *Cadoceras* (*Paracadoceras*) – *C.* (*Rondiceras*). **(a)** Heterochrony by the boundaries of the high whorl stage (HWS) and the phase of relative whorl height maximum on the HWS (HWS-max). **(b)** Cross sections of shells of cardioceratid species, arranged in chronological and phyletic sequence. All images correspond to polished specimens with 9 whorls of the shell. See the remaining designations in fig. 26.

го бата произошла аббревиация СГР, в результате чего раковина на терминальной стадии стала полностью ребристой. Причиной этого события явился брадигенез ребристой стадии, в результате чего произошло смещение ранней границы СГР в дистальном направлении.

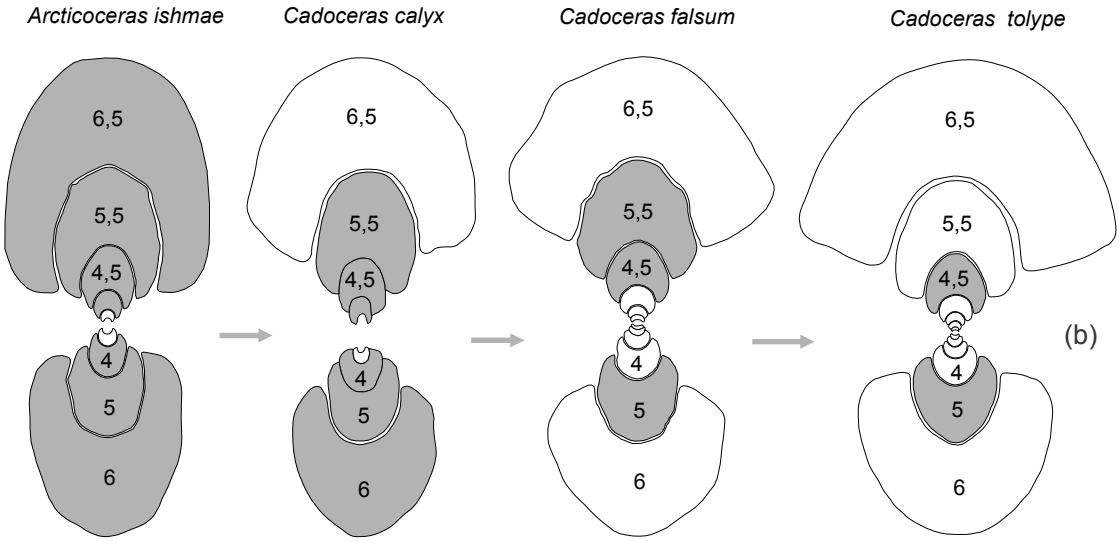
В позднем бате первые потомки *A. cranocephaloide*, – *Cadoceras* (*Catacadoceras*) *variabile*, *C.* (*Cat.*) *barnstoni*, уже относящиеся к подсемейству Cadoceratinae, еще сохраняют ребристость на конечной жилой камере, но у следующих за ними видов начинается постепенная редукция скульптуры на терминальном обороте, которая продолжается на протяжении раннего келловея в разных филолиниях. У *C.* (*Cat.*) *infimum* (верхний бат) и *C.* (*Cat.*) *breve* (ранний келловей) уже частично сглаживаются ребра на вентральной стороне, но на боковой стороне сохраняются выраженные бугорки. В начале раннего келловея у кадоцератин этой филолинии – *Cadoceras* (*Paracadoceras*) ex gr. *elatmae*, полностью сглаживается вентральная сторона, а из скульптуры сохраняются только боковые бугорки. Последние исчезают уже в середине раннего келловея (фаза Subpatruus) в роде *Cadochamoussetia* у *Cad. subpatruus*, что приводит к повторному (после арктоцефалитин) появлению СГР у поздних кадошамузетий и у филетически преемственного рода *Chamoussetia*. Этот процесс, несомненно, отражает два связанных явления: 1) новообразование в виде сглаживания скульптуры и появление СГР в конце морфогенеза (анаболия) и 2) тахигенез, при котором ранняя граница СГР передвигается в проксимальную сторону. Такое сочетание феноменов развития соответствует дейтерогенезу, который в позднем бате-раннем келловее формируется по признакам скульптуры. Отметим, что одновременно в той же филолинии установлен дейтерогенез по признакам формы раковины – развитие кадоцерасовой стадии, описанное выше.

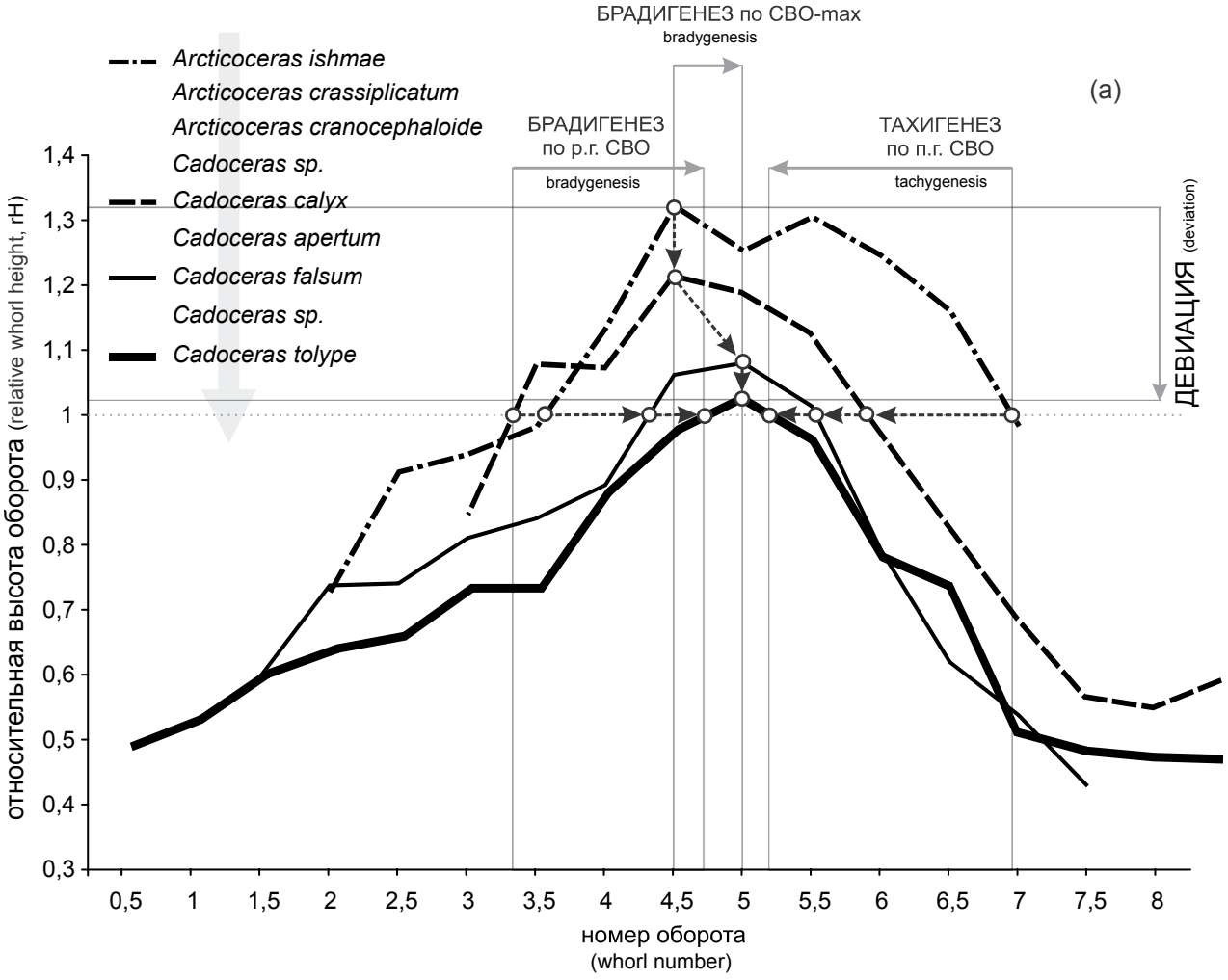
Вторичное появление СГР путем дейтерогенеза параллельно возникало и в других филолиниях кадоцератин: у *Cadoceras* (*Cadoceras*) – *C.* (*Rondiceras*) (ранний – средний келловей) и *Funiferites* (поздний келловей). Наибольшего и максимального развития этот процесс достиг в рондицерасовой филолинии, при этом у *C.* (*Rondiceras*) *milaschevici* скульптура была утеряна полностью и стадия гладкой раковины распространилась на всю раковину до первого оборота. Предки *C.* (*R.*) *milaschevici* (**рис. 29**) еще сохраняли сильно редуцированные ребра на ранних оборотах, но и они впоследствии исчезли. Это свидетельствует о том, что тахигенез ранней границы СГР происходил у всех видов данной филолинии, то есть был продолжительный и ступенчатый. Но в данном случае он сочетался с протерогенезом по СВО.

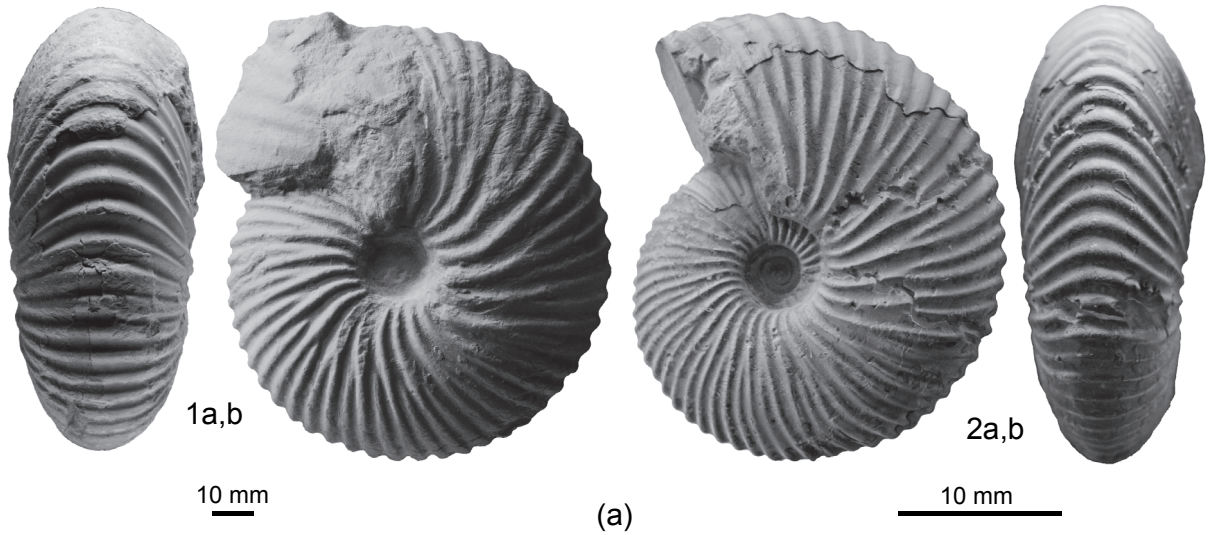
Активность гетерохронных процессов у кардиоцератид стала особенно заметна, начиная со среднего бата, и с этого момента структура протерогенеза и дейтерогенеза в различных филогенетических рядах среднеюрских кардиоцератид формировалась сходным образом (**рис. 32**). Архаичные (или палеогенетические, по Гарстангу) базальные части филолиний развивались в сочетании с дейтерогенезами, а инновативные (или неогенетические) части филолиний – на основе протерогенезов. Структура дейтерогенезов и протерогенезов в данных примерах диаметрально противоположна и определяется разным соотношением тахигенеза и брадигенеза по трем-четырем признакам. Она состоит, в первую очередь (во

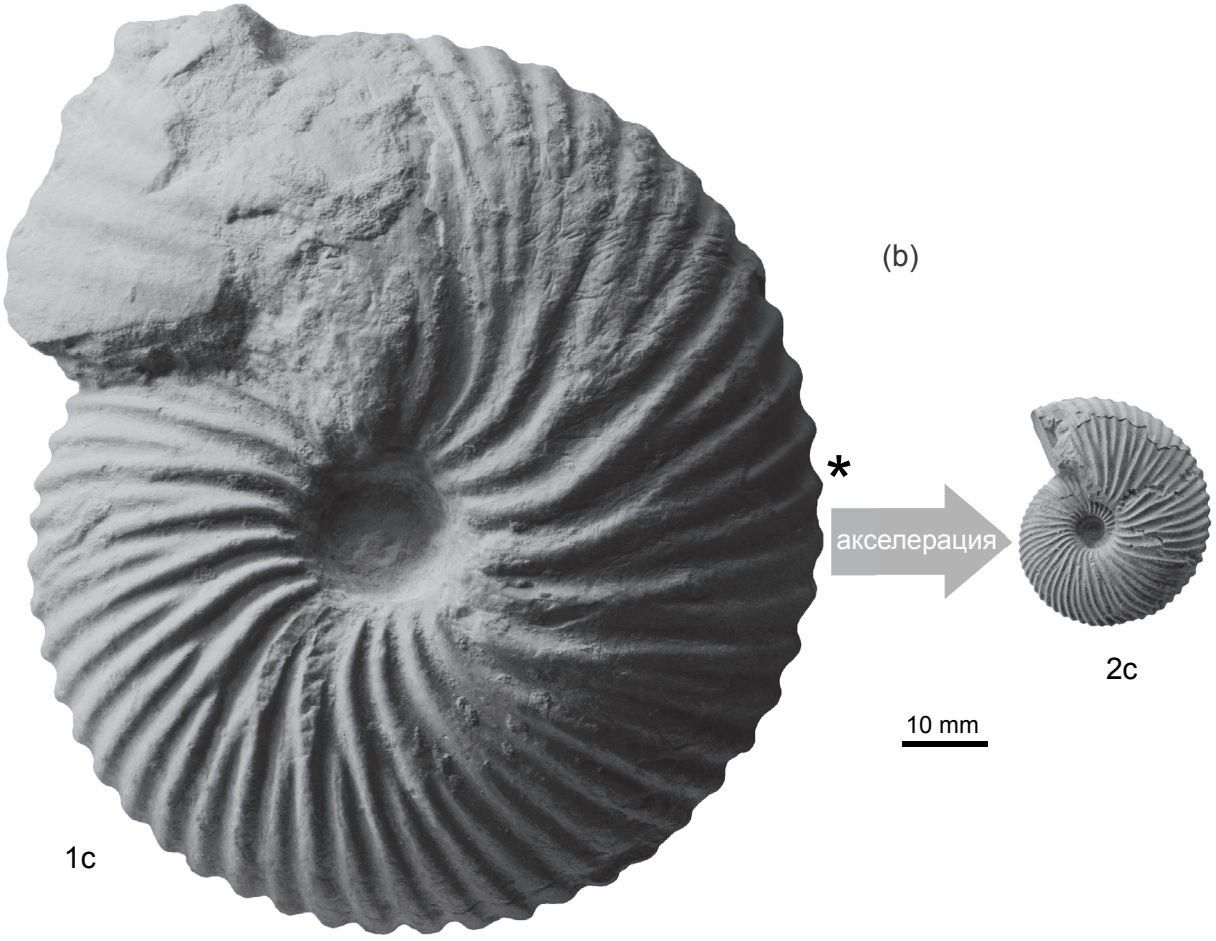
Рис. 30. Структура дейтерогенеза у кадоцератин филолинии *Arcticoceras* – *Cadoceras* (*Cadoceras*). **(a)** – гетерохронии по границам стадии высоких оборотов (далее СВО) (ранней – р.г. и поздней – п.г.) и фазе максимальной высоты раковины на СВО (СВО-max). **(b)** – поперечные сечения видов кардиоцератид, по которым проводились измерения, расположенные в хронологической и филетической последовательности. Все изображения соответствуют пришлифованным экземплярам с 6,5 оборотами раковины, хранящимся в коллекции ЯрГПУ. Остальные обозначения см. на рис. 27.

Fig. 30. The structure of deuterogenesis in cadoceratins of the phylogenetic lineage *Arcticoceras* – *Cadoceras* (*Cadoceras*). **(a)** Heterochrony by the boundaries of the high whorl stage (HWS) and the phase of relative whorl height maximum on the HWS (HWS-max). **(b)** Cross sections of shells of cardioceratid species, arranged in chronological and phyletic sequence. All images correspond to polished specimens with 6.5 whorls of the shell. See the remaining designations in fig. 26.


Arcticoceras ishmae
Cadoceras calyx
Cadoceras falsum
Cadoceras tolype
6,5
5,5
4,5
4
5
6
(b)


БРАДИГЕНЕЗ по СВО-max
bradygenesis
(a)
БРАДИГЕНЕЗ
по р.г. СВО
bradygenesis
ТАХИГЕНЕЗ
по п.г. СВО
tachygenesis
ДЕВИАЦИЯ (deviation)
Arcticoceras ishmae
Arcticoceras crassiplicatum
Arcticoceras cranocephaloide
Cadoceras sp.
Cadoceras calyx
Cadoceras apertum
Cadoceras falsum
Cadoceras sp.
Cadoceras tolype
относительная высота оборота (relative whorl height, rH)
1,4
1,3
1,2
1,1
1
0,9
0,8
0,7
0,6
0,5
0,4
0,3
0,5
1
1,5
2
2,5
3
3,5
4
4,5
5
5,5
6
6,5
7
7,5
8
номер оборота
(whorl number)


1a,b
2a,b
10 mm
10 mm
(a)


(b)
*
акселерация
2c
10 mm
1c

всех случаях), из гетерохроний по границам СВО, и в меньшей степени из гетерохроний по фазе максимальной высоты оборотов ($СВО_{max}$), которые могут иметь незакономерное направление и не совпадать по длительности с другими гетерохрониями. По признакам скульптуры (стадия гладкой раковины) развитие происходило дейтерогенетически и, по всей видимости, диссоциативно относительно гетерохроний по форме раковины.

Детали рассмотренной структуры могут измениться после уточнения филогенеза в отдельных участках филолиний, содержащих лакуны. Также это зависит от качества изученности морфогенеза, поскольку он морфометрически описан только у трети показанных видов (**рис. 32,** выделены жирным шрифтом).

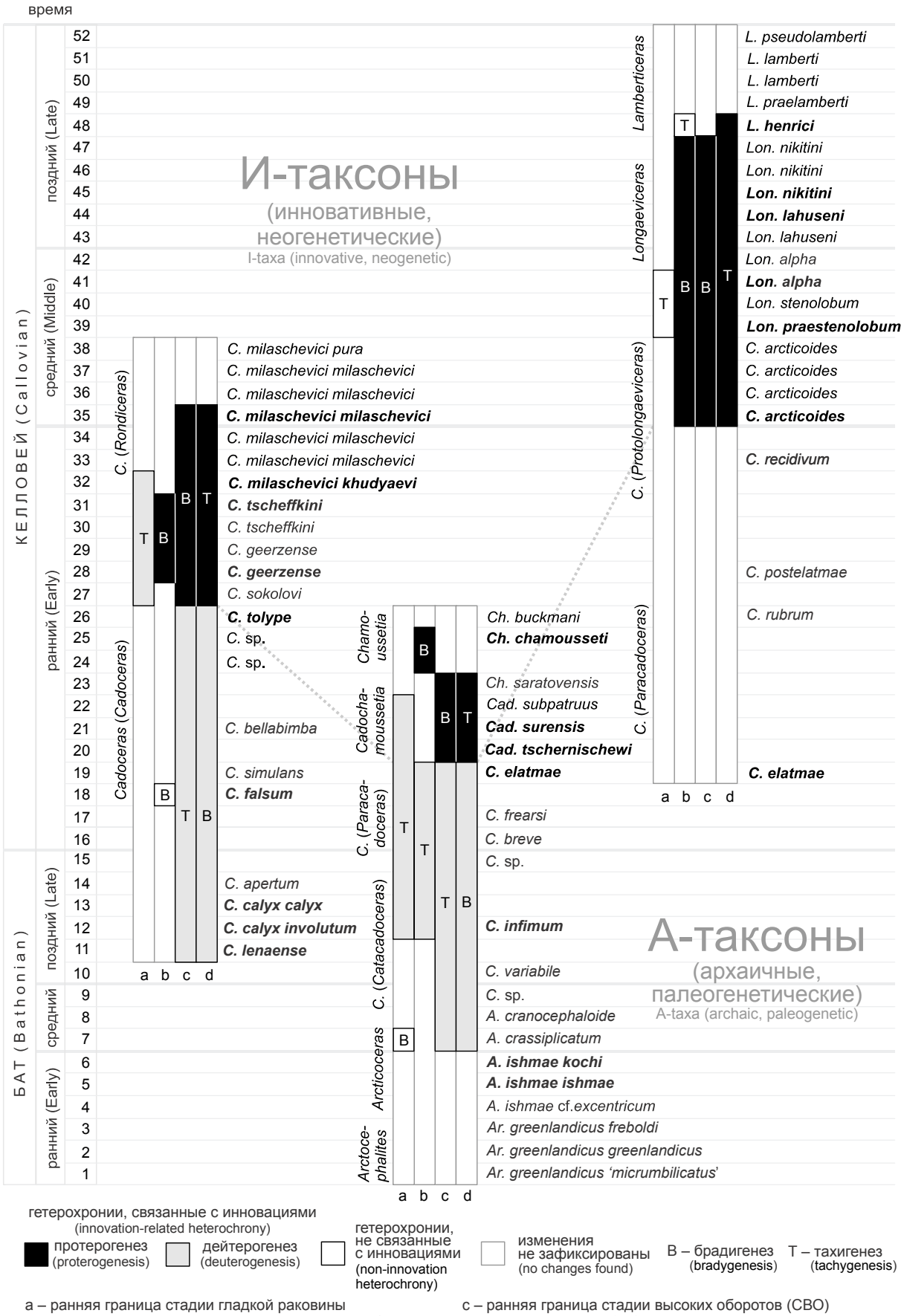
В заключение хочется подчеркнуть, что филогенетические изменения у аммонитов не всегда сочетались с единичными гетерохрониями. Нередко они представлены сменой комплексов гетерохроний, каждый из которых состоит из нескольких разнонаправленных разновидностей брадигенеза и тахигенеза. Объем и разнообразие такого комплекса, по всей видимости, зависит от специфики процесса, мозаичности развития, особенностей таксонов и уровня сложности его организации. При изучении таксонов с простой организацией вероятность обнаружить сложную структуру гетерохроний снижается.

У аммоноидей мозаичность развития проявляется по всем признакам раковины и давно известна специалистам. Так, еще Дж. П. Смит привел несколько примеров одновременного сочетания акселерации и ретардации, в которых ретардация по структуре лопастной линии сочетается с акселерацией по скульптуре (Smith, 1932, p. 26). Смитом также указаны случаи обратных соотношений. Неясно, насколько эти гетерохроннии связаны с инновациями в данных примерах. Но можно полагать, что одновременное развитие протерогенеза и дейтерогенеза по разным признакам должно встречаться реже, чем совмещение единичных гетерохроний, не связанных с инновациями. По этому поводу Суиннертон отмечал, что «A priori, по-видимому, нет никаких причин, по которым оба типа развития не могли бы протекать одновременно в ряду одиночных организмов для различных наборов признаков, но до сих пор мне не удалось обнаружить никаких примеров этого»[23] (Swinnerton, 1938, p. 82). В этой связи эволюция семейства Cardioceratidae может служить хорошим приме-

[23] "A priori there seems to be no reason why both types of development should not proceed simultaneously in a series of solitary organisms for different sets of characters, but hitherto I have failed to detect any examples of this" (Swinnerton, 1938, p. 82).

Рис. 31. Пример рекапитуляции стадии высоких оборотов (СВО) у среднеюрских кардиоцератид. Для сравнения использованы зрелый экземпляр *Arcticoceras ishmae* (фиг. 1a-c) и ювенильный экземпляр *Cadoceras geerzense* (фиг. 2a-c) в разных размерных соотношениях: **(a)** – при пропорциональном уравнивании размеров; **(b)** – при сохранении естественных размерных отличий. Оба экземпляра находятся на стадии высоких оборотов и морфологически тождественны друг другу, при этом СВО преемственного вида рассматривается как палингенез. Направление филогенеза обозначено стрелкой. **Фиг. 1a-c**: *Arcticoceras ishmae*. Экземпляр, сохранивший часть конечной жилой камеры (ее начало обозначено звездочкой). Респ. Коми, р. Дрещанка. Нижний бат, зона Ishmae, биогоризонт *ishmae ishmae*. **Фиг. 2a-c**: *Cadoceras* (*Cadoceras*) *geerzense*. Респ. Коми, с. Вотча. Нижний келловей, зона Calloviense, подзона Calloviense, биогоризонт *calloviense*.

Fig. 31. An example of recapitulation of the high whorl stage in Middle Jurassic cardioceratids. For comparison, a mature specimen of *Arcticoceras ishmae* (Fig. 1a-c) and a juvenile specimen of *Cadoceras geerzense* (Fig. 2a-c) were used in different size ratios: **(a)** with proportional equalization of sizes; **(b)** while maintaining natural dimensional differences. Both specimens are at the high whorl stage and are morphologically close to each other. The direction of phylogeny is indicated by an arrow. **Fig. 1a-c**: *Arcticoceras ishmae*. A specimen that has preserved a part of the end body chamber (its beginning is marked with an asterisk). Rep. Komi, Dreschanka river. Lower Bathonian, Ishmae Zone, *ishmae ishmae* biohorizon. **Fig. 2a-c**: *Cadoceras* (*Cadoceras*) *geerzense*. Rep. Komi, Wotcha village. Lower Callovian, Calloviense Zone, Calloviense Subzone, *calloviense* Biohorizon.


время
КЕЛЛОВЕЙ (Callovian)
БАТ (Bathonian)
поздний (Late)
средний (Middle)
ранний (Early)
поздний (Late)
средний
ранний (Early)
И-таксоны
(инновативные, неогенетические)
I-taxa (innovative, neogenetic)
А-таксоны
(архаичные, палеогенетические)
A-taxa (archaic, paleogenetic)
C. (Rondiceras)
Cadoceras (Cadoceras)
Chamo-ussetia
Cadocha-moussetia
C. (Paraca-doceras)
C. (Catacadoceras)
Arcticoceras
Arctoce-phalites
Lamberticeras
Longaeviceras
C. (Protolongaeviceras)
C. (Paracadoceras)
C. milaschevici pura
C. milaschevici milaschevici
C. milaschevici milaschevici
C. milaschevici milaschevici
C. milaschevici milaschevici
C. milaschevici khudyaevi
C. tscheffkini
C. tscheffkini
C. geerzense
C. geerzense
C. sokolovi
C. tolype
C. sp.
C. sp.
C. bellabimba
C. simulans
C. falsum
C. apertum
C. calyx calyx
C. calyx involutum
C. lenaense
Ch. buckmani
Ch. chamousseti
Ch. saratovensis
Cad. subpatruus
Cad. surensis
Cad. tschernischewi
C. elatmae
C. frearsi
C. breve
C. sp.
C. infimum
C. variabile
C. sp.
A. cranocephaloide
A. crassiplicatum
A. ishmae kochi
A. ishmae ishmae
A. ishmae cf.excentricum
Ar. greenlandicus freboldi
Ar. greenlandicus greenlandicus
Ar. greenlandicus ‘micrumbilicatus’
L. pseudolamberti
L. lamberti
L. lamberti
L. praelamberti
L. henrici
Lon. nikitini
Lon. nikitini
Lon. nikitini
Lon. lahuseni
Lon. lahuseni
Lon. alpha
Lon. alpha
Lon. stenolobum
Lon. praestenolobum
C. arcticoides
C. arcticoides
C. arcticoides
C. arcticoides
C. recidivum
C. postelatmae
C. rubrum
C. elatmae
a b c d
гетерохронии, связанные с инновациями
(innovation-related heterochrony)
протерогенез (proterogenesis)
дейтерогенез (deuterogenesis)
гетерохронии, не связанные с инновациями (non-innovation heterochrony)
изменения не зафиксированы (no changes found)
B – брадигенез (bradygenesis)
T – тахигенез (tachygenesis)
a – ранняя граница стадии гладкой раковины
b – фаза максимальной относительной высоты оборотов
c – ранняя граница стадии высоких оборотов (СВО)
d – поздняя граница СВО

ром согласованного и параллельного развития этих процессов в одной группе организмов.

Другая сторона множественности гетерохроний – не мозаичное и согласованное сочетание разных гетерохроний, меняющееся при образовании новых таксонов. Такого рода устойчивые в пределах таксона комбинации являют синергизм гетерохроний, благодаря которому морфогенетические стадии выделяются не по одному, а по множеству признаков. В практике изучения аммонитов подобного типа стадии выделяются не часто, поскольку это требует более трудоемкого подхода и специфического материала, чем при обычных исследованиях в систематике. Тем не менее примеры качественного анализа морфогенезов видов одной филолинии существуют. Так, при изучении туронских аммонитов подсемейства Collignoniceratinae удалось определить статистически достоверные границы морфологических стадий по четырем разным признакам скульптуры, с привязкой к диаметру раковины, когда эти признаки впервые появляются в морфогенезе (Harada, Tanabe, 2005, fig. 2). Показано, что сдвиг этих границ в проксимальную или дистальную сторону происходил почти одновременно, что позволяет различать брадигенез и тахигенез по синергичным гетерохрониям в разных частях филогенетического ряда.

