

УДК 56.01

М. А. ШИШКИН

НЕОБРАТИМОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ И ФАКТОРЫ МОРФОГЕНЕЗА

Вопрос о возможности повторения утраченных в эволюции признаков является одним из важнейших для практической филогенетики. По существу само установление закона необратимости («закон Долло») было исторически связано с потребностью в правильной методологии для выявления филогенетических рядов на ископаемом материале. Л. Долло одним из первых четко сформулировал тот принцип, который фактически использовался филогенетикой и ранее и который выводится из предпосылки, что в каждой эволюционной линии развитие идет в общем и целом в одном направлении. Устойчивость общей тенденции обеспечивает однородный характер структурной преемственности, и, таким образом, располагая формы по степени выражения комплекса признаков, мы получаем не только морфологический, но и эволюционный ряд. Возможные изменения в тенденции исторического развития отдельных признаков не меняют ее общей картины и именно благодаря этому распознаются на ее фоне как вторичные.

Однако на практике применение принципа необратимости нередко встречается с серьезными трудностями, усиливающимися за счет ряда эволюционных изменений в ходе онтогенетического развития. Рассмотрение этих изменений и составляет нашу задачу. Однако сначала мы должны остановиться на самой сущности закона необратимости и конкретизировать используемые им понятия, так как существующая здесь неопределенность является причиной многих ошибок.

Согласно Долло (Dollo, 1893, 1905), «организм не может ...вернуться к предшествующему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков», ибо «вследствие неразрушимости прошлого он всегда сохраняет какой-либо след промежуточных этапов, которые были им пройдены». Поскольку речь идет о реальных организмах или их группе, то сказанное не вызывает сомнений. Организм есть конкретность; всякая же конкретность безгранична в своем содержании, т. е. может быть полностью познана (описана) лишь с помощью бесконечной суммы общих понятий (признаков). Вероятность повторения бесконечной суммы признаков равна нулю, и, таким образом, ясно, что в применении к реальным организмам закон необратимости выглядит как простая дедукция из определения категории конкретного, основанного на всем опыте познания. При этом нет никакой разницы, будем ли мы говорить об организме или отдельном его органе, так как характеристика последнего при бесконечной детализации становится тождественной характеристике всей особи. Из сказанного видно, что возможность абсолютного повторения (обратимости) вообще приложима лишь к понятиям, обобщениям, а не реальным феноменам, которые посредством их описываются. Обобщение, в том числе и всякий систематический признак, имеет конечное содержание и само по себе не может быть детализировано; любая такая детализация на деле означает лишь снятие дополнительной харак-

теристики с конкретных объектов. Поскольку обобщение конечно, постольку оно повторимо. Поэтому дискуссии о том, можно ли допустить повторение в эволюции отдельных органов и признаков и имеет ли это повторение характер тождества или только сходства (Сергеев, 1935; Зенкевич, 1944), основаны на неясном разграничении сходных понятий. Признак есть конечная по содержанию абстракция и в силу этого повторим абсолютно; орган же есть бесконечная реальность, как и весь организм, и поэтому неповторим¹.

Однако реально филогенетика использует отнюдь не абсолютные характеристики организмов, и отсюда, в конечном счете, проистекают все трудности. Сравниваются лишь структурные типы особей или систематических групп (видов, родов и т. д.), т. е. наборы их диагностических признаков, известных к данному моменту. Такая характеристика может быть для любой группы сколь угодно подробной, но все же она всегда конечна, будучи лимитирована существующим уровнем знаний. Повторение же в эволюции конечной суммы признаков теоретически возможно и тем скорее (при прочих равных условиях), чем она меньше. Какого-либо биологического механизма, устраняющего возможность ограниченного повторения, не существует; предположение о его существовании противоречит фактам. Таким образом, закон необратимости в применении к конечной характеристике представляет не более чем статистическую закономерность. Косвенно это признавал уже сам Долло (Dollo, 1913), объясняя невозможность повторения невероятностью совпадения необходимых для этого условий; позднее на статистический характер закона указывалось неоднократно (Simpson, 1953; Воронцов, 1966; Шишкин, 1967).