Рис. 32. Структура межвидовых гетерохроний, дейтерогенеза и протерогенеза в эволюции трех филогенетических рядов кардиоцератид бата и келловея (на основе рис. 27-30, а также: Киселев, 2022, рис. 1.6.37]). Указаны гетерохронии, выявленные по границам стадий или критическим фазам морфогенеза: a – ранняя граница стадии гладкой раковины; b – фаза максимальной относительной высоты оборотов, c - ранняя граница стадии высоких оборотов (СВО), d – поздняя граница СВО (объяснения см. в тексте). Последовательность видов в каждой филолинии и стратиграфических подразделений дана по (Киселев, 2022). Жирным шрифтом выделены виды, чей морфогенез изучен по пришлифовкам. Для остальных видов гетерохронии, выделенные по признакам формы раковины (b, c, d), экстраполированы. Стратиграфические подразделения (слева) представлены геохронологическими эквивалентами ярусов (века), подъярусов (хроны) и биогоризонтов (гемеры). Последовательность гемер обозначена цифрами и составлена из фрагментов шкал Восточной Гренландии, Европейской России и Северной Сибири (там же): 1 – *Ar. greenlandicus ‘micrumbilicatus’*, 2 – *Ar. greenlandicus greenlandicus*, 3 – *Ar. greenlandicus freboldi*, 4 – *A. ishmae* cf. *excentricum*, 5 – *A. ishmae ishmae*, 6 – *A. ishmae kochi*, 7 – *A. crassiplicatum*, 8 – *A. cranocephaloide*, 9 – *K. tychonis*, 10 – *C. variabile*, 11 – *C. lenaense*, 12 – *C. calyx involutum*, 13 – *C. calyx calyx*, 14 – *C. apertum*, 15 – *Kep. tenuifasciculatus*, 16 – *C. breve*, 17 – *C. frearsi*, 18 – *C. falsum*, 19 – *C. elatmae*, 20 – *Cad. tschernischewi*, 21 – *Cad. surensis*, 22 – *Cad. subpatruus*, 23 – *Ch. saratovensis*, 24 – *Kep. metorchus*, 25 – *Kep. gowerianus*, 26 – *Kep. curtilobus*, 27 – *Kep. galilaeii*, 28 – *S. calloviense*, 29 – *S. micans*, 30 – *P. fracidus*, 31 – *Cat. enodatum crispatum*, 32 – *C. milaschevici khudyaevi*, 33 – *Cat. enodatum enodatum*, 34 – *Cat. enodatum aeeta*, 35 – *K. medea medea*, 36 – *K. medea magnum*, 37 – *K. jason sedgwicki*, 38 – *K. jason jason*, 39 – *K. obductum*, 40 – *K. crassum*, 41 – *K. posterior*, 42 – *K. grossouvrei*, 43 – *F. allae allae*, 44 – *F. allae compressus*, 45 – *F. patruus*, 46 – *F. funiferus*, 47 – *K. kuklikum*, 48 – *L. henrici*, 49 – *L. praelamberti*, 50 – *L. lamberti*, 51 – *K. mojarovskii*, 52 – *Q. paucicostatum*.

Fig. 32. The structure of interspecific heterochrony, deuterogenesis, and proterogenesis in the evolution of three phylogenetic lineages of Bathonian and Callovian cardioceratids (based on Fig. 27–30, as well as: Kiselev, 2022, Fig. 1.6.37). Heterochrony identified along the boundaries of stages or critical phases of morphogenesis are indicated: (a) early boundary of the smooth shell stage; b – phase of the maximum relative whorl height, c – early boundary of the high whorl stage (HWS), d – late boundary of the HWS (see the text for explanations). The sequence of species in each phylogenetic lineage and stratigraphic units is given according to (Kiselev, 2022). Species whose morphogenesis has been studied by polishing are highlighted in bold type. For the remaining species, the heterochrony highlighted by shell shape traits (b, c, d) are extrapolated. Stratigraphic units (left) are represented by the geochronological equivalents of stages (ages), substages (chrones), and biohorizons (hemeras). The sequence of hemeras is indicated by numbers and is composed of fragments of the scales of Eastern Greenland, European Russia and Northern Siberia (ibid.).

2.2.6. Минификация и магнификация

2.2.6. Minification and magnification

В филетической истории большинства таксонов аммоноидей можно найти много примеров эволюции, которые привели к изменению нормы дефинитивных размеров раковины. Если такие изменения принципиально не меняли морфотип раковины, были относительно пропорциональными и не сопровождались заметными признаками переразвития или недоразвития, то их можно относить либо к минификации, при уменьшении терминального диаметра, или к магнификации – при его увеличении. Описание этих феноменов неизбежно приводит к нескольким взаимосвязанным вопросам: как определяются границы, отделяющие минификантов от магнификантов, и каковы минимальные и максимальные размерные отличия между ними.

Поскольку минификация и магнификация относятся к способам формирования филетического размера[24] организмов, разграничение этих феноменов может иметь смысл только в пределах изучаемой филолинии, за пределами которой критерии их выделения будут уже другими. Поэтому в разных филогенетических рядах абсолютные размеры аммонитов, относимых к одной и той же размерной морфе (минификантам или магнификантам), могут отличаться как угодно. Но в пределах данного филогенетического ряда минификацией или магнификацией является любое (в том числе и незначительное) филетическое уменьшение или увеличение нормального дефинитивного размера *относительно предкового таксона*. Таксономическим результатом таких процессов является образование нового таксона, начиная с подвида и заканчивая родом.

Экстремальный результат минификации приводит к условно пропорциональной карликовости, а магнификации – условно пропорциональному гигантизму. Размерная амплитуда между ними для каждого таксона, даже у разных родов и видов в пределах одного семейства, специфична. Вследствие этого гигантизм и карликовость – крайние результаты магнификации и минификации, являются относительными и определяются у каждого таксона по собственным размерным критериям. Поэтому минификацию и магнификацию можно различать только у таксонов в пределах филолинии, но не у фаун крупных таксонов, например, у аммоноидей в целом или их субтаксонов нижестоящего ранга (отрядов, надсемейств), отличающихся по размеру в разных стратиграфических уровнях. Анализ таких фаун (например, в: Swan, 1988; Dommergues et al., 2002; Monnet et al., 2012) имеет практическую ценность для выявления общих геоисторических тенденций, но для изучения размерных гетерохроний не годится.

Для понимания механизмов эволюционно значимых размерно-возрастных гетерохроний необходимо описание не только размерных изменений в филетической последовательности, но и требуется анализ связанного с ними морфогенеза. Такого рода синтез встречается нечасто, в основном при изучении мезозойских аммонитов в работах, отличающихся тщательным обоснованием филогенетических построений на основе всестороннего изучения онтогенезов. Для юрских аммоноидей наиболее показательные примеры в этом отношении представляют реконструкции филогенеза в семействах Liparoceratidae, Amaltheidae, Polymorphitidae (Dommergues, 1987; Marchand, Dommergues, 1988; Meister, 1988), Tulitidae (Courville et al., 1999), Reineckeiidae (Cariou, 1980), Kosmoceratidae (Brinkmann, 1929; Tintant, 1963); Aspidoceratidae (Bonnot, 1995, Bert, 2004), Ataxioceratidae (Hantzpergue, 1987) и в некоторых других. Анализ нескольких филолиний из таких примеров (**табл. 29**) позволяет наметить некоторые закономерности в эволюции дефинитивного размера на микроэволюционном уровне.

[24] Выражение "филетический размер" было использовано Д. Нивелом (Newell, 1948) как термин, удобный для для описания неуклонного увеличения средних взрослых размеров организмов в филогенетическом развитии таксонов (“phyletic size increase”, “increase in mean size during evolution”).

Таблица 29. Примеры минификации и магнификации у некоторых юрских и меловых аммоноидей из хорошо изученных филетических последовательностей. Названия видов даны так же, как и в публикациях (M, m – макроконхи и микроконхи). Номер вида в филетической последовательности указан в соответствии с опубликованными схемами филогенеза (некоторые виды, перечисленные в них, не приведены). Названия и определения гетерохроний дано в настоящей трактовке с учетом выводов авторов, исследовавших соответствующие филолинии.

Table 29. Examples of minification and magnification in some Jurassic and Cretaceous ammonoids from well-studied phyletic sequences. Species names are given in the same way as in publications (M, m – macroconchs and microconchs). The species number in the phyletic sequence is given in accordance with published phylogenesis schemes (some species listed in them are not given). The names and definitions of heterochrony are given in this interpretation, taking into account the conclusions of the authors who studied the corresponding phylogenetic lineages.

Виды аммонитов	Семейства аммонитов	Публикация	Номер филетической последовательности	Минификация	Магнификация	Изоморфоз	Непропорциональное изменение стадий с участием гетерохроний и инноваций				
							тахигенез	брадигенез	гиперморфоз	прогенез	инновации
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Beaniceras centaurus	Liparoceratidae	Dommergues, 1987; Marchand, Dommergues, 1988	3							+	+
Beaniceras rotundum			4	+						+	
Beaniceras luridum			5		+			+			
Aegoceras maculatum			6		+	+					
Aegoceras gr. *capricornus*			7	+						+	
Oistoceras crescens			8	+		+					
Oistoceras angulatum			9		+	+					
Oistoceras figulinum			10		+				+		+
Amaltheus stokesi	Amaltheidae	Dommergues, 1987; Meister, 1988	11		+		+		+		+
Amaltheus margaritatus		Meister, 1988	3		+	+					
Amaltheus engelhardti			4		+						+
Pleuroceras transiens			5							+	
Pleuroceras hawskerense forme *elaboratum*			7		+			+			
Pleuroceras hawskerense			8		+	+					
Bullatimorphites ymir	Tulitidae	Courville et al., 1999	3		+	+					
Bullatimorphites bullatimorphus			4		+	+					
Bullatimorphites hannoveranus			6	+		+					
Bullatimorphites cf. *hannoveranus*			7	+		+					
Bullatimorphites bullatus			8	+		+					
Bullatimorphites prachequense			9	+		+					
Bullatimorphites cosmopolita			10	+		+					
Collotia pamprouxensis [M]	Reineckeitidae	Cariou, 1980	2	+		+					
Collotia discus [M]			3		+	+					
Collotia multicostata [M]			4		+	+					
Collotia gigantea [M]			5		+	+					
Collotia falcata [M]			6							+	
Collotia bourquini [M]			7		+	+					
Collotia gaillardi [M]			6	+				+		+	
Collotia odysseus [M]			7								?
Collotia fraasi [M]			7		+				+		?
Collotia cf. *spathi* [M]			6	+		+					
Collotia thiebauti [M]			7		+	+					
Collotia coirieri [M]			8		+				+		+
Collotia coirieri [m]			2	+		+					
Collotia discus [m]			3	+		+					
Collotia multicostata [m]			4		+	+					
Collotia gigantea [m]			5		+	+					
Collotia gaillardi [m]			6	+							
Collotia fraasi [m]			6							+	
Collotia spathi [m]			6	+							
Collotia thiebauti [m]			7		+			+			

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Peltoceras retrospinatum [M]	Peltoceratinae	Bonnot, 1995	2	+			+				+
Peltoceras subtense [M]			3		+			+			
Peltoceras schroederi [M]			4		+		+	+			+
Peltoceratoides eugenii [M]			5	+		+					+
Peltoceratoides athletoides [M]			6		+	+	+	+			
Peltoceratoides williamsoni [M]			7		+		+	+	+		+
Peltoceratoides interruptum [M]			8	+		+	+				
Peltoceras retrospinatum [m]			2	+			+				
Peltoceras subtense [m]			3		+			+			
Peltoceras schroederi [m]			4		+		+	+			
Peltoceratoides eugenii [m]			5	+			+				
Peltoceratoides athletoides [m]			6		+			+			
Peltoceratoides williamsoni [m]			7		+			+			
Peltoceratoides interruptum [m]			8	+		+					
Gregoryceras defayi		Bert, 2004	2		+	+					
Gregoryceras tenuisculptum			3		+		+				+
Gregoryceras riazi			4		+		+				
Gregoryceras riaziformis			5		+		+				
Gregoryceras ferchaudi			6		+		+				+
Gregoryceras transversarium			7		+		+				
Gregoryceras devauxi			8		+		+				+
Gregoryceras aff. *fouquei*			9		+		+				+
Gregoryceras fouquei			10		+		+				
Eu. subbabeanum	Euaspidoceratinae	Bonnot, 1995	3		+	+					
Eu. armatum			4		+		+				
Eu. douvillei			5		+			+			
Eu. freii			6	+		+	+				
Eu. depereti			5	+			+				+
Eu. babeanum			6		+	+	+				
Eu. kobyi			8	+		+					
Lithacosphinctes gigantoplex	Ataxioceratidae	Hantzpergue, 1989	3		+	+					
Lithacosphinctes janus			3	+		+					
Lithacosphinctes achilles			4		+	+		+			
Progeronia sp.			5	+		+					
Ardescia virgatoides			4		+	+					
Ardescia pseudolictor			5	+		+					
Ataxioceras discoidale			5		+	+		+			
Tolvericeras sevogodense			2		+	+					
Tolvericeras murogense			3	+		+	+				
Gravesia lafauriana			4		+	+		+			
Gravesia irius transiens			7		+	+					
Gravesia gigas intermedia			8	+		+					
Catasigaloceras enodatum	Kosmoceratidae	Настоящая работа	2	+		+					
Kosmoceras medea			3		+	+					
Kosmoceras jason			4		+	+					
Kosmoceras obductum			5	+				+			
Kosmoceras crassum			6		+	+					
Kosmoceras posterior			7		+	+		+			
Prodeshayesites fissicostatus	Deshayesitidae	Bersac, Bert, 2012	2		+	+					
Prodeshayesites germanicus			3		+	+					
Prodeshayesites pseudokiliani			5		+			+			
Prodeshayesites laevisculus			6	+		+					
Deshayesites fissicostatus obsoletus			2		+	+					
Deshayesites fittoni			3	+		+					+
Deshayesites forbesi			4								+
Deshayesites annelidus			5		+	+					+
Deshayesites deshayesi			6		+	+					
Deshayesites grandis			7		+	+					+
Dufrenoyia furcata			8		+			+			+
Dufrenoyia dufrenoyi			9							+	
всего			**96**	**34**	**62**	**59**	**23**	**20**	**5**	**8**	**21**

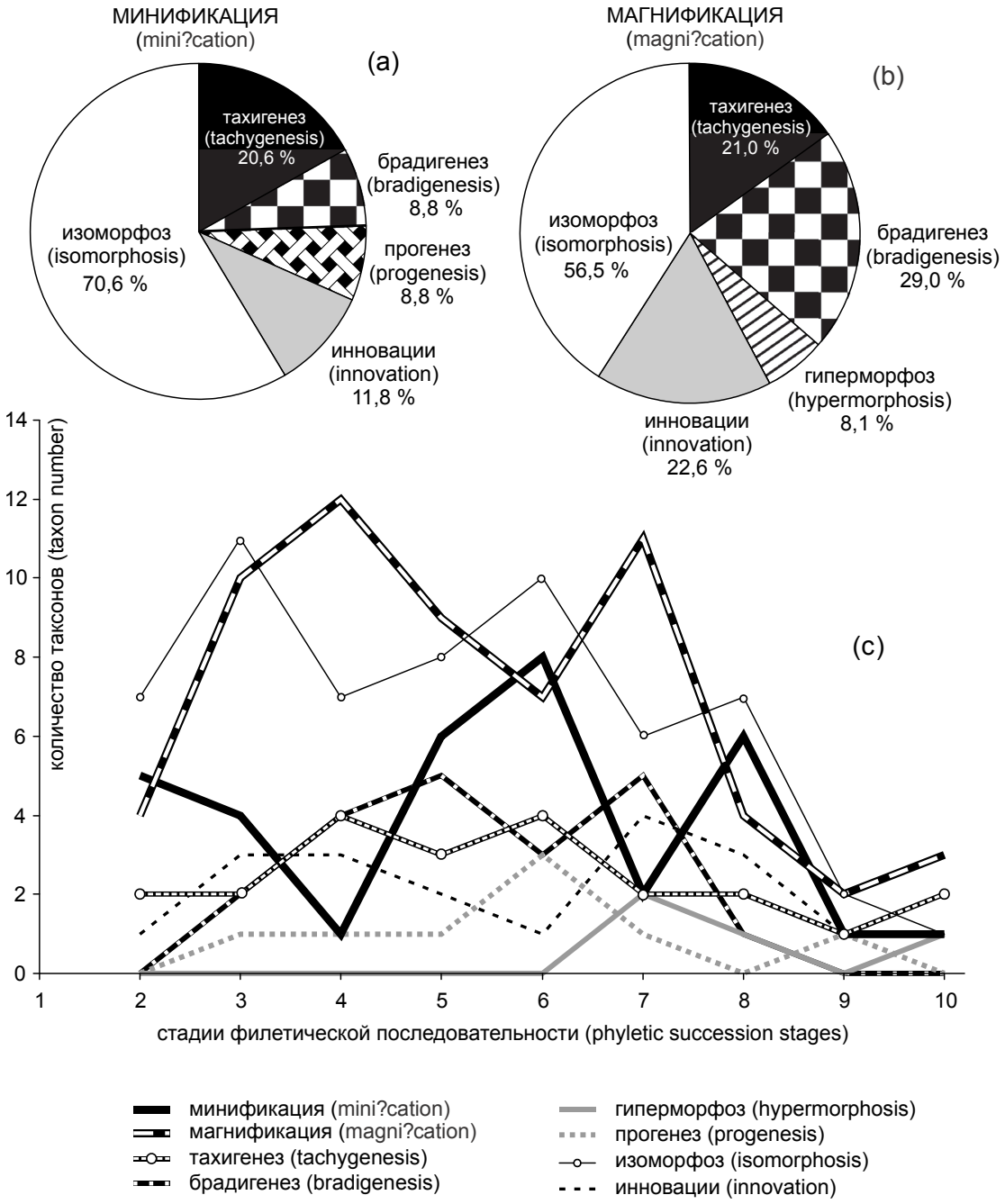


Рис. 33. Частотное соотношение феноменов развития (гетерохроний, инноваций и пропорциональных изменений) в эволюции юрских и меловых аммонитов (по данным анализа филогенетических рядов из **табл. 29)** при минификации **(a)**, магнификации **(b)** и в филетической последовательности в целом **(b)**. Диаграммы фигур (а) и (б) составлены без учета одновременных сочетаний нескольких феноменов, поэтому долевая сумма превышает 100 % (значение каждого феномена выражается как доля частоты феномена к частоте минификации – 34, или магнификации – 62).

Fig. 33. Frequency ratios of developmental phenomena (heterochrony, innovations and proportional changes) in the evolution of Jurassic and Cretaceous ammonites (based on phylogenetic series analysis from Table 29) during minification **(a)**, magnification **(b)** and in the whole phylogenetic sequence **(c)**. Diagrams of figures (a) and (b) are compiled without taking into account simultaneous combinations of several phenomena, so the fractional sum exceeds 100 % (the value of each phenomenon is expressed as a fraction of the frequency of the phenomenon to the frequency of minification, – 34, or magnification, – 62).

1. Почти все филетические последовательности аммоноидей, рассматриваемые в **табл. 29,** представлены одновременно случаями минификации и магнификации, тем не менее примеры магнификации существенно преобладают и составляют 64,6 % от общего количества таксонов (из 96 видов и подвидов аммонитов). Поскольку в таблицу занесены только случаи, связанные с изменением дефинитивных размеров, но не вошли данные о таксонах, не изменившихся в размерах (а таковые присутствуют в некоторых филогенетических рядах), то общее соотношение разных феноменов может несколько отличаться от рассмотренного. Но все же эта закономерность в том или ином виде отражает реальность. Насколько она характерна для всех или большинства аммоноидей, неизвестно, тем не менее наблюдающаяся тенденция неуклонного увеличения взрослых размеров в разных филолиниях отчасти соответствует известному правилу Копа[25].

2. Большинство видов, представленных в филолиниях (61,5 %), демонстрирует более или менее пропорциональное изменение большинства стадий морфогенеза (изоморфоз) как при минификации, так и при магнификации[26]. Соответственно, часть таксонов характеризуется непропорциональными изменениями в морфогенезе (38,5%) и смешанным типом изменений, при котором только часть стадий развивается непропорционально (13 %). Непропорциональность размерно-возрастных гетерохроний обусловлена тахигенезом (24 %), брадигенезом (20,8 %), частичным гиперморфозом (5,2 %), прогенезом (8,3 %) и возникновением новых стадий морфогенеза, – инноваций (21,9 %). Комплексные случаи сочетаний перечисленных феноменов, чья трактовка наименее однозначна, составляет 17,7 %.

Таким образом, размерно-возрастные гетерохронии сложным образом сочетаются с изоморфными и непропорциональными изменениями в морфогенезе и чаще всего неотделимы от обоих. Возникает вопрос, насколько эти соотношения определяют филетический размер таксонов.

При минификации изоморфоз встречается чаще (70,6 %), чем при магнификации (56,6 %). Соответственно, при магнификации более существенное значение имеют феномены непропорционального развития, в первую очередь брадигенез, затем тахигенез, инновации и частичный гиперморфоз[27] (**рис. 33a**). Наоборот, для минификации ведущее значение имеет тахигенез, и затем инновации, брадигенез и частичный прогенез (**рис. 33b**). Эти феномены образуют и комплексные сочетания в разных стадиях развития как при магнификации (17,7 %), так и при минификации (14,7 %). Выявлены сочетания брадигенеза и тахигенеза (только для магнификации, 6,5 % случаев) и различные сочетания пропорционального развития с другими феноменами.

3. Насколько филетический размер определяется различными филогенетическими

---

[25] Закон или правило Копа – эмпирическая наблюдаемая тенденция увеличения филетического размера в прогрессивном историческом развитии макротаксонов (семейства, отряды, классы). Она впервые была показана Э. Д. Копом на примере ископаемых млекопитающих и динозавров (Cope, 1885; 1896), а затем другими исследователями у беспозвоночных (Rensch, 1948; Newell, 1949 и др.). Закон был впервые сформулирован и обозначен как "Cope's Rule" Б. Реншем (Rensch, 1948, p. 230) и "Cope's Law" Н. Д. Ниеллом (Newell, 1949, p. 103).

[26] В данном случае пропорциональность относительна и принимается в том случае, если при сравнении морфогенезов двух соседних видов филолинии не видно диспропорциональных изменений в соотношении стадий. Поскольку точность разграничения морфогенетических стадий никогда не бывает абсолютной, зависит от изменчивости вида, качества выборки, выбранной методики периодизации морфогенеза, а также субъективности в выделении стадий, которая всегда присутствует в работах такой тематики, то положение границ стадий в любых схемах онтогенеза всегда предусматривает некую ошибку. Поэтому нарушение пропорций при изменении размеров можно наблюдать в любых примерах, но если они незначительны, то ими можно пренебречь.

[27] В данном случае частичный гиперморфоз и частичный прогенез – неформализованные понятия, означающие случаи незначительного переразвития или недоразвития, приводящие к некоторому изменению дефинитивных размеров, но не определяют этот процесс, как при полноценном гиперморфозе или прогенезе.

феноменами развития – гетерохрониями и инновациями? Об этом можно судить по синергизму минификаций и магнификаций с другими феноменами. Синергичные сочетания могут быть изучены через сравнение частотных кривых каждого феномена, образованных при наложении филогенетических рядов одного или нескольких родов аммонитов, образующих семейство или подсемейство, начиная с первого-второго вида (**рис. 33c**). Анализ частотной диаграммы, во-первых, позволяет констатировать, что в изученных филогенетических рядах аммоноидей правило Копа (увеличения филетического размера в филогенетическом ряду) не соблюдается. Несмотря на то, что магнификация, в целом, является преобладающим феноменом развития у большинства таксонов, чаще всего филетический размер увеличивается в середине филогенетического ряда, а не в конце.

Во-вторых, минификация и магнификация синергичны с разными феноменами: минификация – с изоморфозом (r = 0,695), а магнификация – с брадигенезом (r = 0,87) и инновациями (r = 0,72). Участие инноваций в последнем случае сводится чаще к протерогенезу, то есть к появлению новых стадий развития в середине морфогенеза с их последующим брадигенезом. В отдельных случаях минификация усиливается частичным прогенезом, а магнификация – частичным гиперморфозом. Последний чаще присутствует в конце филогенетических рядов и способствует увеличению дефинитивного размера, что может в какой-то мере отвечать правилу Копа.

Может ли этот синергизм отражать причинную зависимость между изменением филетического размера и остальными феноменами? Несомненно, что разница в средних дефинитивных размерах предков и потомков определяется не только филетическим изменением темпов роста, но и гетерохрониями. Однако, в каждом конкретном случае трудно определить, что

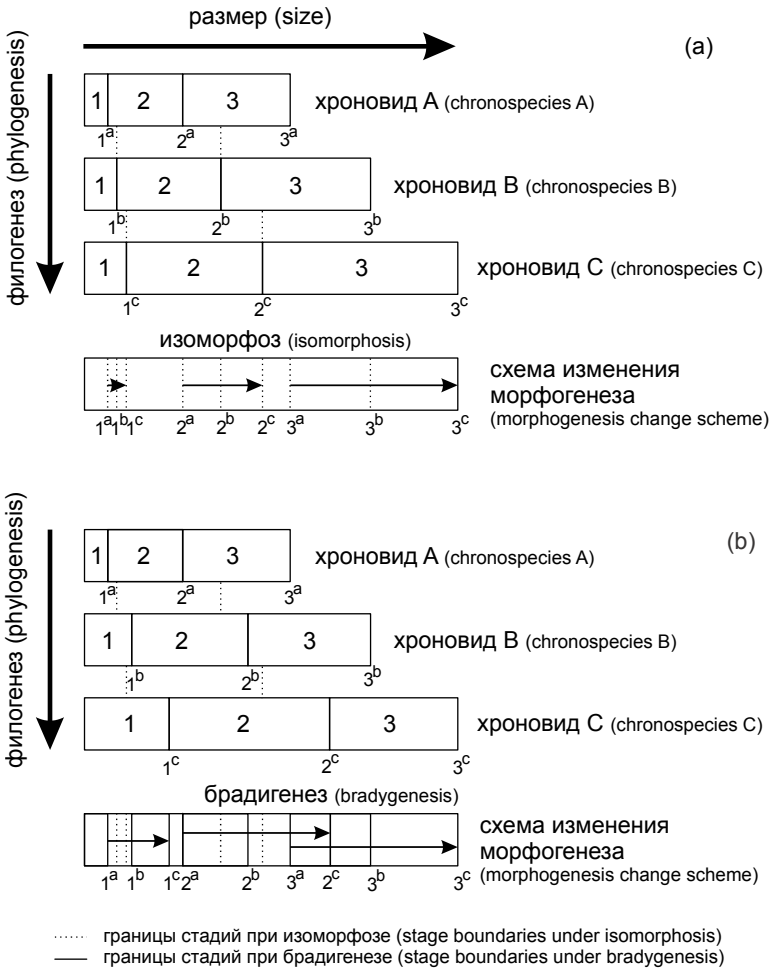


Рис. 34. Изменение положения границ стадий развития в результате магнификации трех условных хроновидов одной филолинии при изоморфозе **(a)** и брадигенезе **(b)**. Терминальные размеры хроновидов в обоих случаях одинаковы. Цифрами 1-3 обозначены стадии развития. Во всех этих вариантах размер принят в качестве хронометра развития. Брадигенезу подвержены стадии 1 и 2 за счет уменьшения продолжительности стадии 3, тем не менее оба случая могут восприниматься как один и тот же процесс, если не учитывать различие пропорций.

Fig. 34. Change in the position of the boundaries of developmental stages as a result of magnification of three conditional chronospecies of one phylogenetic line during isomorphosis (a) and bradygenesis (b). The terminal sizes of chronospecies are the same in both cases. Numbers 1-3 indicate the stages of development. In all these variants, the size is taken as a chronometer of development. Stages 1 and 2 are susceptible to bradygenesis by reducing the duration of stage 3, however, both cases can be perceived as the same process, if the difference in proportions is not taken into account.

является причиной, а что следствием непропорциональных изменений. Здесь может быть три варианта ответа:

1) изменение филетического размера есть основная причина возникновения гетерохроний, связанных с морфологическими изменениями. В таком случае, эти гетерохронии следует рассматривать как проявления филетической аллометрии, или алломорфозами (sensu [Huxley et al., 1940] non [Шмальгаузен, 1939]).

2) гетерохронии, связанные с морфологическими изменениями, наоборот, являются причиной изменения филетического размера. В первую очередь к ним относится гиперморфоз и прогенез.

3) Изменения филетического размера и формы происходили независимо и диссоциативно при условии, что развитие было мозаичным. Поэтому наблюдающийся синергизм следует рассматривать как случайное совпадение, возможно обусловленное особенностями методики исследования. Такой вариант в большей мере соответствует брадигенезу и тахигенезу.

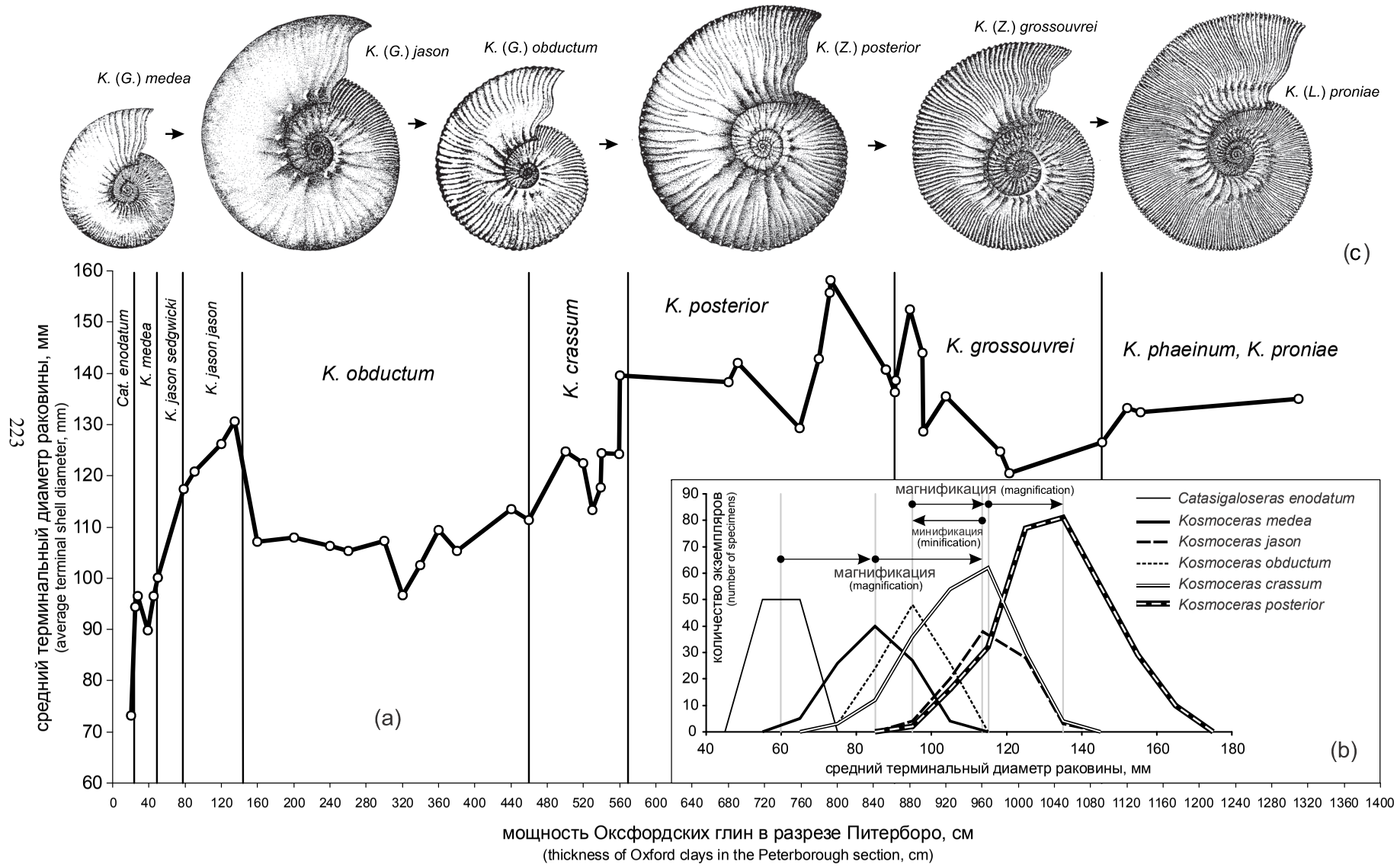
По всей видимости, все три варианта могли иметь место в развитии тех или иных таксонов, тем не менее остается вопрос, почему именно брадигенез отличается наибольшим синергизмом по сравнению с остальными гетерохрониями. Не исключено, что в отдельных случаях данный феномен определен ошибочно и его следует относить к изоморфозу, то есть пропорциональному растяжению стадий морфогенеза при магнификации и их сжатию при минификации. Поскольку изоморфоз отчасти механически напоминает брадигенез или тахигенез, то это иногда приводит к путанице в определении феноменов, если не использовать специальные методы проверки (например, как это было показано выше для бради- и тахигеронтии на примере космоцератид) (**рис. 34**).

Рассмотрим более подробно соотношение размерно-возрастных гетерохроний с брадигенезом и тахигенезом на примере аммонитов семейства космоцератид.

Kosmoceratidae. Как неоднократно было показано выше, до сих пор лучшим источником первичной информации для изучения эволюции рода *Kosmoceras* является уникальная по качеству материала, написанная почти сто лет назад работа Роланда Бринкманна (Brinkmann, 1929). Собранные им представительные выборки раковин космоцератин из 48 горизонтов разреза келловейского яруса под Питерборо позволяют не только всесторонне изучить изменчивость каждого вида, но и детально проследить эволюцию рода в среднем – начале позднего келловея (средняя юра).

Макроконхи представлены последовательностью из четырех родов и подродов (по современной систематике): *Catasigaloceras* – *Kosmoceras* (*Gulielmites*) – *K.* (*Zugokosmoceras*) – *K.* (*Lobokosmoceras*); и до 9 таксонов видового ранга (видов и хроноподвидов). В пределах данного филетического ряда наблюдается многократное изменение терминального диаметра раковины, что позволяет выявить эпизоды магнификации, минификации и синхронные (и, возможно, синергичные) с ними процессы. На видовом уровне в филолинии можно выделить 6 эпизодов магнификации, – *K.* (*G.*) *medea, K.* (*G.*) *jason, K.* (*Z.*) *crassum, K.* (*Z.*) *posterior* и *K.* (*L.*) *phaeinum,* и 2 эпизода минификации – *K.* (*G.*) *obductum* и *K.* (*Z.*) *grossouvrei.* Эволюция филетического размера зафиксирована двояким образом: по изменению среднестатистического размера во всех интервалах разреза (**рис. 35a**) и по смещению нормы (по моде) терминального диаметра раковины большинства видов (**рис. 35b**). Таким образом у видов рода *Kosmoceras* средний терминальный размер раковины является видоспецифическим признаком. В семействе космоцератид тенденция изменения филетического размера зародилась у последних представителей подсемейства Keppleritinae (*Sigaloceras micans* и *Catasigaloceras enodatum*) незадолго до появления рода *Kosmoceras*[28]. Происхождение этих видов в конце раннего келловея сопровождается

[28] Эта часть истории семейства не сохранилась в разрезе Питерборо, но хорошо изучена по другим разрезам келловея Англии и за ее пределами (Франция, Германия, Европейская Россия). Эпизоды магнификации и минификации семейства космоцератид, наблюдающиеся в разрезе Питерборо, зафиксированы во всех частях ареала одних и тех же видов в Бореально-Атлантической палеобиогеографической области.


K. (G.) medea
K. (G.) jason
K. (G.) obductum
K. (Z.) posterior
K. (Z.) grossouvrei
K. (L.) proniae
(c)
средний терминальный диаметр раковины, мм
(average terminal shell diameter, mm)
Cat. enodatum
K. medea
K. jason sedgwicki
K. jason jason
K. obductum
K. crassum
K. posterior
K. grossouvrei
K. phaeinum, K. proniae
(a)
мощность Оксфордских глин в разрезе Питерборо, см
(thickness of Oxford clays in the Peterborough section, cm)
количество экземпляров
(number of specimens)
магнификация (magnification)
минификация
(minification)
магнификация
(magnification)
Catasigaloseras enodatum
Kosmoceras medea
Kosmoceras jason
Kosmoceras obductum
Kosmoceras crassum
Kosmoceras posterior
средний терминальный диаметр раковины, мм
(b)

минификацией, после чего с магнификации берет начало среднекелловейская история семейства.

Кроме филетического размера в разрезе Питерборо у космоцератид наблюдается изменение филетической формы, то есть морфологии раковины по признакам основного звена. К таковым у данного семейства относится скульптура. В работе Бринкманна приводятся измерения диаметра раковины, при котором происходило исчезновение привентральных ребер и бугорков, на основе чего можно выделять границы морфогенетических стадий на последних оборотах. К сожалению, измерения сделаны выборочно, не у всех видов космоцератид, причем данные по исчезновению бугорков приведены для другой части филолинии, нежели данные по исчезновению ребер. Но даже их вполне достаточно, чтобы изучить синергизм различных гетерохроний.

Исчезновение внешних ребер изучено Бринкманном у трех видов космоцерасов: *K.* (*G.*) *obductum, K.* (*Z.*) *crassum* и *K.* (*Z.*) *posterior*. В истории этих видов диаметр раковины, при котором происходило исчезновение ребер, неуклонно увеличивался от первого вида к последнему пропорционально с увеличением филетического размера (**рис. 36а**). Соответственно, наблюдается растяжение морфогенетических стадий одновременно с двумя фазами магнификации (*K. crassum* и *K. posterior*). Тем не менее этот процесс нельзя рассматривать как брадигенез, поскольку он происходил когерентно с увеличением филетического размера. Следовательно, его следует относить к изоморфозу, а линию тренда, показывающую регрессию для трех видов, можно определять как линию изоморфоза (а также изогенеза). Отклонения от этой линии вправо характеризует тахигенез (для видов) или тахиморфию (для особей каждого вида). Наоборот, отклонения влево отвечают брадигенезу (для видов) и брадиморфии (для особей). Диаграмма показывает, что в выборке каждого вида отклонение испытывают только отдельные экземпляры, поэтому среди них можно выделять тахиморфы и брадиморфы. Следовательно, брадигенез или тахигенез среди этих видов не наблюдается.

Обратную картину мы видим по изменению другого признака – диаметра раковины, при котором отмечается исчезновение привентральных бугорков у видов *Cat. enodatum,*

Рис. 35. Изменение дефинитивных размеров у видов семейства Kosmoceratidae в филогенетической последовательности *Catasigaloceras – Kosmoceras* (*Gulielmites*) – *K.* (*Zugokosmoceras*) – *K.* (*Lobokosmoceras*). **(a)** – динамика терминального диаметра раковины видов космоцератид в формации Lower Oxford Clay, интервала 0-1320 см разреза Питерборо (Англия) по данным измерений Р. Бринкманна (Brinkmann, 1929, S. 103, Taf. 39). Вертикальными линиями показаны границы биостратонов (подзон и биогоризонтов), установленных в разрезе по распространению данных видов (по: Callomon, 1955; 1964; Киселев, 1922). **(b)** – частотное распределение видов космоцератид из формации Lower Oxford Clay по терминальному диаметру раковины, направление эволюционных преобразований и последовательность минификации и магнификации. Вертикальными серыми линиями обозначены моды. **(c)** – изображения раковин *K. medea* (Brinkmann, 1929, Taf. 3, fig. 1 – интервал 30 см); *K. jason* (Brinkmann, 1929, Taf. 3, fig. 2 – интервал 132 см); *K. obductum* (Brinkmann, 1929, Taf. 3, fig. 3 – интервал 185 см); *K. posterior* (Brinkmann, 1929, Taf. 3, fig. 4 – интервал 560 см); *K. grossouvrei* (Brinkmann, 1929, Taf. 3, fig. 5 – интервал 855 см); *K. proniae* (Brinkmann, 1929, Taf. 3, fig. 7 – интервал 1291 см).

Fig. 35. Changes in definitive sizes in species of the family Kosmoceratidae in the phylogenetic sequence *Catasigaloceras – Kosmoceras* (*Gulielmites*) – *K.* (*Zugokosmoceras*) – *K.* (*Lobokosmoceras*). **(a)** Dynamics of the terminal shell diameter of kosmoceratid species in the Lower Oxford Clay Formation, interval 0-1320 cm, Peterborough section (England) according to measurements by R. Brinkmann (Brinkmann, 1929, S. 103, Taf. 39). Vertical lines show the boundaries of biostratons (subzones and biohorizons) established in the section according to the distribution of these species (according to: Callomon, 1955; 1964; Kiselev, 1922). **(b)** Frequency distribution of kosmoceratid species from the Lower Oxford Clay Formation by terminal shell diameter, direction of evolutionary transformations, and sequence of minification and magnification. Modes are marked with vertical gray lines. **(c)** images of shells of *K. medea* (Brinkmann, 1929, Taf. 3, fig. 1, interval 30 cm); *K. jason* (Brinkmann, 1929, Taf. 3, fig. 2, interval 132 cm); *K. obductum* (Brinkmann, 1929, Taf. 3, fig. 3, interval 185 cm); *K. posterior* (Brinkmann, 1929, Taf. 3, fig. 4, interval 560 cm); *K. grossouvrei* (Brinkmann, 1929, Taf. 3, fig. 5, interval 855 cm); *K. proniae* (Brinkmann, 1929, Taf. 3, fig. 7, interval 1291 cm).

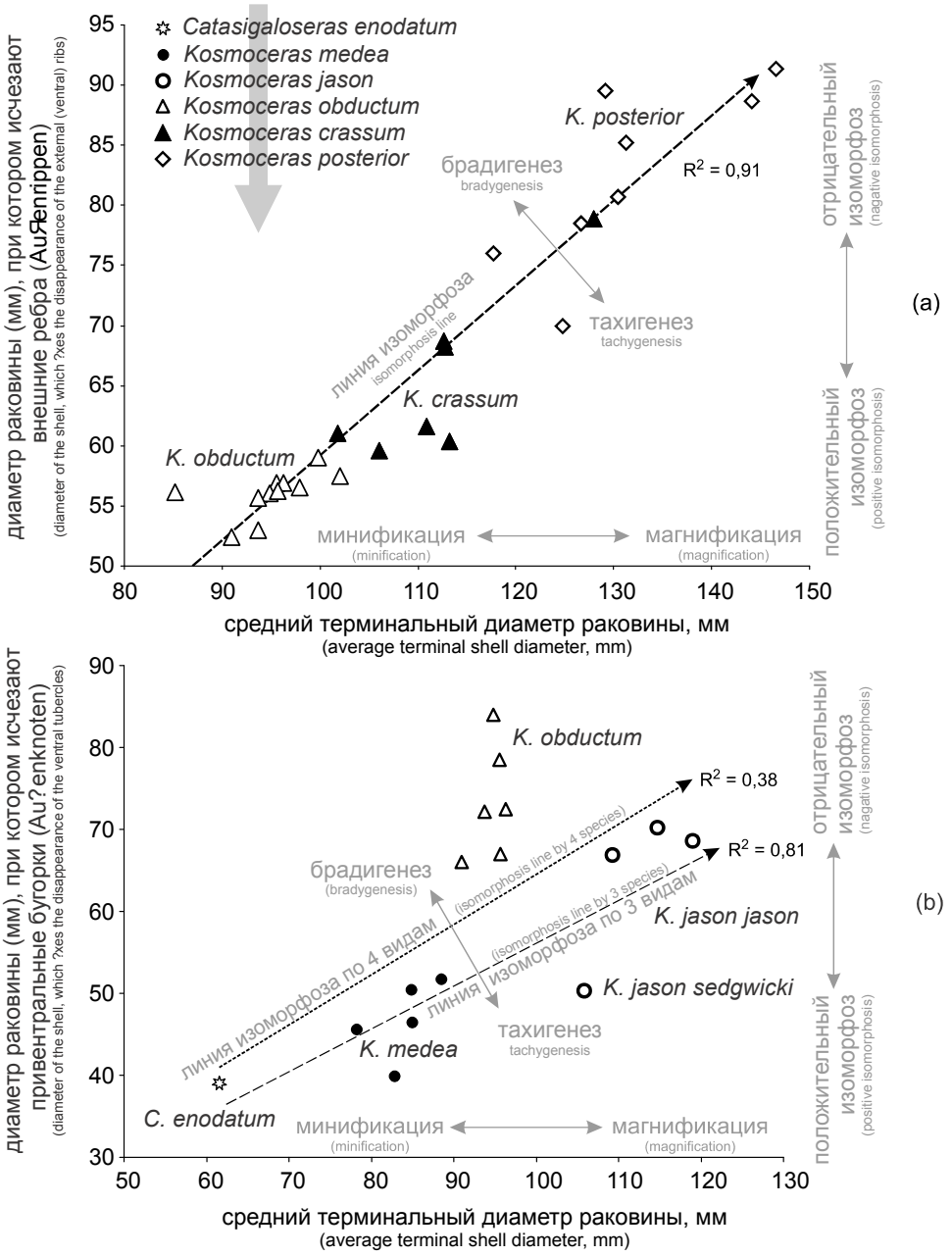


Рис. 36. Корреляция терминального диаметра раковины и диаметра раковины, при которых происходит исчезновение внешних (привентральных) ребер **(a)** и привентральных бугорков **(b)**. Диаграмма показывает соотношение размерно-возрастных гетерохроний (минификации и магнификации) и гетерохроний по скорости морфогенеза (тахигенеза и брадигенеза) в эволюции видов семейства Kosmoceratidae. Диаграммы построены по данным измерений космоцератид из формации Lower Oxford Clay разреза Питерборо (Англия), опубликованным в работе Р. Бринкманна (Brinkmann, 1929, Taf. 39, 45, 47, 50). Для фиг. (б) показаны две линии тренда (являются также линиями изоморфоза): для распределения выборки по трем видам (длинный пунктир) и по четырем видам (точечный пунктир). Объяснения см. в тексте.

Fig. 36. Correlation of the terminal shell diameter and the diameter of the shell, which fixes the disappearance of the external (ventral) ribs **(a)** and ventral tubercles **(b)**. The diagram shows the relationship of size-age heterochrony (minification and magnification) and heterochrony established by the rate of morphogenesis (tachygenesis and bradygenesis) in the evolution of species of the Kosmoceratidae family. The diagrams are based on measurements of kosmoceratids from the Lower Oxford Clay Formation of the Peterborough section (England), published in Brinkmann (1929, Taf. 39, 45, 47, 50). Two trend lines (also isomorphosis lines) are shown for Fig. (b): for the sampling distribution of three species (long dashed line) and of four species (dotted line). See text for explanation.

K. medea, K. jason и *K. obductum* (**рис. 36b**). В данном случае эволюция происходила изоморфно только по первым трем видам, а у *K. obductum* наблюдается отклонение от линии изоморфоза в область брадигенеза одновременно с минификацией. Это свидетельствует о том, что последний вид был образован от *K. jason* с участием брадигенеза. У *K. obductum* брадигенез претерпевала стадия, на которой привентральные бугорки хорошо выражены, при этом ее поздняя граница испытывала филогенетическое смещение в дистальную сторону. Как именно в количественном отношении продолжается эта новая тенденция развития у следующих видов, *K. crassum*[29] и *K. posterior*, неизвестно, поскольку Бринкманн по ним результаты измерений не опубликовал. Но о ее продолжении можно судить на основе визуального сравнения разных видов космоцерасов: начиная с *K. posterior* терминальная раковина теряет стадию гладкой раковины, характерную для *Kosmoceras* (*Gulielmites*), и приобретает выраженную скульптуру (ребра и бугорки) (**рис. 35c**). Собственно, именно этим отличается подрод *K.* (*Zugokosmoceras*) от предкового подрода, поэтому его происхождение следует связывать с брадигенезом.

В данном примере уменьшение филетического размера у *K. obductum* (минификация) происходило независимо от брадигенеза, поскольку при обратном процессе, – последующей прогрессирующей магнификации у потомков этого вида (*K. crassum* и *K. posterior*), так же наблюдается брадигенез по тем же признакам. Поэтому единственной гетерохронией формы, которая действительно оказалась синергичной с размерной гетерохронией у космоцерасов, можно считать изоморфоз. Брадигенез в той же группе аммонитов сочетался как с магнификацией, так и с минификацией, но был при этом не синергичен.

Вопрос о синергизме и причинной связи гетерохроний формы с минификацией и магнификацией у аммонитов может быть в той или иной степени решен только на основе детальных морфометрических исследований и обширного материала. В настоящее время намечены только подходы к такому изучению.

[29] *K. (Zugokosmoceras) crassum* Tintant был выделен Г. Тинтаном в 1963 г. (голотип: Tintant, 1963, табл. XXIX, фиг. 2), поэтому Р. Бринкманн мог рассматривать только преемственность *K. obductum* (=*K. obductum obductum*, по Бринкманну) и *K. posterior* (=*K. obductum posterior*, по Бринкманну). Биогоризонт *K. crassum* в разрезе Питерборо занимает верхнюю часть подзоны Obductum в интервале 460-560 см (Киселев, 2022, с. 502).

2.2.7. Гиперморфоз

2.2.7. Hypermorphosis

Филогенетически обусловленная пролонгация или растяжение последней стадии морфогенеза, вызванная отсрочкой размножения или сдвигом возраста позднезрелой и сенильной стадий развития, приводит к появлению новых видов, у которых, по сравнению с предками, нередко наблюдается переразвитие морфологических признаков. Такой процесс преобразования морфогенеза соответствует гиперморфозу. У аммонитов гиперморфоз сопровождается изменением терминального или двух последних оборотов раковины, увеличением дефинитивного размера вплоть до гигантизма и, зачастую (но не обязательно) у макроконхов, переходом в новый размерно-морфологический тип – мегаконхи. К этим особенностям иногда добавляется заметное преобразование орнамента на конечной жилой камере, что отражает процесс переразвития. У таксонов с неразвитой скульптурой, отличающихся в той или иной степени гладкой раковиной, признаки такого процесса не наблюдаются, что затрудняет определение гиперморфоза. В таких случаях результат гиперморфоза мало отличим от магнификации, которая также нередко приводит к гигантизму и формированию мегаконхов. Кроме скульптуры признаки переразвития наблюдаются и в структуре лопастной линии и общей ее извилистости[30].

Указания на гиперморфоз у аммонитов стали появляться в публикациях обзорно-таксономического плана сразу после выхода основных работ Канонической модели. Они отмечаются в семействах триасовых (Sibiritidae), юрских (Polymorphitidae, Liparoceratidae, Amaltheidae, Hildoceratidae, Sphaeroceratidae, Macrocephalitidae, Aspidoceratidae) и меловых аммоноидей (Neocomitidae, Berriasellidae, Oosterellidae, Crioceratidae). При этом с гиперморфозом связывалось не только происхождение видов, но и таксонов более высокого ранга, вплоть до семейства (**табл. 8**). Доля случаев с указанием на гиперморфоз в рассмотренных работах составляет 15,8 % (от 329 таксонов). В качестве основного признака гиперморфоза в таких примерах использовался относительный размер взрослой раковины, поэтому нередко любое филетическое увеличение размера объяснялось гиперморфозом. Поскольку гигантизм может быть результатом не только гиперморфоза, но и магнификации, то подобные трактовки зачастую требуют критического пересмотра и дополнительных исследований. Также, при анализе гетерохроний у аммонитов в рамках Канонической модели гиперморфоз не отделяется от гиперперагенеза, феномена внутривидовой изменчивости, поэтому общий объем случаев полноценного гиперморфоза (с филетическим содержанием), указанных в публикациях, может быть существенно меньше.

Изучение распределения гетерохроний по таксонам аммонитов, проведенное Н. Ландманом и Дж. Р. Жейсо (Landman, Geyssant, 1993) у 36 семейств юрских и меловых аммонитов, позволило выявить 19 случаев гиперморфоза, что составило 11,37 % от всех таксонов (167). Большинство из них – 84 %, согласно Ландману и Жейсо, относится к неритической нектобентосной экологической группе. К сожалению, авторы не опубликовали список таксонов с обозначенными примерами гетерохроний, что не позволяет выяснить, какие именно случаи в их работе относятся к гиперморфозу.

Рассмотрим несколько показательных примеров гиперморфоза.

Perisphinctinae. Это подсемейство зародилось на границе средней-поздней юры во второй половине позднего келловея, после чего испытало бурное развитие на протяжении всего оксфордского века и в раннем кимеридже. Первые макроморфы (род *Alligaticeras*) имели сравнительно небольшие размеры, до 100 мм, и относятся к морфогруппе макроконхов. Начиная со среднего оксфорда филетический размер

[30] Усложнение лопастной линии у предполагаемых гиперморфов может объясняться также аллометрическим эффектом гигантизма. При такой трактовке переразвитие формы перегородки следует рассматривать как филогенетическую аллометрию или алломорфоз, а не результат гиперморфоза (Newell, 1949).

макроморфов резко увеличивается, что привело к появлению в среднем и позднем оксфорде разнообразных гигантов-мегаконхов, с диаметром раковины до 500 мм. У многих из них в конце среднего и в начале позднего оксфорда наблюдаются ярко выраженные признаки переразвития, что позволяет предполагать участие гиперморфоза в эволюции их морфогенеза. В первую очередь переразвитие захватывает скульптуру терминального оборота раковины, в результате чего зрелые раковины несут очень грубые и широкие ребра, переходящие в толстые валики или бугры, разделенные большим промежутком, иногда превышающим ширину самого модифицированного ребра. Этот процесс происходил постепенно, при этом каждый его этап знаменовался появлением нового таксона родового-подродового ранга: *Kranaosphinctes, Arisphinctes* (начало среднего оксфорда – фаза Plicatilis) и *Perisphinctes* (вторая половина среднего оксфорда – начало позднего оксфорда: фазы Transversarium/Pumilus и Bifurcatus/Cautisnigrae[31]). Каждый из этих этапов филогенеза одновременно демонстрирует смену различных механизмов гиперморфоза, образующих некую закономерную последовательность, в конце которой формируется законченная гиперморфная морфология раковины.

На первом этапе эволюции группы, в роде *Kranaosphinctes,* происходило увеличение филетического размера без заметного преобразования орнамента. При этом пять последних оборотов раковины у всех представителей рода покрыты однообразными плотно расставленными ребрами, у которых вплоть до конечного устья не меняются ни относительное межреберное расстояние, ни форма (**рис. 37**, фиг. 1). Такой тип скульптуры Р. Инэ (Enay, 1966) предложил называть изокостатным. В морфогенезе пяти последних оборотов рода *Kranaosphinctes* можно выделить только одну стадию – кранаосфинктовую (**рис. 38**).

У рода *Arisphinctes* происходило незначительное преобразование ребер на последних оборотах раковины: увеличилось относительное межреберное расстояние и высота ребер. При этом пропорции поперечного сечения оборотов стали более высокими. Это привело к появлению новой стадии, которая здесь обозначается как арисфинктовая (**рис. 38**). У одних видов эта стадия возникла только на терминальном обороте (**рис. 37**, фиг. 2), а у других ее ранняя граница продвинулась проксимально на два оборота, а иногда и более, от конечного устья (**рис. 37**, фиг. 3). Таким образом, наблюдается явное *растяжение* арисфинктовой стадии, что сочетается с незначительным развитием ее морфологии.

У более поздних видов, уже относящихся к роду *Perisphinctes,* растяжение арисфинктовой стадии прекращается, но на терминальном обороте происходит дальнейшее увеличение межреберного расстояния и огрубление ребер. Так формируется вариокостатный тип скульптуры (термин У. Аркелла: Arkell, 1935), характеризующий резкие различия ребристости в начале и в конце морфогенеза. Этот процесс уже, несомненно, является *переразвитием*, а часть морфогенеза раковины с признаками переразвития можно выделить в новую стадию – перисфинктовую. У первых *Perisphinctes* (**рис. 37**, фиг. 4, 5) арисфинктовая стадия еще сохраняется на предпоследнем обороте, а перисфинктовая занимает приблизительно весь терминальный оборот. У более поздних видов (**рис. 37**, фиг. 6) перисфинктовая стадия начинает сокращаться вместе с арисфинктовой и занимает уже меньше терминального оборота, а иногда и меньше половины терминального оборота. Это связано с растяжением (брадигенезом) кранаосфинктовой стадии. Тем не менее этот процесс также сопровождается более глубоким переразвитием грубого орнамента перисфинктовой стадии: боковые бугры, первоначально округлые и полого-валикообразные, становятся треугольными с резкими и круто падающими краями.

Таким образом, гиперморфоз в эволюции перисфинктин проявился *не* в одновременном сочетании всех возможных его механизмов, а в определенной их последовательности (**рис. 38**):

[31] Названия фаз соответствуют названиям зон оксфордского яруса средиземноморской шкалы (перед косой чертой) и бореальной (английской) шкалы (после косой черты), по (Cariou et al., 1997).

1. *Фаза гигантизма*: увеличение филетического размера у *Kranaosphinctes* с изокостатной скульптурой.

2. *Фаза развития скульптуры*: появление арисфинктовой стадии и зарождение вариокостатной скульптуры.

3. *Фаза растяжения*: удлинение арисфинктовой стадии в проксимальную и (или) в дистальную сторону.

4. *Фаза раннего переразвития*: глубокая трансформация скульптуры и появление перисфинктовой стадии с резко вариокостатной скульптурой.

5. *Фаза позднего переразвития*: дальнейшее изменение вариокостатной скульптуры.