Всякое ограниченное повторение в принципе может быть распознано по «следам промежуточных этапов» эволюции, т. е. по сопутствующим признакам, выдающим вторичность появления анцестральных черт. Однако поскольку доступная нам характеристика структурного типа в действительности всегда ограничена, указанные «следы» могут оказаться за ее пределами, и тогда создается видимость полного повторения (для всей организации или отдельной структуры), т. е. такого, которое мы не можем отличить от подлинного проявления примитивности. Трудности такого рода хорошо известны. Например, у одного из представителей современных Canidae — кафрской лисицы *Otocyon* имеется четвертый моляр, утраченный у других представителей группы, на основании чего эту форму иногда считали членом особого ствола, идущего непосредственно от древнейших Canidae. Общее строение *Otocyon* говорит против этого вывода и заставляет считать очевидным вторичное появление моляра (Gregory, 1936), но доказать, это исходя из строения самого зуба не представляется пока возможным. С аналогичной проблемой мы столкнулись при изучении раннетриасового лабиринтодонта *Tupilakosaurus*, который по наличию большого, примитивно построенного *basioscapitale* сначала ошибочно выводился нами прямо из древних брахиопидов независимо от типичных брахиопид. В рамках обычных макрохарактеристик *basioscapitale* тупилакозавра ничем не выдает вторичности своего строения, и оно обнаруживается лишь при сравнительном гистологическом анализе. В целом, чем более подробны характеристики предка, потомка и промежуточных форм, тем более ясной становится относитель-

¹ Среди попыток уточнить формулировку закона Долло наиболее распространенным является утверждение (со ссылками на Дарвина), что необратимым следует считать прежде всего вид (Сергеев, 1935; Парамонов, 1967, и др.). Хотя это утверждение нельзя назвать неверным, оно не имеет никаких преимуществ перед прежней формулировкой и даже несколько затемняет суть дела.

ность всякого эволюционного повторения и тем самым с большей вероятностью выполняется закон Долло.

Мы сочли необходимым подробно остановиться на природе закона необратимости, так как он все еще нередко получает самое прямолинейное истолкование. Принимается, что, независимо от полноты наших сведений о предке и потомке, мы всегда можем обнаружить вторичность их сходства, если таковая действительно имеет место, т. е., что в конечном счете каждый повторяемый признак несет в самом себе следы вторичности. Таким образом, утверждается, что повторение невозможно даже для отдельного признака. В теоретическом плане, как уже отмечалось (А. Иванов, 1945), указанный взгляд означает признание универсальной ортогенетической тенденции, побуждающей каждый признак изменяться лишь в одном направлении; при исследовании же родственных отношений он ведет к самым грубым ошибкам. Характер последних ясен из приведенных выше примеров. Форма, заново развившая анцестральные черты, вторичность которых, однако, не поддается сейчас выявлению, объявляется самостоятельно произошедшей от примитивного предка, независимо от других родственных ей форм, у которых эти черты отсутствуют. На возможность такой ошибки, которую мы обозначили как «ложный параллелизм» (Шпикин, 1967), первым указал П. П. Сушкин (1915). В систематике ее последствием является «таксономическая инфляция» (Gregory, 1936), т. е. неоправданное повышение ранга группы, получившей вторичное сходство с предком.

Вероятность ограниченного эволюционного повторения может в действительности резко повышаться против статистической за счет изменений в механизме онтогенеза. Здесь выделяются два основных пути: простая задержка развития и реактивация латентных (дремлющих) потенциалов².

Последовательность онтогенетических преобразований обычно включает в той или иной мере рекапитуляцию взрослых черт предков (геккелевские палингенезы). Хотя биогенетический закон Геккеля как выражение основной закономерности соотношений онто- и филогенеза сейчас почти единодушно отвергается, факт существования рекапитуляций вполне очевиден и находит свое рациональное объяснение. Рекапитуляции (как дефинитивных, так и провизорных черт) сохраняются в онтогенезе потомка либо как временная формативная база для реализации новоприсвоенных признаков, либо в качестве ценогенезов, т. е. эмбриональных или личиночных приспособлений (Garstang, 1922; П. Иванов, 1928; Коллцов, 1936; Крыжановский, 1939; Шмальгаузен, 1942). В случае недоразвития (при неотении или фетализации³) палингенезы могут фиксироваться, т. е. «всплывать» во взрослое состояние наряду с другими эмбриональными или личиночными чертами. Таким путем утраченные дефинитивно признаки могут вновь появиться у взрослого потомка. В целом, конечно, их утрата является здесь только кажущейся; о ней можно говорить, лишь рассматривая филогенез как последовательность дефинитивных состояний.

На возможность эволюционных повторений при недоразвитии указывалось еще до того, как был сформулирован закон необратимости. А. Вей-

² Мы рассматриваем здесь проблему ограниченной обратимости лишь в ее морфологическом аспекте, наиболее существенном для филогенетики.