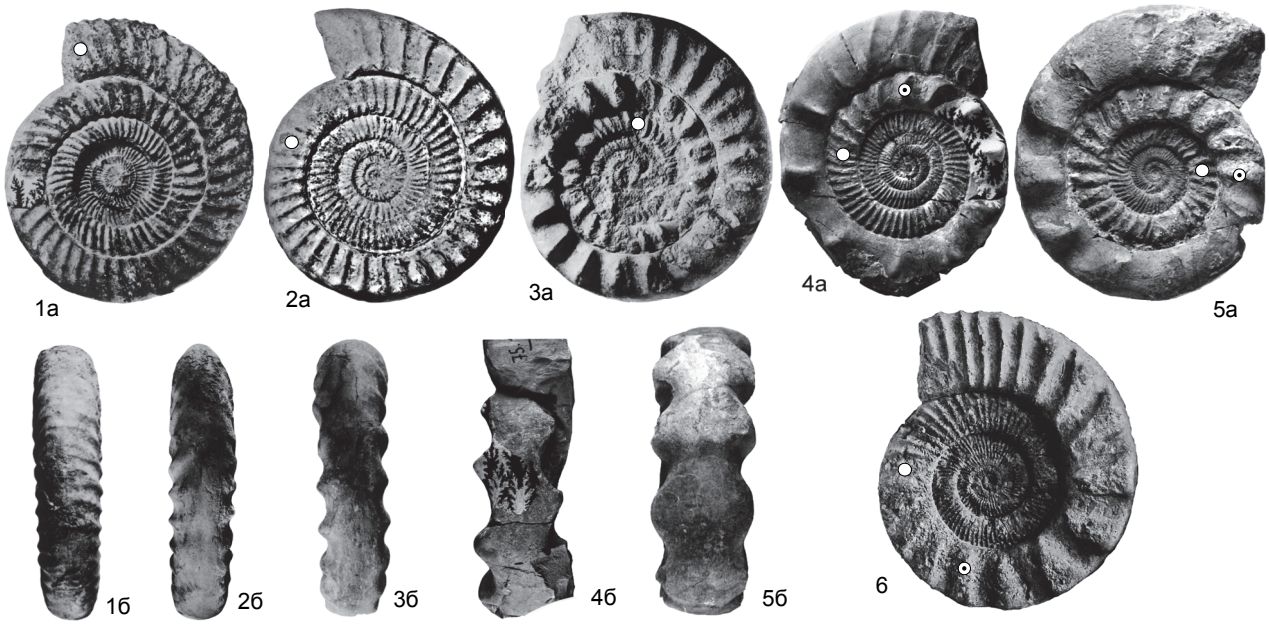


Рис. 37. Ряд гиперморфных преобразований у видов подсемейства Perisphinctinae из среднего и верхнего оксфорда Европы. **1а, б** – *Kranaoshpinctes bullingdonensis*. Голотип. Англия, средний оксфорд, зона Plicatilis (Arkell, 1939, pl. 40, fig. 4). Д= 411 мм. **2а, б** – *Arisphinctes cowleyensis*. Англия, средний оксфорд, зона Plicatilis (Arkell, 1939, pl. 28, fig. 4). Д= 465 мм. **3а, б** – *Arisphinctes maximus*. Англия, средний оксфорд, зона Plicatilis (Arkell, 1939, pl. 19, fig. 3). Д=482 мм. **4а, б** – *Perisphinctes parandieri.* Неотип. Франция, средний оксфорд, зона Transversarium, нижняя часть (Enay, 1966, pl. 6, fig. 1). Д=390 мм. **5а, б** – *Perisphinctes* ex gr. *andelotensis*. Франция, средний оксфорд, зона Transversarium, нижняя часть (Enay, 1966, pl. 9, fig. 3). Д=300 мм. **6а, б** – *Perisphinctes cuneicostatus*. Польша, верхний оксфорд, зона "*P. wartae* и *A. alternans*" (Malinowska, 1972, pl. 14). Д=460 мм. Граница кранаосфинктовой и арисфинктовой стадии обозначена пустым кружком, начало перисфинктовой стадии – кружком с точкой. Расположение экземпляров не соответствует точной стратиграфической последовательности. Все фигуры сильно и непропорционально уменьшены.

Fig. 37. Series of hypermorphic transformations in species of the subfamily Perisphinctinae from the Middle and Upper Oxfordian of Europe. **1a, b** – *Kranaoshpinctes bullingdonensis*. Holotype. England, Middle Oxfordian, Plicatilis Zone (Arkell, 1939, pl. 40, fig. 4). D=411 mm. **2a, b** – *Arisphinctes cowleyensis*. England, Middle Oxfordian, Plicatilis Zone (Arkell, 1939, pl. 28, fig. 4). D = 465 mm. **3a, b** – *Arisphinctes maximus*. England, Middle Oxfordian, Plicatilis Zone (Arkell, 1939, pl. 19, fig. 3). D=482 mm. **4a, b** – *Perisphinctes parandieri*. Neotype. France, Middle Oxfordian, Transversarium Zone, lower part (Enay, 1966, pl. 6, fig. 1). D=390 mm. **5a, b** – *Perisphinctes* ex gr. *andelotensis*. France, Middle Oxfordian, Transversarium Zone, lower part (Enay, 1966, pl. 9, fig. 3). D=300 mm. **6a, b** – *Perisphinctes cuneicostatus*. Poland, Upper Oxfordian, "P. wartae and A. alternans" Zone (Malinowska, 1972, pl. 14). D=460 mm. The boundary of the kranaosphinctic and arisphinctic stages is marked by a blank circle, the beginning of the perisphinctic stage by a circle with a dot. The arrangement of the specimens does not correspond to the exact stratigraphic sequence. All figures are strongly and disproportionately reduced.

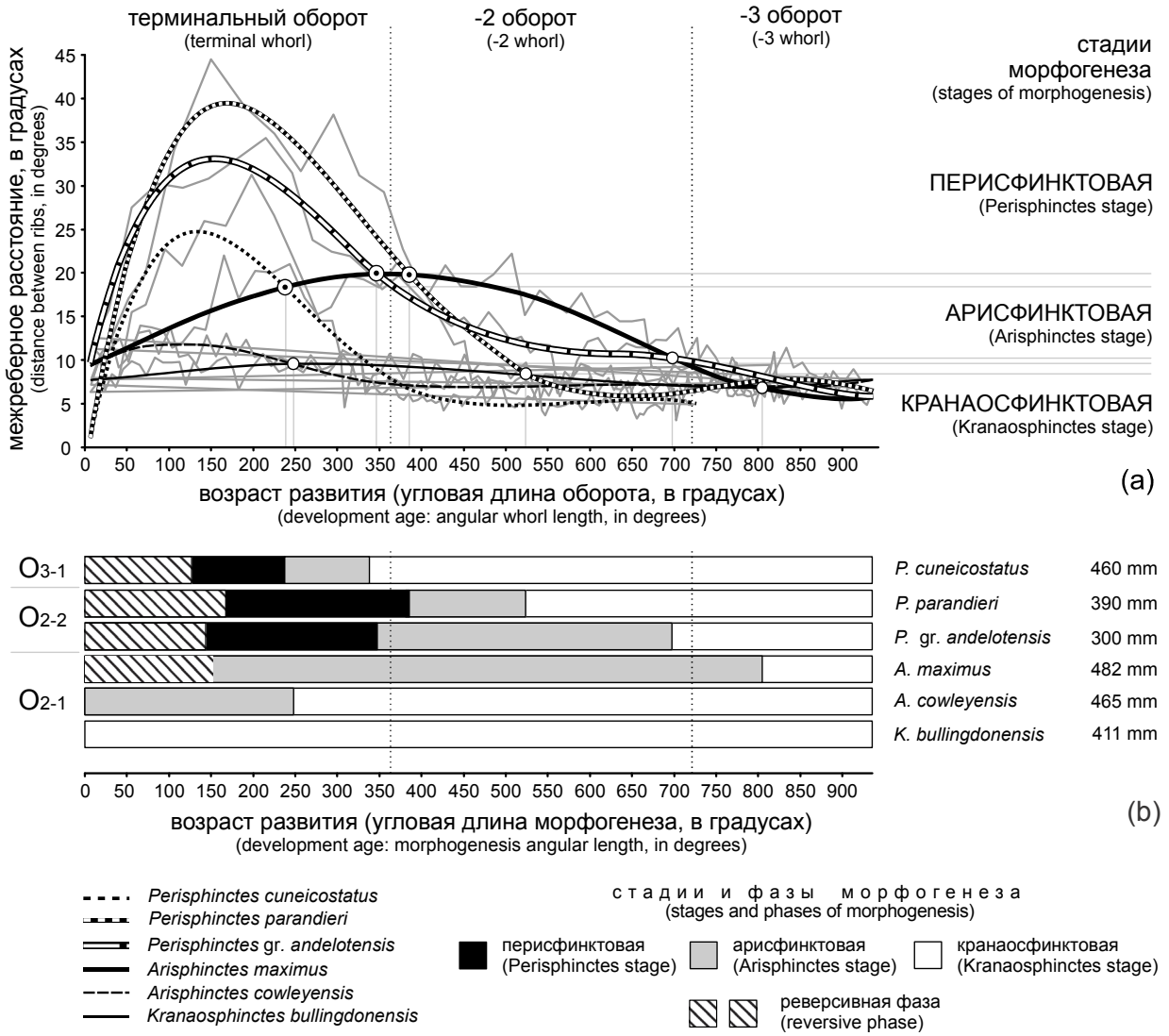


Рис. 38. Структура гиперморфных преобразований в морфогенезе видов подсемейства Perisphinctinae из среднего и верхнего оксфорда Европы. **(a)** – Изменение межреберных расстояний (в угловых величинах) в морфогенезе трех последних оборотов 6 видов перисфинктин. Измерения проведены по фотографиям оригиналов, изображенных на **рис. 36**. В качестве морфогенетического хронометра использована угловая длина оборота, которая характеризует возраст развития. Линии тренда являются полиномами пятой степени. Границы морфогенетических стадий расположены на пересечении линий трендов разных видов (объяснения см. в тексте). **(b)** – последовательность стадий морфогенеза у 6 видов перисфинктин. Границы стадий проведены эмпирически на основании анализа фиг. (a). Расположение экземпляров не соответствует точной стратиграфической последовательности. O_{2-1} – средний оксфорд, зона Plicatilis; O_{2-2} – средний оксфорд, зона Transversarium, нижняя часть; O_{3-1} – верхний оксфорд, зона Transversarium, верхняя часть.

Fig. 38. Structure of hypermorphic transformations in the morphogenesis of species of the subfamily Perisphinctinae from the Middle and Upper Oxfordian of Europe. **(a)** – Change in intercostal distances (in angular magnitudes) in morphogenesis of the last three whorls of 6 species of Perisphinctinae. Measurements were taken from photographs of the originals shown in Fig. 36. The angular length of a whorls is used as the morphogenetic chronometer, which characterises the age of development. The trend lines are polynomials of the fifth degree. Boundaries of morphogenetic stages are located at the intersection of trend lines of different species (see the text for explanation). **(b)** – sequence of morphogenesis stages in 6 species of perisphinctines. Stage boundaries are drawn empirically based on analysis of Fig. (a). The arrangement of specimens does not correspond to the exact stratigraphic sequence. O2-1, Middle Oxfordian, Plicatilis Zone; O2-2, Middle Oxfordian, Transversarium Zone, lower part; O3-1, Upper Oxfordian, Transversarium Zone, upper part.

Таково генеральное направление преобразования морфогенеза раковины у макроморфных перисфинктин, которое в одних случаях лучше выражено во времени, при филетическом видообразовании, или в пространстве, при географическом видообразовании. Безусловно, в деталях этот процесс был более сложным, чем показан выше на примере морфогенеза экземпляров некоторых характерных видов, и при комплексном анализе материала по большинству видов картина положения границ морфогенетических стадий может измениться. Но, скорее всего, эти изменения не будут радикальными.

Рассмотренный выше гиперморфный процесс был показан с использованием относительной шкалы возраста развития (по угловой длине оборотов), продолжительность которого одинакова у любых видов. Если рассматривать тот же процесс на основе шкалы времени развития, продолжительность которого отличается не только у видов, но и варьирует в популяции, то хронологические рубежи морфогенетических преобразований дадут другую картину. В частности, должны уточниться направления растяжения арисфинктовой стадии. При использовании шкалы возраста развития она всегда растягивается в проксимальную сторону, поскольку в качестве опорной константы развития, – отправной точки прослеживания морфогенетических изменений, в данном случае взят конец морфогенеза (терминальное устье раковины), относительный возраст которого всегда одинаков у всех видов и особей – 100 %. Между тем время развития этого момента может увеличиваться при предполагаемой отсрочке созревания и гиперморфной пролонгации онтогенеза в дистальном направлении. В этом же направлении должно происходить растяжение последней стадии морфогенеза. К сожалению, материал, который представляют аммониты для исследования, не всегда дает возможность установить время развития даже в пересчете на диаметр раковины (одного из морфогенетических хронометров), поэтому в большинстве случаев получается использовать только относительный возраст развития, при котором растяжение любых стадий от конца морфогенеза всегда происходит проксимально, а сжатие – дистально. По той же причине невозможно определить, насколько гиперморфоз у перисфинктин изменил продолжительность онтогенеза по сравнению с предковыми таксонами, без использования измерений по другим хронометрам развития.

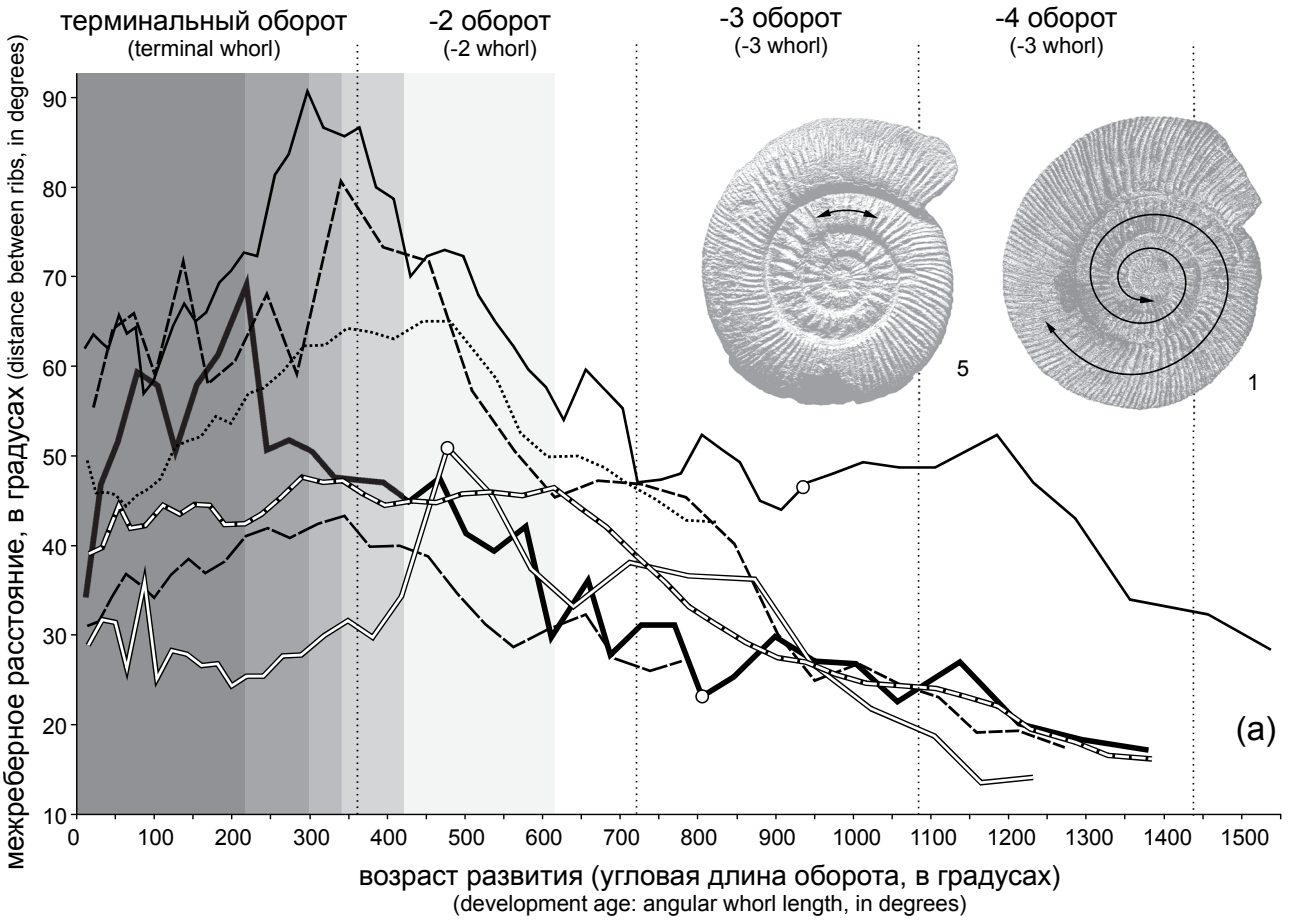
В конце терминального оборота полностью сохранившихся раковин перисфинктин наблюдается уменьшение межреберных расстояний и общее сгущение скульптуры. Эта часть терминальной стадии развития представляет реверсивную фазу морфогенеза, соответствующую геронтической (старческой или сенильной) фазе онтогенеза. Ее продолжительность не превышает половины конечного оборота и в среднем составляет около четверти оборота перед конечным устьем (**рис. 38**). Реверсивная фаза также может быть предметом гиперморфоза, но у перисфинктин ее преобразование в таком направлении не получило дальнейшего развития. У других таксонов именно ее растяжение оказалось основным способом гиперморфных изменений.

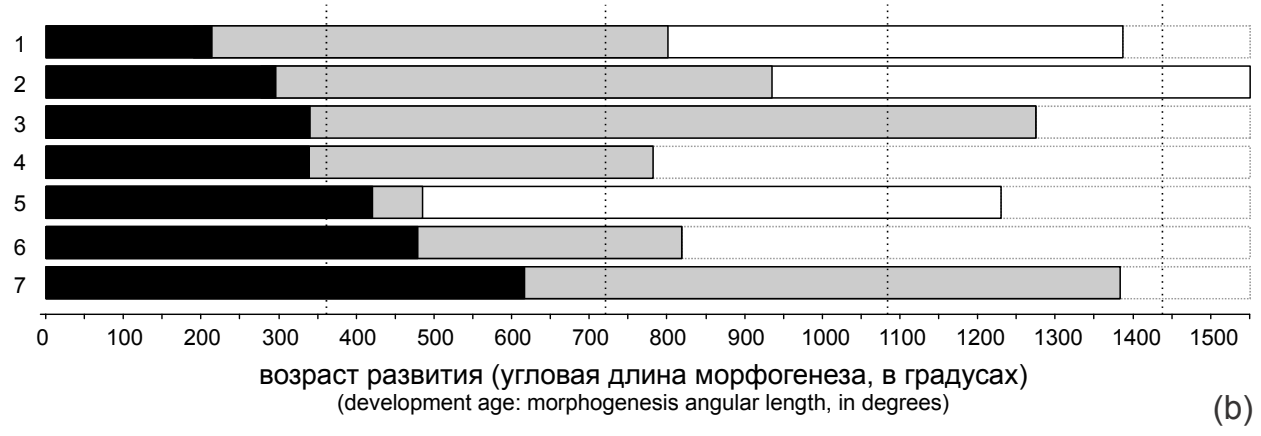
Средневолжские Perisphinctoidea. В конце юрского периода в волжский век (примерно соответствует титону современной международной шкалы) в высокоширотных морях северного полушария существовало несколько бореальных семейств аммонитов надсемейства Perisphinctoidea. В середине волжского века эволюция в семействах Dorsoplanitidae и Virgatitidae привела к увеличению филетического размера (Рогов, 2021, рис. 11а) вплоть до гигантизма у некоторых макроморфных видов и даже родов. Этот процесс проходил независимо в разных семействах, но в результате сформировался весьма близкий тип раковин, которому присущи следующие особенности:

1. У макроморфов терминальная раковина достигала размеров 400-1000 мм и переходила в категорию мегаконхов. У миниморфов взрослый размер также увеличивался до 100-250 мм, а их морфологический тип следует относить к макроконхам (Киселев, 2017). Микроконхов среди них не обнаружено.

2. Скульптура макроморфов на последних двух-пяти оборотах изокостатная, очень плотная, с небольшим межреберным расстоянием и низким коэффициентом ветвления.

3. Чаще всего скульптура терминального оборота не несет признаков переразвития и мало отличается от таковой предшествующих 2-3 оборотов.





1 — *Virgatites giganteus.* 440 mm
2 — *Virgatites giganteus.* 420 mm
3 — *Virgatites* cf. *giganteus.* 450 mm
4 — *Virgatites* cf. *giganteus.* 570 mm
5 — *Zaraiskites* sp. 400 mm
6 — *Virgatites* cf. *giganteus.* 550 mm
7 — *Virgatites* cf. *giganteus.* 410 mm

стадии морфогенеза
(morphogenesis stages)

реверсивная (reversive stage)
бипликатовая (biplicate stage)
виргатовая (virgate stage)
не изученная часть оборотов (not studied part of whorl)

4. В отношении всей продолжительности морфогенеза скульптуру у этих групп можно считать вариокостатной: на средних оборотах (чаще на 3-4 оборотах в проксимальном направлении) ребра многоветвистые пучковидные трипликатовые или бидихотомные (Dorsoplanitidae, род *Titanites*, по: Киселев, Рогов, 2018, таб 4) или виргатовые (Virgatitidae, роды *Virgatites* и *Zaraiskites*); на поздних стадиях двураздельные (бипликатовые) или даже простые, а иногда струйчатые.

5. Последняя стадия морфогенеза, реверсивная, выражается в упрощении и сближении ребер, в результате чего плотность скульптуры вблизи терминального устья становится такой же, как и за два-три оборота до этого. Эти изменения отражают общее замедление роста и соответствуют геронтической стадии онтогенеза. В отличие от средневолжских перисфинктоидей, у гигантских перисфинктин оксфорда можно выделять не реверсивную стадию, а только фазу, которая незначительно отличалась от перисфинктовой стадии и рассматривалась как часть терминальной стадии морфогенеза. У их волжских потомков эта часть морфогенеза изменяется настолько существенно, что заслуживает ранг самостоятельной стадии.

У мегаконхов семейства Virgatitidae в морфогенезе средних и поздних оборотов можно выделить три стадии по развитию скульптуры (и соответствующие им стадии онтогенеза): 1) виргатовая (раннезрелая); 2) бипликатовая (зрелая и позднезрелая) и 3) реверсивная (геронтическая). Изучение морфогенеза нескольких экземпляров разных видов виргатитин показало, что бипликатовая стадия у мегаконхов может начинаться за 3-4 оборота до терминального устья, а реверсивная стадия, нередко за два оборота (**рис. 39**). При этом реверсивная стадия никогда не начинается в последней час-

Рис. 39. Структура гиперморфных преобразований в морфогенезе гигантских Virgatitidae из среднего подъяруса волжского яруса Европейской России. **(a)** – Изменение межреберных расстояний (в угловых величинах, через 5 ребер) в морфогенезе четырех последних оборотов 6 экземпляров *Virgatites* ex gr. *giganteus* и одного экземпляра *Zaraiskites* sp. Измерения проведены по фотографиям оригиналов, обозначенных цифрами: 1 – *Virgatites giganteus* (ГГМ, Оренбургская обл.); 2 – *V. giganteus* (ЧК, Самарская обл., с. Аверьяновка); 3 – *V.* cf. *giganteus* (ЧК, Самарская обл., Большеглушицкий р-н); 4 – *V.* cf. *giganteus* (ПКМ, Саратовская обл., пос. Горный, Краснопартизанский р-н); 5 – *Zaraiskites* sp. (ГГМ, Москва, Мневники (Карамышевская набережная); 6 – *V.* cf. *giganteus* (ПКМ, Саратовская обл., пос. Горный, Краснопартизанский р-н); 7 – *V.* cf. *giganteus* (ЧК, Самарская обл., Большеглушицкий р-н). ГГМ – Государственный геологический музей им. В. А. Вернадского, ПКМ – Пугачевский краеведческий музей, ЧК – частная коллекция. В качестве морфогенетического хронометра использована угловая длина оборота, которая характеризует возраст развития. Реверсивная фаза морфогенеза на диаграмме слева показана прозрачной заливкой. Длина бипликатовой стадии (промежуток между виргатовой и реверсивной) показана стрелкой у двух экземпляров справа (1 и 5). **(b)** – последовательность стадий морфогенеза у 7 экземпляров виргатитид. Границы стадий проведены эмпирически на основании анализа фиг. (a). Экземпляры расположены в порядке увеличения длины реверсивной фазы.

Fig. 39. The structure of hypermorphic transformations in the morphogenesis of giant Virgatitidae from the middle substage of the Volgian stage of European Russia. **(a)** Changes in intercostal distances (in angular values, after 5 ribs) during the morphogenesis of the last four whorls of 6 specimens of *Virgatites* ex gr. *giganteus* and one *Zaraiskites* sp. Measurements were taken from photographs of the originals marked with numbers: 1 – *Virgatites giganteus* (GGM, Orenburg oblast); 2, *V. giganteus* (PC, Samara oblast, village of Aver'yanovka); 3 – *V.* cf. *giganteus* (PC, Samara oblast, Bolshegluchitsky district); 4 – *V.* cf. *giganteus* (PM, Saratov oblast, Gorny settlement, Krasnopartizansky district); 5 – *Zaraiskites* sp. (GGM, Moscow, Mnevniki (Karamyshevskaya embankment); 6 – *V.* cf. *giganteus* (PKM, Saratov oblast, Gorny village, Krasnopartizansky district); 7 – *V.* cf. *giganteus* (PC, Samara oblast, Bolsheglushitsky district). GGM – Vernadsky State Geological Museum, PM – Pugachev Museum, PC – private collection. The angular length of the whorl characterizes the developmental age and was used as a morphogenetic chronometer. The reversal phase of morphogenesis in the diagram on the left is shown by the transparent filler. The length of the biplicate stage (the interval between virgate and reversal stages of morphogenesis) is shown by the arrow in the two specimens on the right (1 and 5). **(b)** – sequence of morphogenesis stages in 7 specimens of virgatids. Boundaries of stages are drawn empirically from analysis of Fig. (a). Specimens are arranged in order of increasing length of reversal phase.

ти терминального оборота, как это наблюдается у большинства аммонитов, включая ранее изученных гигантских перисфинктин (**рис. 38**). Это означает, что у виргатитид две последние стадии онтогенеза, даже геронтическая, испытали экстремальное растяжение. Несомненно, что такой достаточно своеобразный механизм преобразований связан с зарождением гигантизма в данной группе и является признаком гиперморфоза (у видов) и, одновременно, гиперперагенеза (у особей). Начало реверсивной стадии широко варьирует при гиперперагенезе, в то время как норма положения границы при гиперморфозе, по имеющейся выборке, составляет 380º. Соответственно, для видов виргатитин в норме терминальный оборот и конечная жилая камера чаще целиком находятся на геронтической стадии.

Таким образом, гиперморфоз у виргатитин определяется по двум признакам: гигантизму и растяжению взрослых стадий. При этом признаки переразвития, наблюдавшиеся у пе-

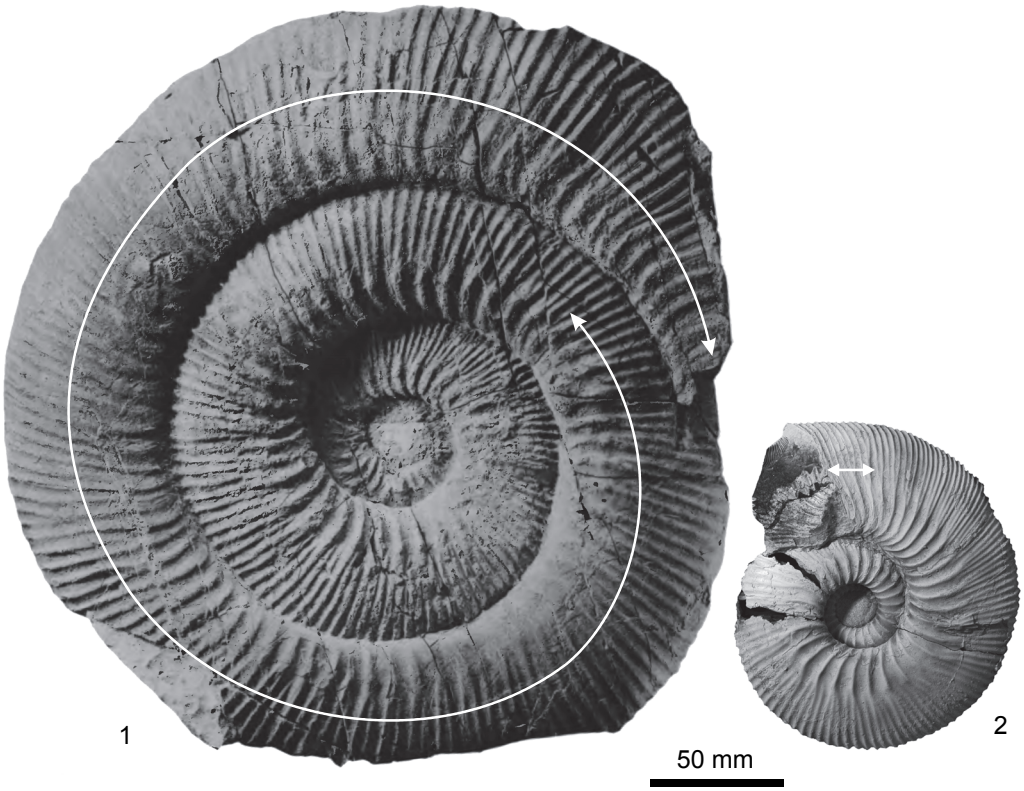


Рис. 40. Длина реверсивной (геронтической) стадии развития у мегаконха (1) и макроконха (2) *Kepplerites* позднего бата. **Фиг. 1.** *Kepplerites mclearni* (Imlay, 1953, pl. 15). Экземпляр с конечной жилой камерой, но без терминального устья. Полный экземпляр с терминальным устьем см. в (Imlay, 1953, pl. 16). Верхний бат Южной Аляски. **Фиг. 2.** *Kepplerites svalbardensis* (Киселев, Рогов, 2007, табл. 1, фиг. 1). Экземпляр с конечной жилой камерой и терминальным устьем. Верхний бат Европейской России. Границы реверсивной стадии показаны стрелками.

Fig. 40. The length of the reversal (gerontic) stage of development in the megaconch (1) and macroconch (2) of *Kepplerites* of the Late Bathonian. **Fig. 1**. *Kepplerites mclearni* (Imlay, 1953, pl. 15). A specimen with a last body chamber, but without a terminal aperture. For a complete specimen with a terminal aperture, see (Imlay, 1953, pl. 16). Upper Bathonian of South Alaska. **Fig. 2**. *Kepplerites svalbardensis* (Kiselev, Rogov, 2007, pl. 1, fig. 1). A specimen with a last body chamber and a terminal aperture. Upper Bathonian of European Russia. The boundaries of the reversal stage are shown by arrows.

рисфинктин, здесь отсутствуют. Такой же тип гиперморфоза (без переразвития) характерен и для дорзопланитид рода *Titanites*. В этом роде все виды макроморфов на взрослых стадиях развития достигают размера мегаконхов, тем не менее, реверсивная стадия никогда не превышает длины последней половины терминального оборота (Киселев, 2017, рис. 9, 10). Удлинение морфогенеза у них обусловлено растяжением предшествующей стадии бипликатовых ребер. Такие же черты присущи и совместно встречающимся с *Titanites* миниморфам, у которых взрослая раковина является макроконховой, но тем не менее гигантской для миниморфов (Киселев, 2017, рис. 11, 12).

С подобным механизмом гиперморфоза, по всей видимости, было связано образование гигантских аммонитов во многих семействах, даже таких, для которых гигантизм в целом не был свойствен. Примером могут служит некоторые виды рода *Kepplerites* средней юры Южной Аляски: *Kepplerites mclearni* (Imlay, 1953, pl. 15, 16) и *K. rockymontanus* (Imlay, 1953, pl. 15, 16). Взрослые экземпляры этих видов достигают аномальных для космоцератид размеров – 300-330 мм, то есть мегаконхов. Такой размер обусловлен растяжением стадии бипликатовых и простых ребер, которая у всех макроконховых кепплеритов соответствует реверсивной (геронтической) стадии, в норме занимающий 10º-50º оборота вблизи терминального устья (3-13 % длины конечного оборота). У гигантских кепплеритов реверсивная стадия растягивается до длины одного оборота и более (360º-420º) (**рис. 40**). Возможно, у кепплеритов Ю. Аляски растяжению подверглась также предыдущая, позднезрелая стадия, представленная в морфогенезе стадией многоветвистых пучковидных ребер без бугорков.

Подводя итоги, отметим, что гиперморфоз и производный от него гигантизм у аммоноидей могли происходить различными путями:

а) растяжением геронтической стадии онтогенеза;

б) растяжением двух последних стадий онтогенеза (позднезрелой и геронтической) или только предпоследней;

в) переразвитием морфологических признаков позднезрелой стадии онтогенеза;

г) сочетанием растяжения одной-трех последних стадий онтогенеза с переразвитием на позднезрелой стадии.

Варианты а, б, г сопровождаются увеличением филетического размера, варианты в, г – преобразованием морфологии терминального оборота.

2.2.8. Прогенез

2.2.8. Progenesis

От появления публикации М. А. Жиара (Giard,1887), в которой был впервые выделен и описан новый биологический феномен – прогенез, и до первого изложения Канонической модели специалистами по аммонитам (Dommergues et al., 1986; Marchand, 1986), прогенез у аммоноидей не устанавливался под таким названием. Тем не менее феномен уменьшения филетического размера, при котором взрослая раковина аммонита сохраняет ювенильные черты предка, был неоднократно описан под другим наименованием – неотения. Последняя чаще понималась как остановка в развитии, в результате которой выпадают последние стадии морфогенеза. В соответствии с такой трактовкой неотеническое происхождение предполагалось уже В. Е. Руженцевым (Руженцев, 1949, 1962) для видов (*Neopronorites permicus*), родов (*Sakmarites*), семейств (Psiloceratidae, Phenacoceratidae, Nomismoceratidae, Gastrioceratidae, Paragastrioceratidae) и даже подотрядов и отрядов (Ceratitida, Ammonitina).

С неотенией в той же трактовке связывалось образование таксонов-микроконхов, таких как *Pseudocadoceras* в семействе Cardioceratidae (Иванов, 1960) и *Toricellites, Gulielmina, Gulielmiceras, Spinikosmoceras* в семействе Kosmoceratidae (Tintant, 1963). С точки зрения А. Н. Иванова, микроконхи не являлись половыми диморфами макроконхов (как принимается сторонниками доминирующей концепции полового диморфизма у аммонитов), а происходили от последних путем неотении как самостоятельные таксоны.

Много примеров "неотении" среди меловых аммонитов приведено У. Дж. Кеннеди в эссе об эволюции аммонитов (Kennedy, 1977). В основном это роды (*Protacanthoceras, Falloticeras, Vertebrites, Euhystrichocerus, Eoscaphites, Metacymbites, Amauroceras, Trochleiceras*), а также подроды (*Calycoceras* (*Newboldiceras*) и *Calycoceras* (*Lotzeites*)) и одно семейство Flickiidae. Среди них есть как микроконхи, так и макроконхи. В статье того же года (Kennedy, Cooper, 1977) более детально разбиралось неотеническое происхождение рода *Falloticeras*. При этом впервые были введены названия микроморф (micromorph) и неотенический микроморф (neotenous micromorph) для макроконхов небольшого размера, образовавшихся от нормальных макроконхов благодаря остановке развития на ювенильной стадии. Эти названия не всегда используются в других работах того же автора, и иногда заменяются на более привычное слово карлик (dwarf), например для рода *Protacanthoceras* (Wright, Kennedy, 1980).

После того, как Каноническая модель приобрела широкую популярность, большинство перечисленных случаев "неотении" стали рассматриваться как примеры прогенеза. В конце 1980-х – первой половине 1990-х годов прогенетические таксоны часто описываются у меловых (Kennedy, 1988; Landman 1988, 1989; Kennedy, Cobban, 1990a,b; Reboulet, 1995), юрских (Cariou, Sequeiros, 1987; Dommergues, 1987;1994; Marchand, Dommergue, 1988; Meister, 1988; Bonnot, 1995), а также у палеозойских аммонитов (Glenister, Furnish 1988; Korn, 1992). В некотором отношении изучение прогенеза в этот период становится модной тенденцией. Это хорошо видно по упоминанию гетерохроний в Третизе по меловым аммоноидеям (Wright et al., 1996). В той же работе отмечается 17 прогенетических таксонов (*Naramoceras, Falloticeras, Ojinagiceras, Plesiacanthoceratoides, Kastanoceras, Microsulcatoceras, Alzadites, Nebraskites, Paraburroceras, Cryptometoicoceras, Rhamphidoceras, Microdiphasoceras, Aneuretoceras, Cryptotexanites, ?Nubidites, Didymoceratoides, Pteroscaphites*), один неотенический (*Martelites*), при этом другие гетерохронии не упоминаются вообще. Особое внимание к прогенезу объясняется и объективными предпосылками, поскольку это одна из немногих гетерохроний, которая через остановку развития полностью изменяет всю морфологию организма, а не только отдельных признаков. Соответственно, таксономический эффект, связанный с прогенезом, может быть выше, чем с другими феноменами.

В тот же период появляются обобщающие работы, в которых анализируются морфогенетические особенности прогенеза у аммоноидей. В работе Н. Ландмана и соавторов

(Landman et al., 1991) на примерах мезозойских аммонитов показано, что все прогенетические виды характеризуются комплеком специфических особенностей: 1. уменьшением филетического размера; 2. наличием на взрослой стадии развития морфологических признаков, типичных для ювенильных стадий предшествующих в филогенезе видов; 3. частичным сохранением признаков взрослой стадии предка на взрослой стадии прогенетического потомка ("симплезиоморфные признаки, связанные с созреванием"); 4. появлением уникальных признаков (инноваций?), не связанных явно с процессами прогенеза, и 5) возникновением особенностей, которые могут представлять собой "эпигенетическое переразвитие ювенильной морфологии". Такая комбинация черт развития является причиной того, что прогенетический вид не копирует в зрелом состоянии ювенильную стадию предка по всем признакам, а представляет существенно преобразованный ее аналог.

С этими выводами можно согласиться, но с некоторыми оговорками, поскольку не все проанализированные примеры можно отнести к прогенезу. Упомянутыми авторами описаны морфогенетические преобразования пяти прогенетических видов и их вероятных предков, относящимся к трем семействам мезозойских аммонитов (**табл. 30**).

Вызывают возражения примеры в семействах Kosmoceratidae и Scaphitidae. Как было показано выше, *Catasigaloceras enodatum* является примером не прогенеза, а ступенчатой минификации в сочетании с изоморфозом, которая началась еще у последних *Sigaloceras*, в частности *S. micans*. Это привело к максимальному уменьшению филетического размера во всей макроконховой филолинии космоцератид, но, тем не менее, происхождение *Cat. enodatum* нельзя связывать с прогенезом только по признаку уменьшения взрослого размера и упрощения формы лопастной линии. У этого вида, как и его предков-сигалоцерасов, терминальный оборот не несет ювенильных признаков и сохраняет уменьшенную копию взрослой стадии морфогенеза (**рис. 41**). Ландман с соавторами такое сходство объясняют симлезиоморфией со взрослыми предками (сигалоцерасами), но вряд ли этот аргумент пригоден для объяснения такого сходства (он больше его констатирует, чем объясняет). Упрощение лопастной линии у *Cat. enodatum* также нельзя объяснять только прогенезом, поскольку это может быть проявлением изоморфоза.

Пример со скафитидами, более подробно описанный Ландманом в другой статье (Landman, 1989), по нашему мнению (см. 2.3.4. Прогения), более уместно трактовать как пример прогении, а не прогенеза, то есть внутривидовой изменчивости *Scaphites* (*Clioscaphites*) *larvaeformis* и *S.* (*C.*) *whitfieldi*. В соответствии с такой интерпретацией прогенические "виды", относящиеся к подроду *Scaphites* (*Pteroscaphites*), следует относить к синонимам *S. larvaeformis* и *S. whitfieldi*. Соответственно, подрод *S.* (*Pteroscaphites*) становится невалидным.

Несмотря на приведенные выше замечания, перечень признаков прогенеза (и отчасти прогении) у аммонитов, перечисленных в работе Ландмана и соавторов, не вызывает возражений. Тем не менее, формообразование при прогенезе не исчерпывается этими механизмами,

Таблица 30. Примеры прогенеза, проанализированные в работе Н. Ландмана с соавторами (Landman et al., 1991). Написание оригинальных таксономических названий сохранено как у авторов; переопределения даны под таблицей,

Table 30. Examples of progenesis analyzed in (Landman et al., 1991). The spelling of the original taxonomic names is retained as by the authors; overrides are given below the table.

	Предок	Прогенетический потомок
Oppeliidae	*Semiformiceras semiforme*	*Semiformiceras fallauxi*
	Taramelliceras minax	*Taramelliceras paturattensis*
Kosmoceratidae	*Kosmoceras (Sigaloceras) calloviense*[a]	*Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *enodatum*[b]
Scaphitidae	*Scaphites larvaeformis*	*Scaphites (Pteroscaphites) praecoquus*
	Scaphites whitfieldi	*Scaphites (Pteroscaphites) pisinnus*

В настоящей работе: a - *Sigaloceras calloviense*; b - *Catasigaloceras enodatum*

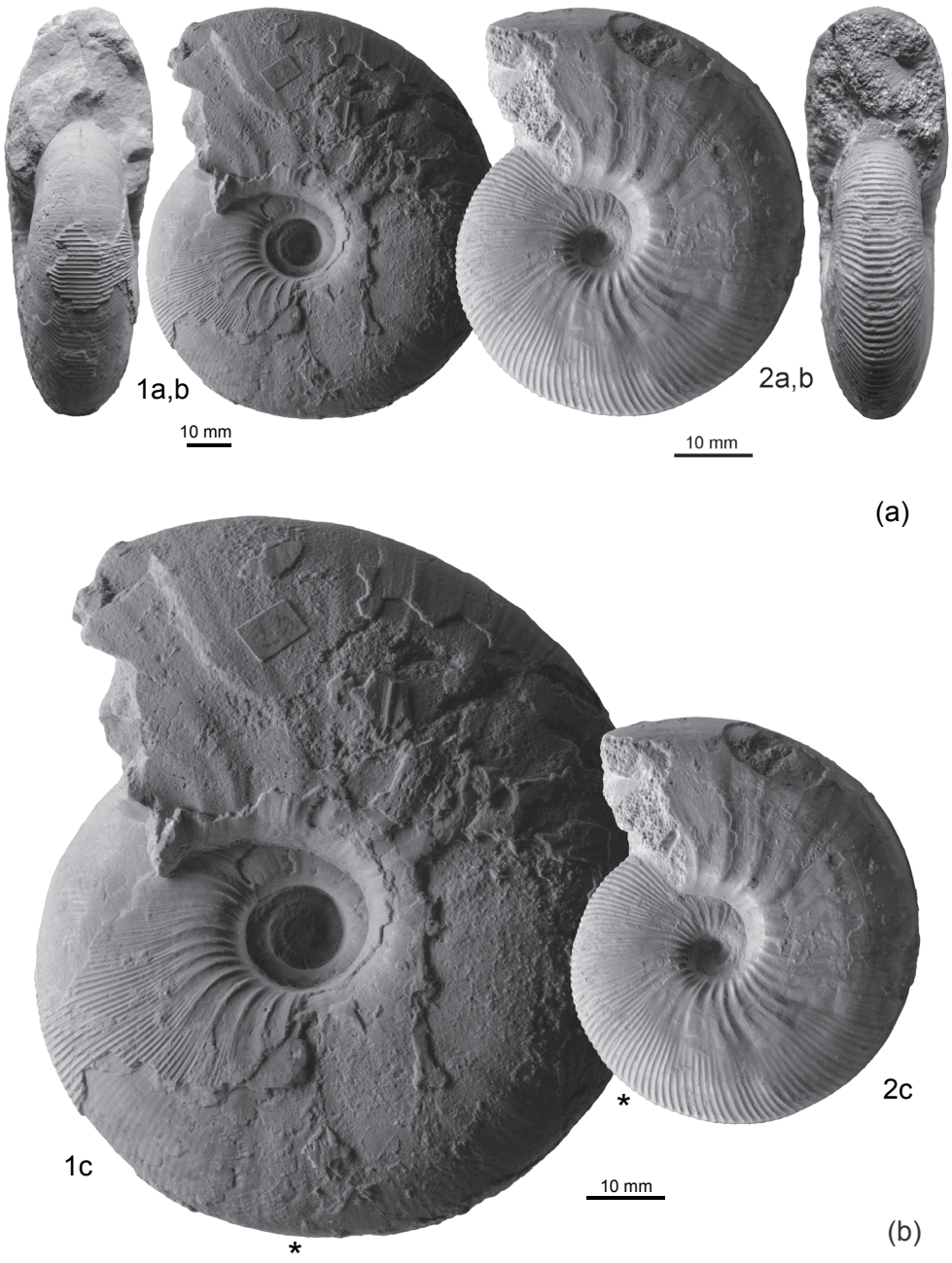


Рис. 41. Попарное сравнение зрелых экземпляров двух соседних видов филогенетического ряда *Sigaloceras* – *Catasigaloceras*: **(a)** – при пропорциональном уравнивании размеров; **(b)** – при сохранении естественных размерных отличий. Морфологически оба экземпляра тождественны друг другу, поэтому механизм уменьшения филетического размера связан не с прогенезом, а с минификацией. **Фиг. 1a-c**: *Sigaloceras calloviense*. Мангышлак (Казахстан), нижний келловей, зона и подзона Calloviense. **Фиг. 2a-c**: *Catasigaloceras enodatum*. Никитино (Рязанская обл., р. Ока), нижний келловей, зона Calloviense, подзона Enodatum. Оба экземпляра сохранили конечную жилую камеру, начало которой отмечено звездочкой.

Fig. 41. Pairwise comparison of mature specimens of two neighboring species of the phylogenetic series *Sigaloceras* – *Catasigaloceras*: **(a)** with proportional equalization of sizes; **(b)** while maintaining natural size differences. Morphologically, both specimens are almost identical to each other; therefore, the mechanism of phyletic size reduction is associated not with progenesis, but with minification. **Fig. 1a-c**: *Sigaloceras calloviense*. Mangyshlak, Lower Callovian, Calloviense Zone and Subzone. **Fig. 2a-c**: *Catasigaloceras enodatum*. Nikitino (Ryazan oblast, Oka River), Lower Callovian, Calloviense Zone, Enodatum Subzone. Both specimens retained the last body chamber. Its beginning is marked with an asterisk.

поскольку нарушения "дублирования" ювенильной формы предка у прогенетического потомка на взрослой стадии могут быть связаны и с другими гетерохрониями. Сложная комбинация таких феноменов иногда приводит к столь существенным преобразованиям морфотипа, что в результате прогенетический вид способен гомеоморфно копировать облик видов других семейств в большей степени, чем собственных предков (Dommergues, 1994).

Обзор результатов изучения прогенеза позволяет сделать заключение о разнообразии направлений эволюции у аммонитов с участием данного феномена.

1. Прогенез в пределах морфологического типа (мегаконхов, макроконхов и микроконхов). В большинстве случаев такой путь филетических преобразований не приводил к смене морфологического типа, поэтому прогенетический потомок относился к тому же типу, что и предок. Это особенно характерно для макроконхов, которые обладали наиболее солидным ресурсом сокращения дефинитивных размеров. У микроконхов, в силу присущих им небольших габаритов, такие возможности ограничены, тем не менее, крупные микроконхи через прогенез могли уменьшить филетический размер и перейти в категорию миниконхов, как это предполагается у среднеоксфордских Cardioceratinae: макроконхи относятся к роду *Cardioceras*, микроконхи – к *Cawtoniceras,* а миниконхи – к *Miticardioceras* (Matya, 1986). Впрочем, ступенчатый прогенез микроконхов иногда приводил к случаям с относительно равномерным изменением размеров, для которых миниконхи выделить уже нельзя. Примером такого постепенного уменьшения филетического размера микроконхов является филогенетический ряд рода *Amoeboceras,* в котором на границе оксфорда и кимериджа появляются виды-микроконхи с особенно мелким средним диаметром (Matya, Wierzbowski, 2000; Вержбовский, Рогов, 2013; Рогов, 2021). Предел такого сокращения размеров, по всей видимости, был достигнут в той же группе аммонитов родом *Nannocardioceras* в конце кимериджа, когда самые последние представители семейства кардиоцератид достигали терминального диаметра около 5 мм (Рогов, 2015). Вполне возможно, что процесс уменьшения филетического размера в семействе Cardioceratidae в кимеридже включал не только прогенез, но и минификацию, что приводило к чередованию резких и плавных размерных изменений.

Прогенез внутри микроконхов хорошо демонстрирует филогенетический ряд *Paronychoceras-Brodieia-Onychoceras* ранней юры (средний – поздний тоар), в котором все три рода представлены исключительно микроконхами (Guex, 2001, fig. 6). В среднем тоаре происходило постепенное увеличение филетического размера, вероятно за счет магнификации, что привело к появлению крупных микроконхов в конце среднего тоара (*Brodieia* sp.). После события R7 на границе позднего тоара произошло резкое прогенетическое уменьшение филетического размера, в результате чего возник род *Onychoceras*. Морфологический тип первого вида *O. planum* можно рассматривать как мелкий микроконх или миниконх, а у его потомков наблюдается очередное увеличение филетического размера вплоть до габаритов крупного микроконха.

2. Прогенез со сменой морфологического типа, при котором предками таксонов-микроконхов могли быть таксоны-макроконхи. Такой способ образования микроконхов из макроконхов предполагал еще А. Н. Иванов (1960), а затем другие авторы (Tintant, 1963; Guex, 1981; Bonnot et al., 1994; Parent, 1997). Если рассматривать размерные морфы в рамках теории полового диморфизма как антидиморфы, то преобразование макроконхов (предполагаемых самок) в микроконхи (предполагаемых самцов) означает эволюционный процесс смены пола. К сожалению, такие построения остаются умозрительными, поскольку половая природа морфологических типов у аммонитов не может быть доказана на палеонтологическом материале. Но в любом случае возможность происхождения микроконхов из макроконхов через прогенез уже не вызывает возражений.

3. Прогенез является основным (хотя и не единственным) способом образования таксонов с карликовым морфотипом и может рассматриваться как один из механизмов эффекта лилипута (Lilliput effect). Последний представляет результат уменьшения филетических размеров в таксоценозе, возникающий совместно с понижением таксономического разнообразия в критические или послекритические моменты развития биоты (Urbanek, 1993; Harries, Knorr,

2009; Рогов, 2015). В такие моменты у таксонов наблюдается возврат и накопление атавистических черт, происходит морфологический регресс, вследствие чего филогенез таксона может резко измениться и привести к рединерсификации (Guex, 2001). Эти процессы у аммоноидей сочетались с вымиранием одних таксонов и образованием новых, часто крупного ранга, – вплоть до подотряда. В частности, происхождение рода *Psiloceras*, первого рода подотряда аммонитин (основной группы аммонитов юры и мела), почти синхронного с кризисным событием на рубеже триаса и юры, сопровождается общим упрощением организации и уменьшени-

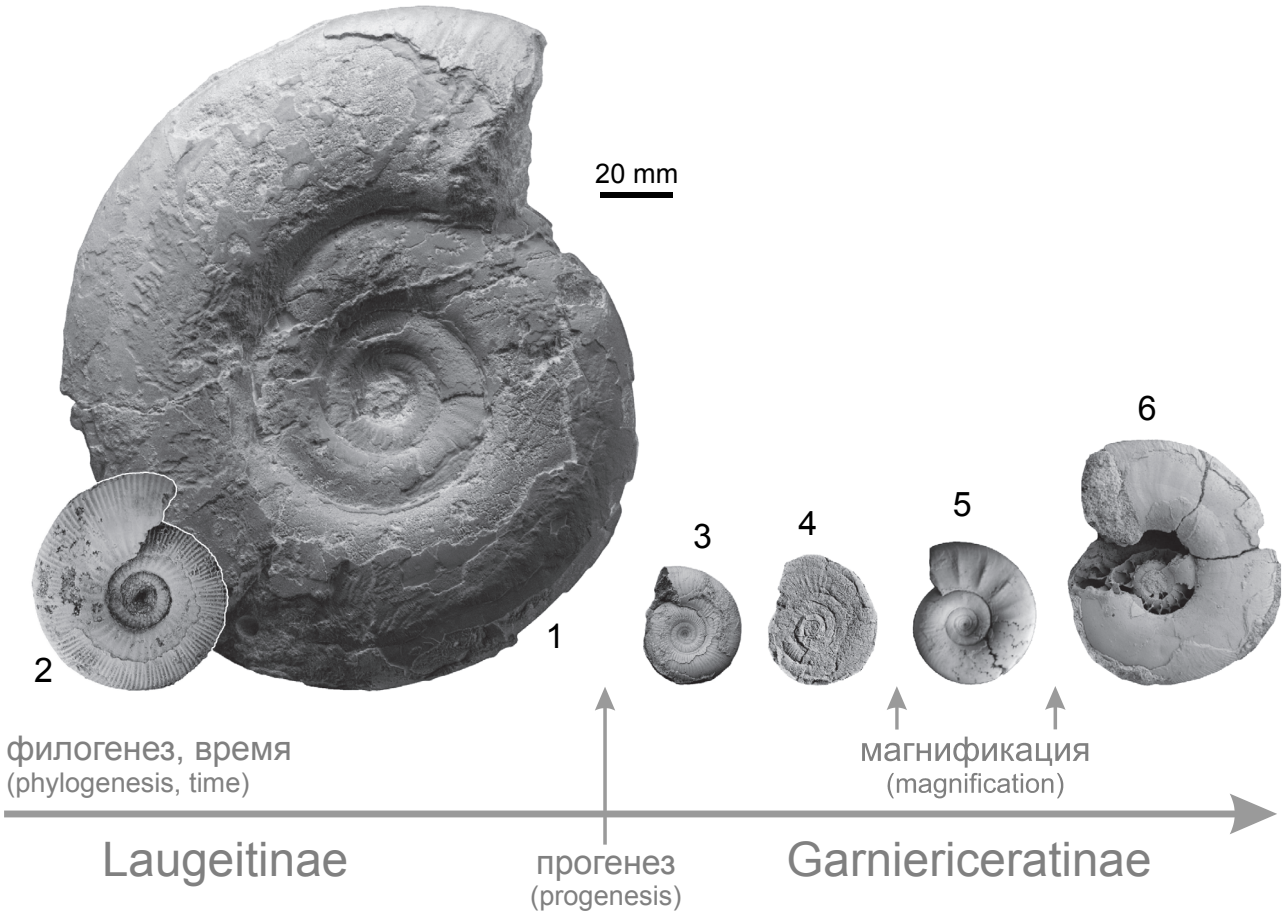


Рис. 42. Изменение филетического размера в эволюции бореальных аммонитов ряда Laugeitinae – Garniericeratinae. 1, 2 – *Laugeites stschurowskii*: средняя волга, зона Nikitini, биогоризонт *lahuseni*; 3 – *Kachpurites praefulgens*: средняя волга, зона Nikitini, биогоризонт *praefulgens* (Рогов, 2021, табл. 70, фиг. 2); 4 – *Kachpurites laevis*: средняя волга, зона Nikitini, биогоризонт *laevis* (Рогов, 2021, табл. 72, фиг. 6); 5 – *Kachpurites tenuicostatus*: верхняя волга, зона Fulgens, биогоризонт *tenuicostatus* (Рогов, 2021, табл. 75, фиг. 5); 6 – *Kachpurites cheremkhensis*: верхняя волга, зона Fulgens, биогоризонт *cheremkhensis* (Рогов, 2021, табл. 75, фиг. 4). Экземпляры 1, 3-6 сохранили терминальный оборот раковины и конечную жилую камеру.

Fig. 42. Changes in phyletic size in the evolution of boreal ammonites of the Laugeitinae–Garniericeratinae phylogenetic series. 1, 2 – *Laugeites stschurowskii*: Middle Volgian, Nikitini Zone, *lahuseni* biohorizon; 3 – *Kachpurites praefulgens*: Middle Volgian, Nikitini Zone, *praefulgens* biohorizon (Rogov, 2021, pl. 70, fig. 2); 4 – *Kachpurites laevis*: Middle Volgian, Nikitini Zone, *laevis* biohorizon (Rogov, 2021, pl. 72, fig. 6); 5 – *Kachpurites tenuicostatus*: Upper Volgian, Fulgens Zone, *tenuicostatus* biohorizon (Rogov, 2021, pl. 75, fig. 5); 6 – *Kachpurites cheremkhensis*: Upper Volgian, Fulgens Zone, *cheremkhensis* biohorizon (Rogov, 2021, pl. 75, fig. 4). Specimens 1, 3-6 preserved the terminal whorl of the shell and the last body chamber.

ем размеров (Руженцев, 1962; Kennedy, 1977; Guex, 2001), поэтому оно может рассматриваться как классический пример эффекта лилипута. Другие примеры этого явления приводились для пермских (Korn et al., 2013), раннеюрских (Morten, Twitchett, 2009), позднеюрских (Rogov, 2014; Рогов, 2015) и позднемеловых аммоноидей (Harries, Wani, 2009; Jagt-Yazykova, 2011).

4. Через прогенез происходит морфологическое омолаживание на взрослой стадии онтогенеза, обнуление старых и формирование новых морфофилетических тенденций, и, как следствие, появление таксонов крупного ранга. Подобным способом образовался подотряд аммонитин. Среди раннеюрских аммонитов таким примером может служить семейство Grammoceratidae, произошедшее от макроконхов семейства Phymatoceratidae в раннем тоарe (Guex, 2001). Его первые представители относились, по всей видимости, к микроконхам и лишь впоследствии, в сочетании с магнификацией, дали начало макроконховой последовательности.

Превосходным примером таксона позднеюрских аммонитин, происхождение которого связано с прогенезом, является поздневолжское подсемейство Garniericeratinae. Как показано М. А. Роговым (2021), наиболее вероятным предком первых гарниерицератин, рода *Kachpurites*, может считаться род *Laugeites* из подсемейства Laugeitinae. Раковины *Laugeites* представлены макроконхами и мегаконхами (иногда до 400 мм в диаметре) с плотной ребристостью на ранних оборотах и слабыми валикообразными ребрами на поздних (**рис. 42**). В конце средневолжского века от *Laugeites* ex gr. s*tschurowskii* произошел *Kachpurites praefulgens*, микроконх со средним дефинитивным размером около 27 мм. Орнамент зрелой раковины *K. praefulgens* морфологически мало отличается от ювенильного морфотипа *Laugeites,* что свидетельствует о филогенетически обусловленной остановке развития *Laugeites* на ювенильной стадии, или прогенез. Любопытно, что в эволюции кашпуритесов первые, еще средневолжские, виды были микроконхами, и лишь позднее, при увеличении филетического размера, дали начало макроконхам.

Прогенез обеспечивает внезапное появление таксонов без плавных изменений в ряду переходных форм и тем самым является одним из механизмов морфологически прерывистой эволюции.

2.3. Заключение по разделу

2.3. Conclusion by the section

Аммоноидеи до сих пор являются ведущим таксоном в изучении гетерохроний, как среди рецентных, так и ископаемых организмов. Они демонстрируют высокую пластичность индивидуального развития и разнообразие способов преобразования морфогенеза. Большая часть видов гетерохроний, составляющих описанную в первом разделе классификацию, зафиксирована у многих представителей данной группы головоногих. К ним относятся:

Брадиморфия (гл. 2.2.1)
Тахиморфия (гл. 2.2.1)
Брадигеронтия (гл. 2.2.2)
Тахигеронтия (гл. 2.2.2)
Гиперперагенез (гл. 2.2.3)
Прогения (гл. 2.2.4)
Акселерация (гл. 2.2.5)
Неравная акселерация (гл. 2.2.5)
Ретардация (гл. 2.2.5)
Неравная ретардация (гл. 2.2.5)
Дезэмбрионизация (гл. 2.1.3)
Минификация (гл. 2.2.6)
Магнификация (гл. 2.2.6)
Гиперморфоз (гл. 2.2.7)
Прогенез (гл. 2.2.8)
Изогенез (гл. 2.2.2)
Изоморфоз (гл. 2.2.6)

Все категории гетерохроний общего порядка, такие как перагенез, реювенация, геронтоморфоз (включая тахигенез), педоморфоз (включая брадигенез и гипоморфоз), широко встречаются у аммоноидей. Из 24 частных разновидностей, описанных в первом разделе (**рис. 6**), у аммонитов не обнаружены только семь гетерохроний (29 %) – адультация, эмбрионизация, фетализация, филетическая неотения, неотения, протетелия и ложный атавизм. Четыре из них возможны только у тех организмов, в жизненном цикле которых присутствует личинка. И, поскольку существование личиночной стадии в развитии аммоноидей до сих пор является предметом дискуссий, то установление адультации, филетической неотении, неотении и протетелии в данной группе вызывает затруднения или попросту невозможны. Более того, вероятность их распознавания сводится к минимуму или к нулю не только в силу специфики таксона, но и из-за размерно-морфологических ограничений: как было показано выше, предполагаемая раковина возможной личинки слишком мала, чтобы гетерохронии с широтой по личиночной стадии могли изменить морфологию других стадий, включая ювенильную.

Таким образом, у аммоноидей не выражены только специфические гетерохронии, в то время как универсальные широко представлены во множестве примеров. Их разнообразие существенно выше, чем в Канонической модели и это показывает практическую ценность любых, даже самых частных разновидностей, для анализа онтогенезов и их преобразований, как при внутривидовой изменчивости, так и филогенезе. Весьма вероятно, что изучение морфогенезов аммоноидей на более детальном и комплексном уровне позволит установить новые виды специфических гетерохроний, которые не могут быть распознаны (или даже осмыслены) при использующихся в настоящее время методиках и подходах. Во многом это зависит и от решения теоретических проблем и ограничений в изучении гетерохроний у аммоноидей, рассмотренных выше (см. главу 2.1).

Классификация гетерохроний, апробированная в данной работе на аммонитах, может быть использована при изучении онтогенетических изменений у большинства, если не всех, групп организмов, в первую очередь, макроскопических животных.

ЛИТЕРАТУРА

References

Анохин П. К. Системогенез как общая закономерность эволюционного процесса // Бюллетень экспериментальной биологии. Т. 26. Вып. 2. 1948. № 8. С. 126-151.

Арциховский В. М. О педогенезе у растений // Изв. СПб. бот. сада. Т. 11, вып. 1. 1911. С. 1-6.

Балинский Б. И. Рост и формообразование // Рост животных. Москва-Ленинград : Гос. изд-во биол. и мед. лит., 1935. С. 75-84.

Барсков И. С. Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод. Москва : МГУ, 1989. 161 с.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Изд. 3-е. Т. 2. Москва: Наука, 1964. 446 с.

Берг Л. С. Номогенез или эволюция на основе закономерностей // Труды Географического института. Т. 1. Петербург: Государственное издательство. 1922. 306 с.

Берг Л. С. Труды по теории эволюции, 1922-1930. Ленинград : Наука. 1977. 387 с.

Бизиков В. А. Атлас морфологии и анатомии гладиуса кальмаров. Москва : ВНИРО, 1996. 248 с.

Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М. С. Гиляров. Москва : Сов. Энциклопедия, 1986. 831 с.

Богословский Б. И. Девонские аммоноидеи. I. Агониатиты // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 124. Москва : Наука. 1969. 341 с.

Бодылевский В. И. Развитие Cadoceras elatmae Nik. // Ежегодник Русского Палеонтологического Общества. Т. V. Ч. 1. 1925. С. 61-94.

Бочаров Ю. С. Эволюционная эмбриология позвоночных. Москва : МГУ, 1988. 232 с.

Бэр К. М. Об открытии профессором Вагнером бесполого размножения личинок, о дополнительных наблюдениях по этому предмету г. Ганина и педогенезисе вообще // Записки Имп. Акад. Наук. Прил. к Т. 10, № 1. 1866. 79 с.

Вержбовский А., Рогов М.А. Биостратиграфия и аммониты среднего оксфорда – нижней части кимериджа севера Средней Сибири // Геология и геофизика. Т. 54, № 9. 2013. С. 1381–1403.

Воробьева Э. И., Рожнов С. В., Миранцев Г. В. Типы гетерохроний (классификация гетерохроний) на примере иглокожих и хордовых // Тез. конф.: Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия. 16–18 апреля 2014 г. Москва : ПИН РАН, 2014. С. 8-9.

Гуляев Д.Б. Новые аммониты семейства Cardioceratidae из нижнего келловея Русской платформы // Палеонтологический журнал. 1997. № 1. С. 37-41.

Гуляев Д.Б. К ревизии аммонитов рода *Paracadoceras* (Cardioceratidae) из верхнего бата и нижнего келловея Восточной Гренландии // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия: материалы совещания (Москва, 9 – 11 апреля 2012 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН; под ред. Т. Б. Леоновой, И. С. Барскова, В. В. Митта. Москва : ПИН РАН, 2012. С. 69-72.

Дворецкий И. Х. Латинско-русский словарь. Около 50 000 слов. Изд. 2-е, переработанное и дополненное. Москва : Русский язык, 1976. 1096 с.

Деннис Дж. Международный словарь английских тектонических терминов. Москва : Мир, 1971. 288 с.

Догужаева Л. А. Анализ роста раковины аммоноидей // Ископаемые цефалоподы: Пути эволюции и систематика отдельных групп. Москва : Наука, 1990. С. 15-28.

Друщиц В. В., Догужаева Л. А. Аммониты под электронным микроскопом. Москва : МГУ, 1981. 238 с.

Друщиц В. В., Догужаева Л. А., Ломинадзе Т. А. Особенности внутреннего строения раковины среднекелловейских аммонитов // Палеонтологический журн. 1977. № 3. С. 16–29.

Друщиц В. В., *Муравин Е. С., Баранов В. Н*. Морфогенез раковин средневолжских аммонитов родов *Virgatites, Lomonossovella, Epivirgatites* // Вестник Московского университета. Сер. 4. Геология. 1983. № 4. С. 35-44.

Друщиц В. В., Хиами Н. О некоторых вопросах изучения ранних стадий онтогенеза аммонитов // Тез. докл. на совещ. по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов». Москва, 1969. С. 26-30.

Друщиц В. В., Хиами Н. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов некоторых раннемеловых аммонитов // Палеонтологический журнал. 1970. № 1. С. 35–47.

Ежиков И. И. Учение о рекапитуляции и его критики / Ф. Мюллер – Э. Геккель. Основной биогенетический закон. Избранные работы. Москва-Ленинград : Академия Наук СССР, 1940. С. 7–42.

Журавлева И. Т., Мягкова Е. И. Низшие многоклеточные фанерозоя. Москва : Наука, 1987. 223 с.

Зарубина Н. А., Орловская Д. Д., Свиридов С. А. Карликовость / Большая Медицинская Энциклопедия (БМЭ), под редакцией Петровского Б. В., 3-е издание, в 29 томах (1974—1988). Т. X. Москва : Советская энциклопедия, 1979.

Захаров Ю. Д., Кривошапкина В. С. Особенности роста и продолжительность формирования раковины свернутых аммоноидей // Палеозоологический сборник. Труды Биолого-почвенного ин-та. Т. 38 (141). 1976. С. 34–72.

Захваткин А. А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных: (Источники и пути формирования индивидуального развития многоклеточных): Учеб. пособие для гос. ун-тов. Москва : Советская наука, 1949. 396 с.

Захваткин А. А. К вопросу о происхождении личинок Holometabola // Сб. научных работ. Москва : МГУ, 1953. С. 195-203.

Зуев Г. В. Головоногие моллюски северо-западной части Индийского океана. Киев : Наукова думка, 1971. 223 с.

Зуев Г. В. Физиологическая изменчивость самок кальмара *Symplectoteuthis pteropus* Steenstrup // Биология моря. Вып. 38. 1976. С. 55-62.

Зуев Г. В., Несис К. Н. Кальмары (биология и промысел). Москва : Пищевая промышленность, 1971. 360 с.

Иванов А. Н. Kepplerites из келловея Мангышлака и вопросы эволюции Kosmoceratidae: дис.…канд. геол.-мин. наук / Иванов Анатолий Николаевич. Ленинград. 1939а. (неопубл.)

Иванов А. Н. Биогенетический закон и исследование филогенеза в палеонтологии // Ученые записки кафедры геологии МГПИ. Вып. 1. 1939б. С. 175-194.

Иванов А. Н. К вопросу о так называемой “профетической фазе” в эволюции Kosmoceratidae // Бюллетень МОИП. Отд. геологии. Т. XX. 1945а. С. 11-32.

Иванов А. Н. Изменчивость скорости онтогенеза у аммонитов и общее значение этого явления // Палеонтологическое обозрение. Изд. АН СССР. № 5. 1945б. С. 3-7.

Иванов А. Н. О неотеническом происхождении келловейских аммонитов рода *Pseudocadoceras* // Сб. тр. по геологии и палеонтологии Коми филиала АН СССР. Сыктывкар, 1960. С. 378-392.

Иванов А. Н. Значение неотении и других видов задержек развития в эволюции мезозойских аммонитов // Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов. Тез. докл. Москва : ПИН, 1969. С. 31-33.

Иванов А. Н. Вопросы периодизации онтогенеза у аммонитов // Ученые записки ЯПИ. Геология и палеонтология. Вып. 87. Ярославль, 1971. С. 76-119.

Иванов А. Н. Поздний онтогенез аммонитов и его особенности у микро-, макро- и мегаконхов // Вопросы эволюции, экологии и тафономии позднемезозойских аммонитов. Сб. науч. тр. Ярославль : ЯПУ, 1975. С. 5-57.

Иванов А. Н. О колебаниях скорости онтогенеза у аммонитов в связи с систематикой и филогенетикой // Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Тр. XIII и XIV сессий ВПО. Ленинград : Наука, 1976. С. 25–36.

Иванов П. П. Руководство по общей и сравнительной эмбриологии. Ленинград : УЧПЕДГИЗ, 1945. 688 с.

Иванова-Казас О. М. Очерки по сравнительной эмбриологии перепончатокрылых. Ленинград : ЛГУ, 1961. 266 с.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожие и полухордовые. Москва : Наука, 1978. 163 с.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Трохофорные, щупальцевые, щетинкочелюстные, погонофоры. Москва : Наука, 1977. 312 с.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Членистоногие (онихофоры, тихоходки, пентастомиды, пантоподы, трилобиты, хелицеровые и ракообразные). Москва : Наука, 1979. 224 с.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Неполноусые. Москва : Наука, 1981. 207 с.

Иванова-Казас О. М. Эволюционная эмбриология животных. Санкт-Петербург : Наука, 1995. 565 с.

Исаева В. В. Модулярность развития: гетерохронии и гетеротопии в эволюционных преобразованиях // Морфогенез: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия (отв. ред. С. В. Рожнов). Москва : ПИН РАН. 2014. С. 33-48.

Карпинский А. П. О некоторых новых данных об остатках организмов, признаваемых проблематическими, о делаемых относительно их и других ископаемых выводах и о научной критике (1927) // А. П. Карпинский. Собрание сочинений. Том 1. Происхождение и эволюция конечностей. Москва-Ленинград : Академия наук СССР, 1945. С. 479-496.

Киселев Д. Н. Онтогенез и систематическое положение келловейских аммонитов рода *Pseudocadoceras* Buckman // Бюллетень МОИП. Отд. геологии. Т. 71, вып. 3. 1996. С. 82-97.

Киселев Д. Н. Аммониты и стратиграфия терминальной части средневолжского подъяруса верхней юры (зона Epivirgatites nikitini и её аналоги) Панбореальной надобласти. Статья 1. Поздний морфогенез и систематика Dorsoplanitinae // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 25, № 2. 2017. С. 72–114.

Киселев Д. Н. Род *Arcticoceras* Spath, 1924 (Ammonoidea) и инфразональная биостратиграфия нижнего бата бореальной области // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 28, № 2. 2020а. С. 1-26.

Киселев Д. Н. Изменчивость скорости морфогенеза и проявление модулярности развития у юрских аммонитов рода *Arcticoceras* Spath, 1924 // Палеонтологический журнал. Т. 20, № 1. 2020б. С. 20–32.

Киселев Д. Н. Морфы внутривидовой изменчивости у аммонитов и их значение для систематики // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания (Москва, 25-27 октября 2021 г.). Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН; под ред. Т. Б. Леоновой и В. В. Митта. Москва : ПИН РАН, 2021. С. 77-81.

Киселев Д. Н. Аммониты и инфразональная стратиграфия бореального и суббореального бата и келловея // Труды Геологического института. Вып. № 628. Москва : ГЕОС, 2022. 667 с.

Киселев Д. Н., Рогов М. А. Аммониты и стратиграфия терминальной части средневолжского подъяруса верхней юры (зона Epivirgatites nikitini и её аналоги) Панбореальной надобласти. Статья 2. *Titanites* и *Glaucolithites* // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 26. № 1. 2018. С. 34-82.

Козо-Полянский Б. М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж : Воронежское областное книгоиздательство, 1937. 253 с.

Кольцов Н. К. Организация клетки. Сборник экспериментальных исследований, статей и речей 1903-1935 гг. Москва-Ленинград : Биомедгиз, 1936. 652 с.

Корж В. П., Гасанов Е. В. Генетика атавизма // Онтогенез. Т. 53, № 3. 2022. С. 228–238.

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

Красилов В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. Москва : Наука, 1989. 264 с.

Леонова Т. Б. Особенности построения скелета аммоноидей // Становление скелета у различных групп организмов и биоминерализация... Серия «Геобиологические системы в прошлом». Москва : ПИН РАН, 2014. С. 155–171.

Леонова Т. Б. Гетерохронии в эволюции палеозойских аммоноидей // Морфогенез: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия /отв. ред. С. В. Рожнов. Москва : ПИН РАН, 2014. С. 164-177.

Леонова Т. Б. Основные направления эволюции пермских аммоноидей // Палеонтологический журнал. № 2. 2016. С. 26-36.

Меледина С. В. Аммониты и зональная стратиграфия байоса-бата Сибири // Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 153. 1973. 152 с.

Меледина С. В. Аммониты и зональная стратиграфия келловея Сибири // Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 365. 1977. 289 с.

Меледина С. В. Бореальная средняя юра России // Тр. ИгиГ СО РАН. Вып. 819. 1994. 184 с.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных (анализ на уровне организма). Москва : Наука, 1976. 291 с.

Митта В. В. О внутривидовой изменчивости юрских аммонитов // Палеонтологический журнал. № 1. 1990. С. 49-54.

Михайлова И. А. Система и филогения меловых аммоноидей. Москва : Наука, 1983. 280 с.

Михальский А. О. Аммониты нижнего волжского яруса // Тр. Геол. Ком. Т.VIII. № 2. Вып.1. 1890. 330 с.

Назаров В. И. Учение о макроэволюции: На путях к новому синтезу. Москва : Наука, 1991. 288 с.

Несис К. Н. Популяционная структура кальмара *Sthenoteuthis oualaniensis* (Lesson, 1930) (Ommastrephidae) в тропической Западной Пацифике // Труды Института океанологии АН СССР. № 107. 1977. С. 15-29.

Нигматуллин Ч. М. О дискретных адаптивных нормах головоногих моллюсков на примере гигантского кальмара-дозидикуса *Dosidicus gigas* (Ommastrephidae) Восточной Пацифики / Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания. Москва : ПИН РАН, 2012. С. 42-44.

Нотов А. А. Эмбрионизация онтогенеза как механизм формирования разнообразия жизненных циклов модульных организмов // Тезисы конференции "Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: онтогенез и формирование биологического разнообразия" 22–24 ноября 2017 г. Москва : ПИН РАН, 2017. С. 45–46.

Объекты биологии развития. Москва : Наука, 1975. 579 с.

Озернюк Н. Д. История эволюционной биологии развития // Онтогенез. Т. 50, № 6. 2019. С. 424–434.

Озернюк Н. Д., Исаева В. В. Эволюция онтогенеза. Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2016. 407 с.

Павлов А. П. Нижний мел России и его фауна // Академик А. П. Павлов. Сравнительная стратиграфия бореального мезозоя Европы. Москва : Наука, 1965. С. 204-288.

Полежаев Л. В. Различные формы дифференцировки, их взаимоотношения и отношение к росту, потенции и детерминации при формообразовании в онтогенезе // Журнал общей биологии. Т. 5, вып. 4. 1944. С. 228-260.

Райков Б. Е. Очерки по истории эволюционной идеи в России до Дарвина. Т. I. Москва-Ленинград : Академия Наук СССР. 1947. 192 с.

Райков Б. Е. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина. Материалы к истории эволюционной идеи в России. Т. I. Москва-Ленинград : Академия Наук СССР. 1952. 471 с.

Райков Б. Е. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина. Материалы к истории эволюционной идеи в России. Т. II. Москва-Ленинград : Академия Наук СССР. 1951. 587 с.

Райков Б. Е. Немецкие биологи-эволюционисты до Дарвина. Лоренц Окен. Карл Фридрих Бурдах, Мартин Генрих Ратке. Ленинград : Наука, 1969. 235 с.

Расницын А. П. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых // Труды Палеонтологического института. Т. 123. Москва : Академия наук СССР, 1969. 195 с.

Рогов М. А. «Lilliput effect» и эволюция позднеюрских бореальных аммонитов // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания (Москва, 2 – 4 апреля 2015 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН; под ред. Т. Б. Леоновой, И. С. Барскова, В. В. Митта. Москва : ПИН РАН, 2015. С. 46-48.

Рогов М. А. Аммониты и инфразональная стратиграфия кимериджского и волжского ярусов Панбореальной надобласти // Труды ГИН РАН. Вып. 627. 2021. 733 с.

Руженцев В. Е. Опыт естественной систематики некоторых верхнепалеозойских аммонитов // Труды Палеонтологического института. Том 11, вып. 3. Москва : Академия наук СССР, 1940. 134 с.

Руженцев В. Е. Систематика и эволюция семейств Pronoritidae Freeh и Medlicottiidae Karpinsky // Труды Палеонтологического института. Том 19. Москва : Академия наук СССР, 1949. 206 с.

Руженцев В. Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей // Труды Палеонтологического института. Том 83. Москва : Из-во Академии наук СССР. 1960. 334 с.

Руженцев В. Е. Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи. Общая часть // Моллюски – головоногие. I. Основы палеонтологии. Москва : Академия наук СССР, 1962. С. 243-333.

Свешников В. А. Морфология личинок полихет. Москва : Наука, 1978. 150 с.

Северцов А. Н. Этюды по теории эволюции: индивидуальное развитие и эволюция. Берлин : Гос. изд-во РСФСР, 1921. 312 с.

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. Москва-Ленинград : Академия наук СССР, 1939. 610 с.

Северцов А. Н. Этюды по редукции органов позвоночных животных (1931) // А. Н. Северцов. Собрание сочинений. Том 3. Общие вопросы эволюции. Москва-Ленинград : Академия наук СССР, 1945. С. 454-515.

Северцов А. Н. Модусы филэмбриогенеза (1935) // А. Н. Северцов. Собрание сочинений. Том 3. Общие вопросы эволюции. Москва-Ленинград : Академия наук СССР, 1945. С. 516-524.

Северцов А. Н. Развитие черепа селахий: к теории коррелативного развития (1899) // А. Н. Северцов. Собрание сочинений. Том 1. Работы по метамерии головы позвоночных. Москва-Ленинград : Академия наук СССР, 1949. С. 173-218.

Северцов А. Н. Очерки по истории развития мускулов, нервов и скелета конечностей низших Tetrapoda: к теории пятипалой конечности позвоночных (1908) // А. Н. Северцов. Собрание сочинений. Том 2. Происхождение и эволюция конечностей. Москва-Ленинград : Академия наук СССР, 1950. С. 7-250.

Соболев Д. Наброски по филогении гониатитов. Репринтное воспроизведение издания 1914 года. Москва : ГЕОС, 2015. 208 с.

Соболев Д. Начала исторической биогенетики. Государственное издательство Украины. 1924. 203 с.

Соколов Д. Н. К аммонитовой фауне Печорской юры // Труды Геологического Комитета, Новая серия. Вып. 76. 65 с.

Стрелковский В. И. Возникновение и развитие представлений о связи между онтогенезом и филогенезом до Дарвина // Труды Института палеобиологии. Т. 8. 1963. С. 3-27.

Тахтаджян А. Л. Об эволюционной гетерохронии признаков // Доклады Академии наук Армянской ССР. Т. 5, № 3. 1946. С. 79-86.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. Москва-Ленинград : Наука, 1964. 236 с.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. Москва-Ленинград : Наука, 1966. 611 с.

Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Ленинград : Наука, 1970. 147 с.

Терёхин Э. С. Паразитные цветковые растения: зволюция онтогенеза и образ жизни. Ленинград : Наука, 1977. 220 с.

Тихонова Е. П. Гигантизм / Большая Медицинская Энциклопедия (БМЭ), под редакцией Петровского Б. В., 3-е издание, в 29 томах (1974—1988). Т. V. Москва : Советская энциклопедия, 1977.

Хохряков А. П. Основные закономерности эволюции онтогенеза у растений // Бюллетень МОИП. Отдел биологии. Т. LXXVIII, вып. 1. 1973. С. 59-69.

Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. Москва : Наука, 1981.168 с.

Хрисанфова Е. Н., Перевозчиков И. В. Антропология. Москва : Изд-во МГУ, 1991. 320 с.

Шаров А. Г. Типы метаморфоза насекомых и их взаимоотношения (по сравнительно-онтогенетическим и палеонтологическим данным) // Энтомологическое обозрение. Т. 36, вып. 3. 1957. С. 569-576.

Шишкин М. А. Эволюция онтогенеза и природа гетерохроний // Палеонтологический журнал. № 2. 2016. С. 11–25.

Чернова О. Ф., Киладзе А. Б. Гетерохрония как основа видового и внутривидового разнообразия кожных дериватов у позвоночных животных // Успехи современной биологии. Т. 138, № 4. 2018. С. 392–408.

Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. Москва-Ленинград : Гос. изд-во биол. и мед. лит., 1935а. С. 8-60.

Шмальгаузен И. И. Рост и дифференцировка // Рост животных. Москва-Ленинград : Гос. изд-во биол. и мед. лит., 1935б. С. 75-84.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Москва-Ленинград : Академия наук СССР, 1938. 144 с.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Москва-Ленинград : Академия наук СССР, 1939. 232 с.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Ленинград : Наука, 1969. 493 с.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. Москва : Наука, 1983. 360 с.

Шмидт Г. А. Эмбриология животных. Т. 1. Москва : Советская наука, 1951. 354 с.

Agassiz L. Twelve Lectures on Comparative Embryology, delivered before the Lowell Institute, in Boston, December and January, 1848-9. Boston: Henry Flanders & Co. 1849. 104 p.

Alberch P, Gould S. J, Oster G. F, Wake D. B. Size and shape in ontogeny and phylogeny // Paleobiology. V. 5. 1979. P. 296–317.

Ambrose R. F. Population dynamics of *Octopus bimaculatus*: influence of life history patterns, synchronous reproduction and recruitment // Malacologia. V. 29, No 1. 1988. P. 23-39.

Apostolaki N.-E. The evolution of pneumaticity in Sauropodomorpha and its correlation to body size. University of Bristol. PhD thesis. 2018. 431 p. [unpublished]

Arkell W. J. The Jurassic system in Great Britain. Oxford: Clarendon press. 1933. 681 p.

Arkell W. J. A Monograph on the Ammonites of the English Corallian Beds. Part I. Pages i–xxxii, 1–30; Plates A, B, I–VI // Monographs of the Palaeontographical Society. V. 88, No. 398. 1935. P. 1-30.

Arkell W. J. A Monograph on the Ammonites of the English Corallian Beds. Part V. Pages lv-lxiv, 105–190; Plates XIX–XL // Monographs of the Palaeontographical Society. V. 93, No. 417. 1939. P. 4-190.

Arkell W. J. et al. *In* Moore R. C. (Ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part L. Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea. Geol. Soc. Am. and Univ. Kansas Press. 1957. 490 p.

Arkhipkin A., Argüelles J., Shcherbich Z., Yamashiro C. Ambient temperature influences adult size and life span in jumbo squid (*Dosidicus gigas*) // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 72. 2015. P. 400–409.

Arkhipkin A. I., Hatfield E. M., Rodhouse P. G. Doryteuthis gahi, patagonian long-finned squid / In: Rosa R., O'Dor R.K., Pierce G. J. (Eds.): Advances in Squid Biology, Ecology and Fisheries. Part I. Myopsid squids. Nova Science Publishers Inc. 2013. P. 123–158.

Arkhipkin A., Jereb P., Ragonese S. Growth and maturation in two successive seasonal groups of the short-finned squid, *Illex coindetii* from the Strait of Sicily (central Mediterranean) // ICES Journal of Marine Science. V. 57. 2000. V. 31–41.

Barge J. A. J. Retardatie en foetalisatie, een nieuwe beschouwing van het vraagstuk der anthropogenese // *De Gids*. V. 44. 1927. P. 358-379.

Baudoin C., Boselli P., Bert D. The Oppeliidae of the *Acanthicum* Zone (Upper Kimmeridgian) from Mount Crussol (Ardèche, France): ontogeny, variability and dimorphism of the genera *Taramelliceras* and *Streblites* (Ammonoidea) // Revue de Paléobiologie. V. 30, No 2. 2011. P. 619-684.

Baudoin C., Bert D., Boselli P. Preview on the ontogeny, variability and dimorphism of the genera *Taramelliceras* and *Streblites* (Ammonoidea) of the Acanthicum Zone (Upper Kimmeridgian) from Mount Crussol (Ardèche, France) // Boletin del Instituto de Fisiografia y Geologia. V. 82. 2012. P. 39-41.

Benton M. J., Minter N. J., Posmosanu E. Dwarfing in ornithopod dinosaurs from the early cretaceous of Romania / Mesozoic and cenozoic vertebrates and paleoenvironments (tributes to the career of Professor Dan Grigorescu. Ed: Zoltan Csiki). Bucharest. 2006. P. 79-87.

Benton M. J., Csiki Z., Grigorescu D., Redelstorff R., Sander P. M., Stein K., Weishampel D. B.. Dinosaurs and the island rule: The dwarfed dinosaurs from Haţeg Island // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 294. 2010. P. 1-15.

Bersac S., Bert D. Ontogenesis, variability and evolution of the Lower Greensand Deshayesitidae (Ammonoidea, Lower Cretaceous, Southern England): reinterpretation of literature data; taxonomic and biostratigraphic implications // Annales du Muséum d'histoire naturelle de Nice. V. 27. 2012. P. 197-270.

Bert D. Révision, étude systématique et évolution du genre *Gregoryceras* Spath, 1924 (Ammonoidea, Oxfordien) // Annales du Muséum d'histoire naturelle de Nice. T. XIX. 2004. 183 p.

Bert D., Bersac S., Juárez-Ruiz J., Hughes Z. Size reduction and ornamental oscillation within a Barremian lineage of giant heteromorphic ammonites (Early Cretaceous, northwestern Tethyan margin) // Cretaceous Research. V. 88. 2018. P. 173-186.

Boas J. E. V. Ueber Neotenie. In: Festschrift zum siebzigsten Geburtstage von Carl Gegenbaur, vol. 2. W. Engelmann, Leipzig. 1896. P. 1-20.

Bolk L. The part played by the endocrine glands in the evolution of man // The Lancet. V. 198, Is. 5115. 1921. P. 588-592.

Bolk L. On the character of morphological modifications in consequence of affections of the endocrine organs // Proceedings Royal Acad. Amsterdam. V. 23, No. 9. 1922a. P. 1328-1338.

Bolk L. Aangeboren afwijkingen beschouwd in het licht der foetalisatietheorie // Nederlands Tijdschrift voor Geneeskunde, Jaarg. 66, 2e Helft B. 1922b. B. 1536-1543.

Bolk L. Das Problem der Menschwerdung. Gustav Fischer, Jena. 1926. 44 S.

Bonnot A. Les Aspidoceratidae d'Europe occidentale au Callovien supérieur et à l'Oxfordien inférieur. Thèse Université, Inédit, Dijon. 1995. 487 p. [unpublished]

Bonnot A., Boursicot P.-Y., Ferchaud P. *Peltoceras marysae*, une nouvelle espèce de Peltoceratinae (Ammonitina, Aspidoceratidae) dans l'horizon à Leckenbyi (Callovien supérieur, zone à Athleta) de Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire, France) // Revue de Paléobiologie, Genève. V. 24, No 1. 2005. P. 75-95.

Bonnot A., Boursicot P.-Y., Ferchaud P., *Marchand D*. Les Pseudoperisphinctinae (Ammonitina, Perisphinctidae) de l'horizon a Leckenbyi (Callovien superieur, zone a Athleta) de Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire, France) et description d'une nouvelle espece, *Choffatia isabellae* // Carnets de Geologie. V. 5. 2008. P. 1-27.

Bonnot A., Boursicot P.-Y., Ferchaud P. The genera *Subgrossouvria* Spath and *Orionoides* Spath (Ammonitina, Perisphinctidae) from the Leckenbyi Horizon (Upper Callovian, Athleta Zone) of Montreuil-Bellay (Maine-et-Loire, France) // Carnets de Geologie. V. 14. 2014. P. 351-399.

Bonnot A., Neige P.,Tarkowski R., Marchand D. Mirosphinctes Schindewolf et *Euaspidoceras* Spath du niveau vert de Zalas [Pologne](Oxfordien inférieur, zone à Cordatum): dimorphes sexuels? // Bulletin of the Polish Academy of Sciences, Earth Sciences. T. 42. 1994. P. 181-205.

Boyle P. R., Mangold K., Ngoile M. Biological variation in *Eledone cirrhosa* (Cephalopoda: Octopoda): simultaneous comparisons of North Sea and Mediterranean populations // Malacologia. V. 29, No 1. 1988. P. 77-87.

Brinkmann R. Statistisch-biostratigraphische Untersuchungen an Mitteljurassischen Ammoniten Uber Artbegriff und Stammesentwicklung // Abhandlungen der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, matematisch-physikalische Klasse, Neue Folge, XIII, No. 3. 1929. S. 1-241.

Bucher H. Caractères périodiques etmode de croissance des ammonites: Comparaison avec les gastéropodes // Geobios. V. 30, Supp. 1.1997. P. 85-99.

Bucher H., Landman N. H., Kiofak S. M., Guex J. Mode and Rate of Growth in Ammonoids / / Landman NH, Tanabe K, Davis RA (eds) Ammonoid Paleobiology. Topics in Geobiology, 13. Plenum, New York. 1996. P. 408-463.

Buckman S. S. A Monograph on the Inferior Oolite Ammonites of the British Islands. Part III. Palaeontographical Society. 1889. P. 57–144.

Buckman S. S. Yorkshire Type Ammonites. London: Wesley. 1909-1930. V. 1-7. 790 p.

Buckman S. S. Yorkshire Type Ammonites. London: Wesley. 1909-1910. V. 1, Pt. 1-2. P. 1-12, 1-8, 13-16, 9-22.

Buckman S. S. Yorkshire Type Ammonites. London: Wesley. 1919. V. 3, Pt. 19, 20. P. 5-8.

Buckman S. S. Yorkshire Type Ammonites. London: Wesley. 1920. V. 3, Pt. 21-24. P. 9-30.

Buckman S. S. Yorkshire Type Ammonites. London: Wesley. 1925. V. 5, Pt. 50-52. P. 49-88.

Callomon J. H. The ammonite succession in the Lower Oxford Clay and Kelloways Beds of Kidlington, Oxfordshire and the zones of the Callovian stage // Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. Biol. Sci. V. 239. 1955. P. 215-264.

Callomon J. H. Sexual dimorphism in Jurassic ammonites // Trans. Leicester Liter., Philos. Soc. V. LVII. 1963. P. 21-56.

Callomon J. H. Notes on the Callovian and Oxfordian Stages // Colloque du Jurassique a Luxembourg, 1962. Luxembourg. 1964. P. 262-292.

Callomon J.H. The evolution of the Jurassic ammonite family Cardioceratidae // Palaeontology. Spec. Papers. No. 35. 1985. P. 49-90.

Camerano L. Intorno alla Neotenia ed allo sviluppo degli Anfibi // Atti della Reale Accademia delle scienze di Torino. T. 19. 1883. P. 84-93.

Camerano L. Nuove osservazioni intorno alla neotenia ed allo sviluppo degli Anfibi // Atti della Reale Accademia delle scienze di Torino. T. 20. 1884. P. 243-14.

Cariou E. L'Etage Callovien dans le Centre-Ouest de la France. Thèse Univ. de Poitiers. 1980. 790 p. [unpublished]

Cariou E., Enay R., Atrops F., Hantzpergue P., Marchand D., Rioult M. Oxfordien / *In*: Cariou E., Hantzpergue P. (Eds.), Biostratigraphie du Jurassique Ouest-Européen et Méditerranéen // Bulletin des Centres de recherches exploration production Elf-Aquitaine. Mém. 17. 1997. P. 79-86.

Cariou E., Sequeiros L. Les Taramelliceras (Ammonitina, Taramelliceratinae) du callovien: Découverte de formes ancestrales et origine progénétique présumée à partir du genre Paralcidia (Oppeliinae) // Geobios. V. 20, Iss. 4. 1987. P. 495-515.

Clarke J. M. The Naples Fanna (Fauna with Manticoceras intumescens) in Western New York // New York State Museum. 50th Annual report of the Regents (1896). V. 2. 1899a. P. 29-162.

Clarke J. M. Notes on the early Stages of Certain Goniatites // New York State Museum. 50th Annual report of the Regents (1896). V. 2. 1899b. P. 163-170.

Chapman R. N. Inhibiting the process of metamorphosis in the confused flour beetle (Tribolium confusum, Duval) // Journal of Experimental Zoology. V. 45, Is. 1. 1926. P. 293-299.

Chatterjee S. The rise of birds: 225 million years of evolution, second edition. Johns Hopkins University Press. 2015. 370 p.

Chembian A. J., Mathew S. Population structure of the purpleback squid *Sthenoteuthis oualaniensis* (Lesson, 1830) along the south-west coast of India // Indian Journal of Fisheries. V. 61, No 3. 2014. P. 20-28.

Chen C.-P., Chao C.-M. Reduction of Growth Rate as the Major Process in the Miniaturization of the Sand Dollar *Sinaechinocyamus mai* // Biological Bulletin. V. 193, No. 1. 1997. P. 90-96.

Chen X., Liu B., Chen Y. Sthenoteuthis oualaniensis, Purpleback Flying Squid // In: Rosa R., Pierce G. and O'Dor R. (Eds.) Advances in Squid Biology, Ecology and Fisheries. Part II. Oegopsid squids. Nova Science Publishers Inc. 2013. P. 207-222.

Child C. M. Senescence and Rejuvenescence. Chicago, 1915. 464 p.

Cope E. D. On the Origin of Genera // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. V. 20. 1868. P. 242–300.

Cope E. D. On the evolution of the Vertebrata, progressive and retrogressive // The American Naturalist. V. 19, No 2. 1885. P. 140-148, 234-247, 341-353.

Cope E. D. The origin of the fittest: essays on evolution. D. Appleton and Company. New York. 1887. 467 p.

Cope E. D. Primary factors of organic evolution. Chicago. 1896. 547 p.

Correns C., Fischel A., Kuster E. Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen / Ed. Roux W. Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1912. 465 S.

Count E. W. Growth patterns of the human physique; an approach to kinetic parameterization for individual human growth curves // Human Biology. V. 45, No 1. 1943. P. 63-80.

Courville P., Crônier C. Les hétérochronies du développement: un outil pour l'étude de la variabilité et des relations phylétiques? Exemple de *Nigericeras*, Ammonitina du Crétacé supérieur africain // Comptes Rendus Palevol. V. 2. 2003. P. 535–546.

Courville P., Thierry J. Sous-espèces géographiques et/ou contrôle environnemental de la variabilité morphologique chez "*Thomasites*" *gongilensis* (Woods, 1911), (Ammonitina, Acanthocerataceae, Vascoceratinae) du Turonien inférieur de la Haute Bénoué (Nigéria) // Geobios. V. 26, No 15. 1993. P. 73-89.

Courville P., Thierry J., Cariou E. Modalités évolutives du genre bullatimorphites (Ammonitina) au Bathonien-Callovien (Jurassique moyen) en Europe occidentale // Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science. V. 328, Is. 1. 1999. P. 59-65.

Currie E. Growth Stages in some Jurassic Ammonites // Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh. V. 61, P. 1, No 6. 1944. P. 171-198.

Darwin C. On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. London: John Murray. 1859. 502 p.

Darwin C. Variation of Plants and Animals Under Domestication. V. 2. London: John Murray. 1868. 486 p.

Dagys A. Evolution of the family Sibiritidae and detailed biostratigraphy of the Siberian Upper Olenekian (Triassic) / in: Olóriz F.&Rodriguez-Tovar F.J. (Eds.): Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods: Development and Evolution: Form, Construction, and Function: Taphonomy, Palaeoecology, Palaeobiogeography, Biostratigraphy, and Basin Analysis. N.-Y.: Kluwer Academic / Plenum Publishers. 1999. P. 109-123.

Davis R.A. Mature modification and dimorphism in selected late Paleozoic ammonoids // Bulletins of American Paleontology. 1972. V. 62, No 272. P. 23–130.

De Baets K., Landman N. H., Tanabe K. Ammonoid Embryonic Development // Ammonoid Paleobiology: From Anatomy to Ecology. Topics in Geobiology, Volume 43. Springer US. 2015. P. 113-205.

De Beer G. R. Embryology and evolution. Clarendon Press edit., Oxford. 1930. 116 p.

De Beer G. R. Embryos and ancestors. Clarendon Press edit., Oxford. 1940. 108 p.

De Beer G. R. Embryos and ancestors. Clarendon Press, Oxford. 1958. 197 p.

De Candolle A. L. P. P. Anleitung zum Studium der Botanik oder Grundriss dieser Wissenschaft. Enthaltend: die Organographie, Physiologie, Methodologie, die Pflanzen Geographie, eine Uebersicht der Fossilen Gewächse, der Pharmaceutischen Botanik und der Geschichte der Botanik. Erster Theil. Leipzig: Karl Franz Köhler. 1838. 386 S.

De Candolle A. L. P. P. Géographie botanique raisonnée; ou, Exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'epoque actuelle. T. 2. Paris: V. Masson. 1855. 1365 p.

De Candolle A. P. Physiologie végétale, ou Exposition des forces et des fonctions vitales des végétaux, pour servir de suite a l'organographie végétale, et d'introduction a la botanique géographique et agricole. Paris : Béchet jeune. 1832. 1056 p.

Doane J. F. Prothetely in a Larva of Limonius californicus (Coleoptera: Elateridae) // The Coleopterists Bulletin. V. 34, No 3. 1980. P. 333-335.

Doguzhaeva L. A. Rhythms of ammonoid shell secretion // Lethaia. V. 15. 1982. P. 385-394.

Dommergues J.-L. L'évolution chez les Ammonitina du Lias moyen (Carixien, Domérien basal) en Europe occidentale // Documents des Laboratoires de géologie Lyon. T. 98. 1987. 296 p.

Dommergues J.-L. The Jurassic ammonite *Coeloceras*: an atypical example of dimorphic progenesis elucidated by cladistics // Lethaia. V. 27. 1994. P. 143-152.

Dommergues J.-L., David B., Marchand D. Les relations ontogenèse-phylogenèse: Applications paléontologiques // Geobios. V. 19, Is. 3. 1986. P. 335-356.

Dommergues J.-L., Montuire S., Neige P. Size patterns through time: the case of the Early Jurassic ammonite radiation // Paleobiology. V. 28, No 4. 2002. P. 423–434.

Donovan D. T. The influence of the theoretical ideas on ammonite classification from Hyatt to Trueman // The University of Kansas Paleontological Contributions. V. 62. 1973. 16 p.

Douville R. Études sur les cosmocératidés des collections de l'École Nationale Supérieure des Mines et de quelques autres collections publiques ou privées // Mémoires pour servir à l'explication de la carte géologique détailée de la France. 1915. P. 1-75.

Duchesne N.-A. Histoire naturelle des fraisiers, contenant les vues d'économie réunies à la botanique; et suivie de remarques particulières sur plusieurs points qui ont rapport à l'histoire naturelle générale, par M. Duchesne fils. Paris. 1766. 324, 118 p.

Duchesne N.-A. Fraisier, Fragaria // Encylopédie Méthodique Botanique, T. 2. Paris. 1786. P. 527–540.

"Dwarfism." Merriam-Webster.com Dictionary, Merriam-Webster, https://www.merriam-webster.com/dictionary/dwarfism. Accessed 14 Jul. 2022.

Eimer G. H. T. Organic evolution as the result of the inheritance of acquired characters according to the laws of organic growth. Macmillan, London. 1890. 435 p.

Eimer G. H. T. Die Entstehung Der Arten Auf Grund Von Vererben Erworbener Eigenschaften Nach Den Gesetzen Organischen Wachsens. Zweiter theil: Orthogenesis der Schmetterlinge. Leipzig. Verlag von Wilhelm Engelmann. 1897. 513 S.

Enay R. L'Oxfordien dans la mortié sud du Jura français. Etude stratigraphique. Deuxième partie. Contribution a la connaissance des Périsphinctidés // Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon. Fasc. F. VIII. T. II. 1966. P. 331-624.

Erben H. K. Uber den Prosipho, die Prosutur und die Ontogenie der Ammonoidea // Paläontologische Zeitschrift. Bd. 36. 1962. S. 99-108.

Erben H. K. Die Evolution der ältesten Ammonoidea (Lfg. I) // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen. Bd. 120. 1964. S. 107-212.

Erben H. K, Flajs G., Siehl A. Die frühontogenetische Entwick1ung der Schalenstruktur Ectocochleater Cephalopoden // Pa1aeontographica. Bd. 132, Abt. A. 1969. S. 1-54.

Franz V. Ontogenie und Phylogenie: das sogenannte biogenetische Grundgesetz und die biometabolischen Modi // Abh. Theorie Org. Ent. No. 3. Julius Springer, Berlin. 1927. 51 S.

Frau C., Boursicot P.-Y. Another lesson from beautiful monsters: the case of 'sex reversals' in the Ammonoidea and their significance // BMC Ecology and Evolution. V. 21, No 133. 2021. P. 2-13.

Frau C., Delanoy G., Masse J-P., Lanteaume C., Tendil A. J. B. New Heteroceratidae (Ammonoidea) from the late Barremian deepening succession of Marseille (Bouches-du-Rhône, France) // Acta Geologica Polonica. V. 66, No. 2. 2016. P. 205–225.

Furnish W. M., Glenister B. F., Kullmann J., Zhou Z. Treatise on invertebrate paleontology. Pt L: Mollusca 4, revised. V. 2: Carboniferous and Permian Ammonoidea (Goniatitida and Prolecanitida). Lawrence: Univ. Kansas Press. 2009. P. 1– 258.

Garstang W. The theory of recapitulation: A critical restatement of the biogenetic law // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 35. 1922. P. 81-101.

Garstang W. The morphology of the Tunicata, and its bearings on the phylogeny of the Chordata // Quarterly Journal of Microscopical Science. V. 72. 1928a. P. 51-187.

Garstang W. The origin and evolution of larval forms / Report of the British Association for the Advancement of Science. 1928b. P. 77-98.

Gasiorowski L., Furu A., Hejnol A. Morphology of the nervous system of monogonont rotifer Epiphanes senta with a focus on sexual dimorphism between feeding females and dwarf males // Frontiers in Zoology. V. 16, No 33. 2019. P. 1-13.

Geigy R., Portmann A. Versuch einer morphologischen Ordnung der tierischen Entwicklungsgange // Naturwissenschanen. Bd. 29. 1941. S. 734-743.

George T. N. Palingenesis and palaeontology // Biology Reviews. V. 8. 1933. P. 107-135.

Gerlach L. Ein Fall von Schwanzbildung bei einem menschlichen Embryo // Morphologisches Jahrbuch. Bd. 6. 1880. S. 106-124.

Giard A. La castration parasiraire et son influence sur les caracteres exterieurs du sexe male ehez les crustaces decapodes // Bulletin scientifique, Département du Nord de la France et de la Belgique. T. 18. 1887. P. 1-28.

Giard A., Bonnier J. Contribution a l'etude des bopyriens / Trav. Inst. Zool. Lille et Stat. Mar. Wimereux. T. 5. 1887. P. 1-272.

Gilby E. D., Prunty F. T. G., London D. R. Asexual Ateliotic Dwarfism (Two Cases) // Proceedings of the Royal Society of Medicine. V. 64, Is.10. 1971. P. 1065-1065.

Glenister B. F., Furnish W. M. Terminal progenesis in Late Paleozoic ammonite families // *In* Wiedmann, J., and J. Kullmann (eds.), Cephalopods – Present and Past. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung; Stuttgart. 1988. P. 51-61.

Gonzalez A. F., Guerra A. Illex coindetii, Broadtail Shortfin Squid / In: Rosa R., Pierce G. and O'Dor R. (Eds.) Advances in Squid Biology, Ecology and Fisheries. Part II. Oegopsid squids. Nova Science Publishers Inc. 2013. P. 49-72.

Gould S. J. Ontogeny and phylogeny. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press. 1977. 487 p.

Gould S. J. The Uses of Heterochrony // Heterochrony in evolution: a multidisciplinary approach (edit. by M. L. McKinney). Plenum Press, New York. 1988. P. 1-16.

Gould S. J. Heterochrony / In.: Keller E. F., Lloyd E. A. (Eds.) Keywords in Evolutionary Biology. Harvard University Press, 1994. P. 158-165.

Grabau A. W. Palaeontology and ontogeny // Paleontol. Record. 1910. P. 295-298.

Guerrant E.O. Heterochrony in Plants: The Intersection of Evolution Ecology and Ontogeny // Heterochrony in evolution: a multidisciplinary approach (ed. by M.L. McKinney). Plenum Press, New York. 1988. P. 111-134.

Guex J. Quelques cas de dimorphisme chez les ammonidés du Lias Inférieur // Bulletin de la Société vaudoise des sciences naturelles. V. 75, No 360. 1981. P. 239–248.

Guex J. Environmental stress and atavism in ammonoid evolution // Eclogae Geologicae Helvetiae. 2001. V. 94. P. 321–328.

Haga T., Kase T. Progenetic dwarf males in the deep-sea wood-boring genus *Xylophaga* (Bivalvia: Pholadoidea) // Journal of Molluscan Studies. V. 79, Is. 1. 2013, P. 90–94.

Hägg U., Taranger J. Maturation indicators and the pubertal growth spurt // American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics. V. 82, No 4. 1982. P. 299-309.

Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen: Allgemeine Grundzuge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie, 2 vols. Georg Reimer, Berlin. 1866. 462 S.

Haeckel E. Natürliche Schopfungsgeschichte. Georg Reimer, Berlin. 1868. 568 S.

Haeckel E. Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen: Gemeinverständliche Wissenschaftliche Vorträge Über die Grundzüge der Menschlichen Keimes-und Stammes-Geschichte. W. Engelmann, Leipzig. 1874. 732 S.

Haeckel E. Die Gastrula and die Eifurchung der Thiere // Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. 9. 1875. S. 402-508.

Haeckel E. Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen: Gemeinverständliche Wissenschaftliche Vorträge Über die Grundzüge der Menschlichen Keimes-und Stammes-Geschichte. W. Engelmann, Leipzig. 1877a. 770 S.

Haeckel E. Die Gastraea-Theorie. Jena : Hermann Dufft. 1877b. 270 S.

Hall B. K. Developmental mechanisms underlying the formation of atavisms // Biological reviews. V. 59. 1984. P. 89–124.

Hall B. K. Time and Place in Evolution: Heterochrony and Heterotopy // In: Evolutionary Developmental Biology. Springer, Dordrecht. 1999. P. 375–391.

Hall B. K. Atavisms // Current biology. V. 20. Is. 20. 2010. R871.

Hall B. K. Evolutionary Developmental Biology (Evo-Devo): Past, Present, and Future // Evolution: Education and Outreach. V. 5. 2012. P. 184–193.

Hamann O. Entwicklungslehre und Darwinismus. Eine Kritische Darstellung der modernen Entwicklungslehre und ihrer Erklärungsversuche. Jena: Hermann Costenoble. 1892. 304 S.

Hamann O. Die Nemathelminthen. Beiträge zur Kenntnis ihrer Entwicklung, ihres Baues und ihrer Lebensgeschichte. Jena. Hermann Costenoble. 1895. 120 S.

Hanken J. Miniaturization and its effects on cranial morphology in plethodontid salamanders, genus *Thorius* (Amphibia, Plethodontidae): II. The fate of the brain and sense organs and their role in skull morphogenesis and evolution // Journal of Morphology. V. 177. 1983. P. 255-268.

Hanken J. Miniaturization and its effects on cranial morphology in plethodontid salamanders, genus *Thorius* (Amphibia: Plethodontidae). I. Osteological variation // Biological Journal of the Linnean Society. V. 23. 1984. P. 55-75.

Hanken J. Morphological novelty in the limb skeleton accompanies miniaturization in salamanders // Science. V. 229. 1985. P. 871-74.

Hanken J., *Wake D. B*. Miniaturization of Body Size: Organismal Consequences and Evolutionary Significance // Annual Review of Ecology and Systematics. V. 24. 1993. P. 501-519.

Hantzpergue P. Les Ammonites kimméridgiennes du haut-fond d'Europe occidentale. Biochronologie, Systématique, Evolution, Paléobiogéographie. Cahiers de Paléontologie, édit. C.N.R.S. 1989. 428 p.

Harada K., Tanabe K. Paedomorphosis in the Turonian (Late Cretaceous) collignoniceratine ammonite lineage from the north Pacific region // Lethaia. V. 38. 2005. P. 47–57.

Harries P., Knorr P. What does 'Lilliput Effect' mean? // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 284. 2009. P. 4-10.

Harries P. J., Wani R. The Lilliput Efect in two ammonoid families across the Cenomanian-Turonian mass extinction: comparing the Acanthoceratidae and the Vascoceratidae / In: Hart, M.B. (ed.), Abstract Volume of the 8th International Symposium on the Cretaceous System, 6th-12th September 2009, Plymouth. 2009. P. 149.

Hart W. H., Wray G. A. Heterochrony / In: B.K. Hall and M.H. Wake (Eds.), The origin and evolution of larval forms, San Diego, CA: Academic Press. 1999. P. 159-165.

Hastie L. C., Allcock A. L., Jereb P., Lefkaditou E., Moreno A., Oesterwind D., Pierce G. J. Alloteuthis subulata / In: Rosa R., O'Dor R.K., Pierce G. J. (Eds.), Advances in Squid Biology, Ecology and Fisheries. Part I. Myopsid squids. Nova Science Publishers Inc. 2013. P. 109-122.

Haug J. T., Haug C. "Crustacea": Comparative Aspects of Larval Development / Wanninger A. (Ed.) Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates 4. Ecdysozoa II: "Crustacea". Springer-Verlag. Wien. 2015. P. 1-38.

Hertwig O. Das biogenetische Grundgesetz nach dem heutigen Stand der Biologie // Internationale Wochenschrift für Wissenschaft Kunst und Technik. Band 1. 1907. Berlin. S. 91–98.

Hertwig O. Das Werden der Organismen; zur Widerlegung von Darwin's Zufallstheorie durch das Gesetz in der Entwicklung. 2 Vermehrte. Jena, Gustav Fischer. 1918. 680 S.

Hickman C. S. Asynchronous Construction of the Protoconch/Teleoconch Boundary: Evidence for Staged Metamorphosis in a Marine Gastropod Larva // The Veliger . V. 35. 1995. P. 295–306.

Hickman C. S. Larvae in invertebrate development and evolution / In: B.K. Hall and M.H. Wake (Eds.), The origin and evolution of larval forms, San Diego, CA: Academic Press. 1999. P. 21-59.

Hölder H. Über Gehäusebau, insbesondere Hohlkiel jurassischer Ammoniten // Palaeontographica. Bd. 102. Abt. A. Lief. 1-2 . 1952. S. 18-48.

Hölder H. Die Ammonitengattung *Taramelliceras* im südwestdeutschen Unter und Mittel-Malm. Morphologishe und taxonomische Studien an *Ammonites flexuosus* Buch. (Oppeliidae) // Palaeontographica. Abt. A. Bd. 106. Lief. 3-6. 1955. S. 37-155.

Hoving H-J. T., Gilly W. F., Markaida U., Benoit-Bird K. J., Brown Z. W., Daniel P., Field J. C., *Parassenti L., Liu B., Campos B*. Extreme plasticity in life-history strategy allows a migratory predator (jumbo squid) to cope with a changing climate // Global Change Biology. V. 19, No 7. 2013. P. 2089-2103.

Hunda B. R., Hughes N. C. Evaluating paedomorphic heterochrony in trilobites: the case of the diminutive trilobite *Flexicalymene retrorsa minuens* from the Cincinnatian Series (Upper Ordovician), Cincinnati region // Evolution & Development. V. 9, No 5. 2007. P. 483-498.

Huxley J. S. The Problems of Relative Growth. Dial Press, New York. 1932. 276 p.

Huxley J. S., *Tessier G.* Terminology of relative growth // Nature. V. 137. 1936. P. 780-781.

Huxley J. S., Needham J., Lerner I. M. Terminology of relative growth rates // Nature. V. 618. Is. 146. 1940. P. 225.

Hyatt A. On the Parallelism between the different stages of Life in the Individual and those in the entire Group of the Molluscous order Tetrabranchiata // Memoirs read before the Boston Society of Natural History. V. 1. 1866. P. 193-209.

Hyatt A. Genesis of the Arietidae // Memoirs of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College. V. 16, No 3. 1889. 238 p.

Hyatt A. Cycle in the life of the individual (ontogeny) and in the evolution of its own group (phylogeny) // Science. New Series, V. 5, No. 109. 1897. P. 161-171.

Hyslop J. A. Prothetely in the Elaterid Genus Melanotus // Psyche. V. 23, Is.1. 1916. P. 3-6.

Jackson G. D., Domeier M. L. The effects of an extraordinary El Niño / La Niña event on the size and growth of the squid *Loligo opalescens* off Southern California // Marine Biology V. 142. 2003. P. 925–935.

Jackson G. D., Forsythe J. W., Hixon, R. F., Hanlon R. T. Age, growth, and maturation of *Lolliguncula brevis* (Cephalopoda: Lolliginidae) in the northwestern Gulf of Mexico with comparison of length-frequency versus statolith age analysis // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. V. 54. 1997. P. 2907-2919.

Jagersten G. Evolution of the metazoan life cycle. Academic Press: London. 1972. 282 p.

Jagt-Yazykova E. A. Palaeobiogeographical and palaeobiological aspects of mid- and Late Cretaceous ammonite evolution and bioevents in the Russian Pacific // Scr. Geol. V. 143. 2011. P. 15–121.

Jeffery W. R. Evolution of Ascidian Development: Interspecific modifications of the tadpole larva have revealed some of the mechanisms of evolutionary change in development // BioScience. V. 47, No. 7. 1997. P. 417-425.

Jeffery W. R., *Swalla B. J.* Evolution of alternate modes of development in ascidians // Bioessays. V. 14, No 4. 1992. P. 219-226.

Jelgersma H. C. Stamhoek, foetalisatie en microcephalie // Nederlands Tijdschrift voor Geneeskunde. 73. 1929. P. 1711-1716.

Jones J. B., Pierce G. J., Saborido-Rey F., Brickle P., Kuepper F. C., Shcherbich Z. N., Arkhipkin A. I. Size-dependent change in body shape and its possible ecological role in the Patagonian squid (*Doryteuthis gahi*) in the Southwest Atlantic // Marine Biology. V. 166. 2019a. P. 54.

Jones J. B., Pierce G. J., Brickle P., Shcherbich Z. N., Arkhipkin A. I. 'Superbull' males: what role do they play and what drives their appearance within the *Doryteuthis gahi* Patagonian Shelf population? // Marine and Freshwater Research. V. 70, No 12. 2019b. P. A-M.

Jurmain R., Kilgore L., Trevathan W., Bartelink E. J. Essentials of Physical Anthropology. Cengage Learning. 2017. 445 p.

Imlay R. W. Callovian (Jurassic) ammonites from the United States and Alaska, Part 1. Western Interior United States // U.S. Geol. Survey Prof. Paper. N 249-A. 1953. P. 1-39.

Katugin O. N., Shevtsov G. A., Zuev M. A., Didenko V.D., Kulik V. V., Vanin N. S. Berryteuthis magister, Schoolmaster Gonate Squid / In: Rosa R., Pierce G. and O'Dor R. (Eds.) Advances in Squid Biology, Ecology and Fisheries. Part II. Oegopsid squids. Nova Science Publishers Inc. 2013. P. 1-48.

Keith A. A new theory of human evolution. Watts, London. 1948. 451 p.

Kennedy W. J. Ammonite Evolution / In: A. Hallam (Ed.). Patterns of Evolution as Illustrated by the Fossil Record / Developments in Palaeontology and Stratigraphy, Chapter 8. Elsevier, V. 5. 1977. P. 251-304.

Kennedy W. J., Cobban W. A. Cenomanian ammonite faunas from the Woodbine Formation and lower part of the Eagle Ford Group, Texas // The Journal of *Paleontology.* V. 33. 1990. P. 75–154.

Kennedy W. J., Cobban W. A., Landman, N. H. A revision of the Turonian members of the ammonite subfamily Collignoniceratinae from the United States Western Interior and Gulf Coast // Bulletin of the American Museum of Natural History. No. 267. 2001. P. 1-148.

Kennedy W. J. Cooper M. R. The micromorph Albian ammonite *Falloticeras* Parona and Bonarelli // Palaeontology. V. 20. 1977. P. 793–804.

Kiselev D.N. Variability of Relative Body Chamber Length in Jurassic Ammonites of the Family Cardioceratidae Siemiradzki, 1891, and Its Taxonomic Significance // Paleontological Journal. V. 52, No. 13. 2018. P. 1503-1530.

Kiselev D.N., Rogov M.A. Detailed biostratigraphy of the Middle Callovian – lowest Oxfordian in the Mikhaylov reference section (Ryazan region, European part of Russia) by ammonites // Volumina Jurassica. V. XVI. 2018. P. 73–186.

Klug C., Zatoń M., Parent H., Hostettler B., Tajika A. Mature Modifications and Sexual Dimorphism / Ammonoid Paleobiology: From Anatomy to Ecology. Topics in Geobiology, V. 43. Springer US. 2015. P. 253-320.

Kohlbrugge J. H. F. Der Atavismus. Utrecht, 1897. 31 S.

Kolbe H. J. Über vorschnelle Entwicklung (Prothetelie) von Puppen- und Imago-Organen bei Lepidopteren- und Coleopteren-Larven, nebst Beschreibung einer abnormen Raupe des Kiefernspinners, *Dendrolimus pini* L. // Allgemeine Zeitschrift für Entomologie. Bd. 8. No. 2/3. 1903. S. 25-30.

Kollmann J. Das Ueberwintern von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung des mexikanischen Axolotl // Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel. Bd. 7. 1884a. S. 387-398.

Kollmann J. Die Anpassungsbreite der Batrachier und die Correlation der Organe // Zoologischer Anzeiger. VII. No. 157-184. Leipzig. 1884b. S. 266-270.

Korn D. Heterochrony in the evolution of Late Devonian ammonoids // Acta Palaeontologica Polonica. V. 37, No 1. 1992. P. 21–36.

Korn D. Paedomorphosis of ammonoids as a result of sealevel fluctuations in the Late Devonian *Wocklumeria* Stufe // Lethaia. V. 28. 1995. P. 155-165.

Korn D., Leda L., Ghaderi A., Hairapetian V., Schobben M. The Lilliput Effect in the latest Permian ammonoids from Iran / Abstract Volume of the 57th Annual Meeting of the Palaeontological Association, 13th–16th December 2013, University of Zurich, Switzerland. 2013. P. 41.

Korn D, Vöhringer E Allometric growth and intraspecific variability in the Basal Carboniferous ammonoid *Gattendorfia crassa* Schmidt, 1924 // Paläontologische Zeitschrift. V. 78. 2004. P. 425–432.

Kryzanowsky S. G. Das Recapitulationsprinzip und die Bedingungen der historischen Auffassung der Ontogenese // Acta Zoologica. Stockholm. Bd. 20.1939. S. 1-87.

Kükenthal W. G. Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren. Jena, G. Fischer, 1893. 448 S.

Kulicki C. Remarks on the embriogeny and postembryonal development of ammonites // Acta Palaeontologica Polonica. V. 19. No. 2. 1974. P. 201-224.

Kulicki C. Ammonite she1l: its structure, development and biological significance // Palaeontologia Polonica. No 39. 1979. P. 97-142.

Landis B. J., Davidson R. H. Prothetely in Epilachna Corrupta Muls. (Coleop.) // The Ohio Journal of Science. V. 34, No 3. 1934. P. 147-149.

Landman N. H. Ammonoid growth rhythms // Lethaia. V. 16. 1983. P. 248.

Landman N. H. Ontogeny of Upper Cretaceous (Turonian-Santonian) scaphitid ammonites from the Western Interior of North America: Systematics, developmental patterns, and life history // Bulletin of the American Museum of Natural History. V. 185, No 2. 1987. P. 117-241.

Landman N. H. Heterochrony in ammonites // McKinney N.L. (ed.) – Heterochrony in evolution. Plenum Press, New York. 1988. P. 159-182.

Landman N. H. Iterative progenesis in Upper Cretaceous ammonites // Paleobiology. V. 15, Is. 2. 1989. P. 95-117.

Landman N. H., *Cochran J. K*. Growth and longevity of *Nautilus* // Saunders, W.B., Landman N. H. (eds.): Nautilus. Plenum, New York, N.Y. 1987. P. 401-420.

Landman N. H., Dommergues J. L., Marchand D. The complex nature of progenetic species –examples from Mesozoic ammonites // Lethaia. V. 24. 1991. P. 409-421.

Landman N. H., Geyssant J. R. Heterochrony and ecology in Jurassic and Cretaceous Ammonites // Geobios. V. 26. Supplement 1. 1993. P. 247-255.

Landman N., Klofak S. M., Sarg K. B. Variation in adult size of scaphitid ammonites from the Upper Cretaceous Pierre Shale and Fox Hills formation // Harries PJ (ed.) High-resolution approaches in stratigraphic paleontology. Springer, Netherlands. 2008. P. 149-194.

Landman N. H., Tanabe K., Shigeta Ya. Ammonoid embryonic development // N. Landman, K. Tanabe, R.A. Davis (Eds.) Ammonoid paleobiology. Topics in Geobiology. V. 13. Plenum press. N.Y. 1996. P. 343–405.

Lang W. D. The Evolution of Ammonites: A demonstration given at the British Museum (natural history) // Proceedings of the Geologists' Association. V. 30, Is. 2. 1919. P. 49-65.

Laptikhovsky V. Todarodes sagittatus, European Flying Squid // Rosa R., Pierce G. and O'Dor R. (Eds.) Advances in Squid Biology, Ecology and Fisheries. Part II. Oegopsid squids. Nova Science Publishers Inc. 2013. P. 223-248.

Laptikhovsky V. V., Nigmatullin C. M. Female reproductive biology of the orange-back squid, Sthenoteuthis pteropus (Steenstup) (Ommastrephidae: Oegopsidae) in the eastern tropical Atlantic // Scientia Marina. V. 69, No 3. 2005. P. 383-390.

Laptikhovsky V. L., Rogov M. A., Nikolaeva S. E., Arkhipkin A. A. Environmental impact on ectocochleate cephalopod reproductive strategies and the evolutionary significance of cephalopod egg size // Bulletin of Geosciences. Vol. 88. No.1. 2013. P. 83–93.

Laurin B., Garcia-Joral F. Miniaturization and Heterochrony in Homoeorhynchia Meridionalis and H. Cynocephala (Brachiopoda, Rhynchonellidae) from the Jurassic of the Iberian Range, Spain // Paleobiology. V. 16, No. 1. 1990. P. 62-76.

Leburn P. Ammonites du Jurassique: Tome 1 – Les ammonoïdes, des mollusques céphalopodes, le Jurassique et ses biozones d'ammonites et généralités sur les ammonoïdes du Jurassique // Mineraux & Fossiles. Hors-série. № 24. 2008. 136 p.

Lord E. M. Floral morphogenesis in Lamium amplexicaule L. (Labiatae) with a model for the evolution of the cleistogamous flower // Botanical Gazette. V. 143, No 1. 1982. P. 63-72.

Løvtrup S. Epigenetics: a treatise on theoretical biology. New York: J. Wiley and Sons. 1974. 547 p.

Makowski H. Problem of sexual dimorphism in ammonites // Palaeontologia Polonica. V. 12. 1962. P. 1-92.

Malinowska L. The Middle Oxfordian Perisphinctidae of Zawodzie near Czestochowa. (Poland) // Acta Palaeontologica Polonica, V. XVII. No 2. P. 167-272.

Manger W. L., Meeks L. K., Stephen D. A. Pathologic Gigantism in Middle Carboniferous Cephalopods, Southern Midcontinent, United States / in: Olóriz F.&Rodriguez-Tovar F.J. (Eds.): Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods: Development and Evolution: Form, Construction, and Function: Taphonomy, Palaeoecology, Palaeobiogeography, Biostratigraphy, and Basin Analysis. N.-Y.: Kluwer Academic / Plenum Publishers. 1999. P. 77-89.

Marchand D. L'évolution des Cardioceratinae d'Europe occidentale dans leur contexte paléobiogéographique (Callovien supérieur – Oxfordien moyen). Thèse Univ. de Bourgogne. Dijon. 1986. 601 p. [unpublished]

Marchand D., Dommergues J.-L. Rythmes évolutifs et hétérochronies du developpement: Exemples pris parmi les Ammonites Jurassiques. (Evolutionary Tempos and Ontogenetic Heterochronies: Examples in Jurassic Ammonites.) / ln: Wiedmann J., Kullmann J. (Eds.), Cephalopods – Present and Past. Stuttgart. 1988. P. 67-78.

Marchand D., Courville P., Bonnot A., Rossi J., Scoufflaire Q. Very small ammonites (micromorphs) from Lower Oxfordian Marls (Mariae Zone) / In: Summesberger K., Daurer A. (Eds), Cephalopods – Present and Past. 2022. P. 467–478.

Martini E. Uber Eutelie und Neotenie // Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft. 19. Jahresvers. 1909. S. 292-299.

Masters, J. C., Génin F., Silvestro D., Lister, A. M., DelPero, M. The red island and the seven dwarfs: body size reduction in Cheirogaleidae // Journal of Biogeography. V. 41. 2014. P. 1833-1847.

Mattei J. Application du concept de synaptogenése a l'interprétation de rapports phylétiques entre deux groupes d'ammonitidés du Toarcien des Causses (France): *Phymatoceras* et Grammoceratinae // Geobios. V. 18, No 2.1985. P. 243-247.

Matyja B. A. Developmental polymorphism in Oxfordian ammonites //Acta Geologica Polonica. V. 36. 1986. P. 37–67.

Matyja B. A. Developmental polymorphism in the Oxfordian ammonite subfamily Peltoceratinae // Palaeopelagos. Spec Publ. 1. 1994. P. 277–286.

Matyja B. A., Wierzbowski A. Biological response of ammonites to changing environmental conditions: an example of Boreal Amoeboceras invasions into Submediterranean Province during Late Oxfordian // Acta Geologica Polonica. V. 50. 2000. P. 45–54.

McKinney M. L. Classifying Heterochrony. Allometry, Size, and Time // McKinney N.L. (ed.) – Heterochrony in evolution. Plenum Press, New York. 1988. P. 159-182.

McKinney M. L., McNamara K. J. Heterochrony: the evolution of ontogeny. New York: Plenum Press. 1991. 437 p.

McNamara K. J. A guide to the nomenclature of heterochrony // Journal of Paleontology. V. 60, No1. 1986. P. 4-13.

McNamara K. J. Heterochrony: the Evolution of Development // Evo Edu Outreach. V. 5. 2012. P. 203–218.

Mehnert E. Kainogenese eine gesetzmässige Abänderung der embryonalen Entfaltung in Folge von erblicher Uebertragung in der Phylogenese erworbener Eigenthümlichkeiten // Morphologische Arbeiten. B.7. 1897. Gustav Fischer, Jena. S. 1-156.

Mehnert E. Biomechanik erschlossen aus dem Prinzipe der Organogenese. Gustav Fischer, Jena. 1898. 177 S.

Meister C. Ontogenèse et évolution des Amaltheidae (Ammonoidea) // Eclogae Geologicae Helvetiae. B. 81, H. 3. 1988. P. 763-841.

Meister C. Les Ammonites du Crétacé supérieur d'Ashaka (Nigéria) // Bulletin des Centres de Recherche Exploration-Production Elf-Aquitaine. V. 13. Mémoire supplémentaire. 1989. P. 1-84.

Mignot Y. Un probleme de paleobiologie chez les ammonoides (Cephalopoda): croissance et miniaturisation en liaison avec les environnements. PhD thesis. 1992. 98 p. [unpublished]

Mignot Y., Elmi S., Dommergues J.-L. Croissance et miniaturisation de quelques *Hildoceras* (Cephalopoda) en liaison avec des environnements contraignant de la Tethys toarcienne // Geobios. V. 26, Suppl.1. 1993. P. 305-312.

Milner A. *Cosesaurus*: the last proavian? // Nature. V. 315. 1985. P. 544.

Minelli A. The Development of Animal Form: Ontogeny, Morphology, and Evolution Cambridge and New York: Cambridge University Press. 2003. 323 p.

Minelli A. EvoDevo and Its Significance for Animal Evolution and Phylogeny // Wanninger A. (Ed.) Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates 1. Introduction, Non-Bilateria, Acoelomorpha, Xenoturbellida, Chaetognatha. Springer-Verlag. Wien. 2015. P. 1-24.

Monnet C., Klug Ch., De Baets K. Evolutionary Patterns of Ammonoids: Phenotypic Trends, Convergence, and Parallel Evolution / Ammonoid Paleobiology: From Anatomy to Ecology // Topics in Geobiology, V. 43. Springer US. 2015. P. 95-142.

Monnet C., Bucher H., Guex J., Wasmer M. Long-term evolutionary trends of Acrochordiceratidae Arthaber, 1911 (Ammonoidea, Middle Triassic) and Cope's rule // Palaeontology. V. 55. 2012. P. 87–107.

Montagu M. F. A. Growing Young. McGraw-Hill, New York. 1983. 305 p.

Mooi R. Progenetic miniaturization in the sand dollar Sinaechinocyamus: implications for clypeasteroid phylogeny //Ridder C. De, Dubois P., Lahaye M.-C., Jangoux M. (Eds.) Echinoderm Research. Rotterdam: Balkema. 1990. P. 137-43.

Morten S. D., Twitchett R. J. Fluctuations in the body size of marine invertebrates through the Pliensbachian–Toarcian extinction event // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 284. 2009. P. 29–38.

Müller F. Für Darwin. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.1864. 91 S.

Naef A. Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. Kritische Betrachtungen über das sogenannte "biogenetische Grundgesetz". Jena, Gustav Fischer. 1925. 77 S.

Neige P. Ontogeny of the Oxfordian ammonite *Creniceras renggeri* from the Jura of France // Eclogae Geologicae Helvetiae. 1997. V. 90. P. 605–616.

Neige P., Marchand D., Laurin B. Heterochronic differentiation of sexual dimorphs among Jurassic ammonite species // Lethaia. V. 30. 1997a. P. 145-155.

Neige P., Marchand D., Rossi J., Lance J. Apparition d'une morphologie scaphitomorphe par miniaturisation chez une ammonite oxfordienne: *Scaphitodites scaphitoides* (Coquand, 1853) // Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris - Series IIA - Sciences de la terre et des planètes. V. 325, Is. 4. 1997b. P. 281-284.

Nesis K. N. Population structure of oceanic Ommastrephids, with particular reference to *Sthenoteuthis oualaniensis:* a review // Okutani T., O'Dor R.K., Kubodera T. (Eds.), Recent Advances in Cephalopod Fishery Biology. Tokai University Press, Tokyo. 1993. P. 375-383.

Neumayr M. Die Phylloceraten des Dogger und Malm // Jahrbuch der Kaiserlich Königlichen Geologischen Reichsanstalt. B. 21. H. III. Wien. 1871. S. 277-378.

Newell N. D. Phyletic Size Increase, An Important Trend Illustrated by Fossil Invertebrates // Evolution. V. 3, No. 2. 1949. P. 103-124.

Nigmatullin C. M., Nesis K. N., Arkhipkin A. I. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) // Fisheries Research V. 54. 2001. P. 9–19.

Nikitin S. N. Der Jura der umgegend von Elatma. 2 Lief. Nouveaux Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. V. XV, No. 2. 1885. S. 42-67.

Notov A. A. Embryonization of Ontogeny and Evolution of Life Cycles of Modular Organisms // Paleontological Journal. V. 52, No. 14. 2018. P. 1799–1805.

Oosthuizen M. J., Shepard H. H. Prothetely in Larvae of the Confused Flour Beetle (Tribolium Confusum Jacq.-Duv.) // Annals of the Entomological Society of America. V. 29, Is. 2. 1936. P. 268–272.

Owen R. Palaeontology or a systematic summary of extinct animals and their geological relations. 2-nd ed. Edinburgh, A. and C. Black. 1861. 463 p.

Parent H. Ontogeny and sexual dimorphism of *Eurycephalites gottschei* (Tornquist) (Ammonoidea) of the Andean Lower Callovian (Argentine-Chile) // Geobios. V. 30. 1997. P. 407-419.

Pavlow A. La Cretacé inférieur de la Russie et sa faune // Nouveaux Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. T. XVI. Livr. 3. 1901. P. 1-87.

Perez J. A. A., Zaleski T. Lolliguncula brevis, Western Atlantic Brief Squid // Rosa R., O'Dor R.K., Pierce G. J. (Eds.), Advances in Squid Biology, Ecology and Fisheries. Part I. Myopsid squids. Nova Science Publishers Inc. 2013. P. 301-322.

Perrier J. O. E. Tachygenese ou acceleration embryogenique // Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences. T. 136. 1903. P. 798-801.

Perrier J. O. E., Gravier C. La tachygenese ou acceleration embryogenique, son importance dans les modifications des phenomenes embryogeniques, son role dans la transformation des organismes // Annales des Sciences Naturelles. T. XVI. 1902. P. 133-371.

Pierce G. J., Sauer W., A. L. Allcock, Smith J. M., Wangvoralak S., Jereb P., Hastie L. C., E. Lefkaditou. Loligo forbesi, Veined Squid // Rosa R., O'Dor R.K., Pierce G. J. (Eds.), Advances in Squid Biology, Ecology and Fisheries. Part I. Myopsid squids. Nova Science Publishers Inc. 2013. P. 73-108.

Reboulet S. L'evolution des ammonites du Valanginien-Hauterivien inferieur du bassin vocontien et de la plate-forme provensale (S-E de la France): relations avec la stratigraphie sequentielle et implications biostratigraphiques // Document du Laboratoire de Geologie de Lyon. T. 137. 1995. 371 p.

Reboulet S. Limiting factors on shell growth, mode of life and segregation of Valanginian ammonoid populations: evidence from adult-size variations // Geobios. V. 34. 2001. P. 423–435.

Reilly S. M. The ecological morphology of metamorphosis: Heterochrony and the evolution of feeding mechanisms in salamanders / In: Wainwright PC, Reilly SM, eds. Ecological Morphology: Integrative Approaches in Organismal Biology. Chicago: University of Chicago Press. 1994. P. 319–338.

Reilly S. M., Wiley E. O., Meinhardt D. J. An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena // Biological Journal of the Linnean Society. V. 60. 1997. P. 119–143.

Remane A. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik: theoretische Morphologie und Systematik I. Leipzig: Akadem. Verlagsges. Geest u. Portig. VI. 1956. 364 S.

Rensch B. Histological changes correlated with evolutionary changes of body size // Evolution. V. 2, No 3. 1948. P. 218-230.

Rogov M. A. Quantitative and qualitative aspects of changes in shell size through the evolution of Volgian ammonites in the Russian Sea: Cope's rule, Lilliput effect, dimorphism, and polymorphism // Beringeria. Spec. iss. 8. 2014. P. 171–173.

Rosmini O. Ricerche intorno alla variazione del Petromyzon Pianeri Bloch // Bolletino dei Musei di Zoologia ed Anatomia comparata della R. Università di Torino. V. XVI, No 390. 1901. P. 1-11.

Rüber L., Britz R. Two opposite ways to become tiny: Comparative genomics and phylogenomics of miniature fishes // Front. Mar. Sci. Conference Abstract: XVI European Congress of Ichthyology. 2019.

Ryan T. J., Semlitsch R. D. Intraspecific heterochrony and life history evolution: Decoupling somatic and sexual development in a facultatively paedomorphic salamander // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 95. 1998. P. 5643–5648.

Sargeret M. Considérations sur la production des hybrides, dés Variantes et des Variétés en général, et sur celles de la famille des Cucurbitacées en particulier // Annales des sciences naturelles. T. 8. 1826. P. 294-314.

Schindewolf O. Entwurf einer Systematik der Perisphincten // Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, LII. Beilage-Band. Abteilung B. Geologie und Paläontologie. Abt. B. 1926. S. 309-343.

Schmidt H. Die carbonischen Goniatiten Deutschlands // Jahrbuch der Preussischen Geologischen Landesanstalt zu Berlin. Bd. XLV. 1925. S. 489-609.

Schmidt H. Neotenie und beschleunigte Entwicklung bei Ammoneen // Palaeontologische Zeitschrift. Bd. 7, H. 1. 1926. S. 197–205.

Schroeder R., Schwarz R., Crespi-Abril C. A., Perez J. A. Analysis of shape variability and life history strategies of *Illex argentinus* in the northern extreme of species distribution as a tool to differentiate spawning groups // Journal of Natural History. V. 51, Is. 43-44. 2017. P. 1-21.

Schulze P. Über nachlaufende Entwicklung (Hysterotelie) einzelner Organe bei Schmetterlingen // Archiv für Naturgeschichte. Bd. 88A. 1922. S. 109-113.

Shea B.T. Allometry and heterochrony in the African apes // American journal of physical anthropology. V. 62, No 3. 1983. P. 275-289.

Slijper E. J. Die Cetaceen: vergleichend-anatomisch und systematisch // Capita Zoologica. Bd. VI and VII, 1936. 590 S.

Smith J. P. Studies for Students: Comparative Study of PalÆontogeny and Phylogeny // The Journal of Geology. V. 5, No 5. 1897. P. 507–524.

Smith J. P. The Development of Lytoceras and Phylloceras // Proceedings of the California Academy of Sciences. Third series. Geology. V. 1, No 4. 1898. P. 129-152.

Smith J. P. The biogenetic law from the standpoint of paleontology // Journal of Geology. V. 8, No 5. 1900a. P. 413-425.

Smith J. P. The Development and Phylogeny of Placenticeras // Proceedings of the California Academy of Sciences. Third series. Geology. V. 1, No 7. 1900b. P. 181-240.

Smith J. P. Acceleration of development in fossil Cephalopoda. Stanford Univ. Publ. Univ. Series (Stanford, Calif.). 1914. 30 p.

Smith J. P. Lower Triassic ammonoids of North America. U.S / Geological Survey professional paper. No 176. 1932. 199 p.

Smith K. K. Heterochrony revisited: the evolution of developmental sequences // Biological Journal of the Linnean Society. V. 73, Is. 2. 2001. P. 169–186.

Spath L. F. The ammonites of the Blue Lias // Proceedings of the Geologists Association. V. 35. 1924. P. 186-211.

Spath L. F. Revision of the Jurassic Cephalopod Fauna of Kachh (Cutch). Pt. III // Palaeontologia Indica, new series IX (2). 1928. P. 73-161.

Spath L. F. The invertebrate faunas of the Bathonian-Callovian deposits of Jameson Land (East Greenland) // Meddelelser om Grønland. B. 87, No 7. 1932. 158 p.

Spath L. F. The evolution of the Cephalopoda // Biological Reviews. V. 8, Is. 4. 1933. P. 345-482.

Spencer H. The principles of biology. Vol. 2. London, Edinburg. 560 p.

Sprey A. M. Early Ontogeny of three Callovian Ammonite Genera (*Binatisphinctes, Kosmoceras* (*Spinikosmoceras*) and *Hecticoceras*) from Ryazan (Russia) // H. Summesberger, K. Histon & A. Daurer (Eds.) Cephalopods – Present and Past. B. 57. 2002. S. 225–255.

Sprules W. G. The adaplive significance of paedogenesis in Nonh American species of *Ambystoma* (Amphibia: Caudaea): An hypothesis // Canadian Journal of Zoology. V. 52, No 3. 1974. P. 393-400.

Srichanngam S. Age and growth determination and stock identification using statolith microstructure of Indian squid, *Loligo duvauceli.* Master thesis for Fisheries biology and management program. University of Bergen. 2010. 106 p.

Stephen D. A., Manger W. L., Baker C. Ontogeny and Heterochrony in the Middle Carboniferous Ammonoid *Arkanites relictus* (Quinn, McCaleb, and Webb) from Northern Arkansas // Journal of Paleontology. V. 76, No. 5. 2002. P. 810-821.

Stevens G.R. A revision of the Lytoceratinae (Subclass Ammonoidea), including *Lytoceras taharoaense* n. sp. Upper Jurassic, New Zealand // New Zealand journal of geology and geophysics. V. 28. 1985. P. 153-185.

Stevens G. R. Giant ammonites: a review // Wiedmann J., Kullmann J. (eds.) Cephalopods – present and past. Schweizerbart, Stuttgart. 1988. P. 141-166.

Stevens G. R. The Late Jurassic ammonite fauna of New Zealand // Institute of geological and Nuclear Sciences monograph. No18. 1997. 216 p.

Stolfi A., Brown F. D. Tunicata // Wanninger A. (Ed.) Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates 6. Deuterostomia. Springer-Verlag. Wien. 2015. P. 135-204.

Strathmann R. R. Hypotheses on the origins of marine larvae // Annual Review *of Ecology,* Evolution, and Systematics. V. 24. 1993. P. 89-117.

Strickland E. H. Some parasites of Simulium larvae and their effects on the development of the host // Biological Bulletin. V. 21, No. 5. 1911. P. 302-329.

Swan A. R. H. Heterochronic trends in Namurian ammonoid evolution // Palaeontology. V. 31, No 41. 1988. P. 1033-1051.

Swinnerton H. H. Development and Evolution // Report of the British Association for the Advancement of Science. 1. 1938. P. 57-84.

Tanabe K. Endocochliate embryo model in the Mesozoic Ammonitida // Hist. Biol. V. 2. 1989. P. 183-196.

Tanabe K., Kulicki C., Landman N. H. Development of the embryonic shell structure of Mesozoic Ammonoids // American Museum Novitates. No 3621. 2008. 19 p.

Tanner J. M., Whitehouse R. H., Marubini E., Resele L. F. The adolescent growth spurt of boys and girls of the Harpenden growth study // Annals of Human Biology. V. 3, No 2. 1976. P. 109-126.

Teisseyre L. Über die systematische Bedeutung der sogenannten Parabeln der Perisphincten // Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie. Bd. 3. 1889. S. 570—643.

Teoh S., Chin L., Menon V., Ng M., Peat N., Raper M., Savage J., Selman A., Starling L., Thavarajah D., Tupprasoot R. World records in obstetrics and gynaecology // Journal of Obstetrics and Gynaecology. V. 26, No 7. 2006. P. 607-611.

Tintant H. Les Kosmoceratides du Callovien inférieur et moyen d'Europe Occidentale. Univ. France. Paris. No 29. 1963. 500 p.

Tomić N., Meyer-Rochow V. B. Atavisms: Medical, Genetic, and Evolutionary Implications // Perspectives in Biology and Medicine. V. 54, No 3. 2011. P. 332-353.

Trueman A. E. The evolution of the Liparoceratidae // The Quarterly journal of the Geological Society of London. V. 74. 1919. P. 247-298.

Trueman A. E. Aspects of Ontogeny in the Study of Ammonite Evolution // The Journal of Geology. V. 30, No. 2. 1922. P. 140-143.

Urbanek A. Biotic crises in the history of Upper Silurian graptoloids: a palaeobiological model // Historical Biology. V. 7. Is. 1. 1993. P. 29–50.

Urlichs M. Kümmerwuchs bei *Lobites* Mosjsisovics, 1902 (Ammonoidea) aus dem Unter-Karnium der Dolomiten (Ober-Trias, Italien) mit Revision der unterkarnischen Arten // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie *B* (Geologie und Paläontologie). Nr. 344. 2004. S. 1–37.

Wallace A. R. The World of Life: a Manifestation of Creative Power, Directive Mind, and Ultimate Purpose. New York: Moffat, Yard and Company. 1911. 441 p.

Webster M., Zelditch M. L. Evolutionary modifications of ontogeny: heterochrony and beyond // Paleobiology. V. 31, No 3. 2005. P. 354–372.

Weissermel W. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Quenstedticeras* // Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft. Bd. 47. 1895. S. 307-330.

Weitzman S. H.,Vari R. P. Miniaturization in South American freshwater fishes; an overview and discussion // Proceedings of the Biological Society of Washington. V. 101, No 2. P. 444-465.

Westermann G. E. G. Covariation and taxonomy of the Jurassic ammonite *Sonninia adicra* (Waagen) // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abh. V. 124. 1966. P. 289-312.

Westermann G. E. G. Ammonoid life and habit // Landman N.H, Tanabe K., Davis R.A. (eds.) Ammonoid paleobiology. Plenum, New York. 1996. P. 607-707.

Williams F. X. Prothetely in the Larva of Photuris Pennsylvanica De Geer // Psyche. V. 21, Is. 4. 1914. P. 126-129.

Wright C. W., Callomon J. H., Howarth M. K. Treatise on Invertebrate Paleontology, part l, Mollusca 4, revised, volume 4: Cretaceous Ammonoidea. GSA and University of Kansas Press. Boulder and Lawrence. 1996. 362 p.

Wright C. W., *Kennedy W. J.* Origin, evolution and systematics of the dwarf Acanthoceratid Protacanthoceras Spath, 1923 (Cretaceous Ammonoidea) // Bulletin of the British Museum Natural History (Geol.). V. 34, No 2. 1980. P. 65-107.

Würtenberger L. Studien über die Stammesgeschichte der Ammoniten: Ein geologischer Beweis für die Darwin'sche Theorie. Leipzig. E. Günther. 1880. 110 S.

Yacobucci M. M. Macroevolution and Paleobiogeography of Jurassic-Cretaceous Ammonoids // Ammonoid Paleobiology: From Anatomy to Ecology. // Topics in Geobiology, V. 44. 2015. Springer US. P. 189-228.

Young R. E., Harman R. F. "Larva", "paralarva" and "subadult" in cephalopod terminology // Malacologia. V. 29, No 1. 1988. P. 201-207.

Zanandrea G. J. S. Neotenia in *Lampetra planeri zanandreai* (Vladykov) e l'endocrinologia sperimentale dei Ciclostomi // Italian Journal of Zoology. V. 23, No 2. 1956. P. 413-427.

Zanni G., Opitz J. M. Annals of morphology. Atavisms: Phylogenetic Lazarus? // American Journal of Medical Genetics. Part A, 161A. 2013. P. 2822–2835.

Zirkle C. Gregor Mendel & His Precursors // Isis. V. 42, No. 2. 1951. P. 97-104.

Zittel K. A. Ontogenie, Phylogenie und Systematik // Conferences donnees dans les assemblees generales de la session de Zürich. Congres Geologique International, compte-rendu de la Sixieme session, en Suisse août 1894, Zürich. Georges Bridel & Cie, 1987. S. 125-136.

Zou Y. Gavin de Beer (1899–1972) / L. Nuño de la Rosa, G. B. Müller (eds.), Evolutionary Developmental Biology. Springer Cham. 2018. P. 1-9.

Научное издание

Труды Геологического института
Выпуск 629

Дмитрий Николаевич Киселев

Номенклатура и классификация гетерохроний
Монография

Редактор К. С. Лапшина

Подписано в печать: 30.10.2023
Формат 60×90/16. Объем 32,5 п. л., 16,75 уч.-изд. л.
Тираж 500 экз. Заказ №. 123
Издано в ФГБОУ ВО «Ярославский государственный педагогический университет им. К. Д. Ушинского» (РИО ЯГПУ)
150000, Ярославль, Республиканская ул., 108/1

Отпечатано в типографии
ФГБОУ ВО «Ярославский государственный педагогический университет им. К. Д. Ушинского»
150000, Ярославль, Которосльная наб., 44
Тел.: (4852)32–98–69

Дмитрий Николаевич Киселев

доктор геолого-минералогических наук,
доцент кафедры физической географии
Ярославского государственного педагогического
университета им. К. Д. Ушинского.
Научные интересы: систематика, эволюция
и палеобиогеография аммоноидей;
биостратиграфия юры и мела;
эволюционная теория; эволюция биосферы

e-mail: dnkiselev@mail.ru