³ Для обозначения недоразвития отдельных структур мы предпочитаем термин «фетализация» Л. Болька (Bolk, 1926) как более однозначный по сравнению с другими, сходно употребляемыми терминами — «педоморфоз», «частичная неотения» и т. п. Под педоморфозом понимаем как само недоразвитие, так и эволюционные отклонения на его основе (Garstang, 1922; de Beer, 1958); частичной неотенией было впервые названо явление временной задержки метаморфоза (Kollmann, 1884).

сман (Weismann, 1875) видел в неотенических явлениях «возврат к типу предков» — взгляд вполне естественный для него, как ортодоксального сторонника биогенетического закона. И. Боас (Boas, 1896) привел конкретные, хотя не всегда достоверные, примеры возвращения утраченных признаков при фетализации (которую он называл неотенией). В связи с законом необратимости роль этих явлений была впервые рассмотрена Сушкиным (Сушкин, 1915; Sushkin, 1923, 1936), продемонстрировавшим вторичное фиксирование примитивных черт у ряда современных и ископаемых форм. Сушкин сформулировал ряд поправок к закону Доллю, смысл которых сводится к тому, что утраченный дефинитивный признак может вновь появиться в эволюции при задержках развития до тех пор, пока он реканитулируется в онтогенезе потомков, и что никакой другой возможности его повторения не существует. Значение недоразвития для возвращения примитивных черт и выхода из «тупика специализации» признавалось в дальнейшем в той или иной мере многими авторами (Соболев, 1924; А. Иванов, 1945; Ewer, 1960, и др.).

Указанный способ восстановления утраченных дефинитивных признаков распространен в эволюции гораздо шире, чем это может показаться. Настоящая неотения осуществима, конечно, лишь для форм, сохраняющих в развитии стадию свободной личинки; в случае же прямого развития возможна лишь более или менее глубокая фетализация. Однако последняя проявляется постоянно и представляет столь же неотъемлемую черту эволюционного процесса, как и прогрессивное развитие, поскольку совершенствование одних структур всегда связано с редукцией других. Редукция же чаще всего (хотя и не всегда) осуществляется путем выпадения конечных стадий онтогенеза и закрепления эмбриональных или личиночных признаков в качестве дефинитивных (рудиментация, по Северцову, 1939). Поэтому проявления недоразвития можно найти в любом организме, и, в частности, организация человека является в этом отношении весьма показательным примером (Bolk, 1926; П. Иванов, 1928). Поскольку среди фиксируемых таким путем признаков палингенезы обычно составляют лишь очень небольшую часть, то фетализация далеко не обязательно ведет к эволюционным повторениям; но в целом закономерный характер первого процесса обуславливает неизбежность второго.

В тех случаях, когда тенденция к недоразвитию становится преобладающей в эволюции, частота повторений, естественно, возрастает, нередко затрудняя выявление родственных связей. Весьма наглядный пример в этом отношении дает изучавшаяся нами филогения брахиоподных лабиринтодонтов, в особенности эволюция позднепермского рода *Dvinosaurus*, ставшего уже классическим объектом для иллюстрации частичной обратимости. У *D. primus* в результате сильного недоразвития вторично фиксируется особенно большое число примитивных черт, наиболее архаические из которых формально сближают этот вид с кистеперыми рыбами. Так, его рудиментарная барабанная полость по своему целевидному строению и топографии передней и задней стенок очень сходна с настоящей спиральной полостью; развитие основного ствола *stapes* в направлении *scaphale* и наличие очень мощной связи между ними придает слуховой косточке значительное сходство с *hyomandibulare*. Другие примитивные черты, восстанавливающиеся у *D. primus*, встречаются как у кистеперых, так и у ранних лабиринтодонтов: вентральное положение входных отверстий сонных артерий в парасфеноиде, короткий межсошниковый контакт, слабое развитие задних сошниковых отростков, резкий перегиб от черепной крыши к щеке. Мы еще раз подчеркиваем здесь, что ни один из этих признаков сам по себе не обнаруживает своей вторичности. Конечно, *stapes* и рудимент тимпанальной полости у *Dvinosaurus* существенно отлича-

ются от своих гомологов у кистеперых, но вторичность их общих черт доказывается не этим, а лишь фактом отсутствия последних у промежуточных форм — древнейших рахитомов. Ко второй группе перечисленных признаков этот критерий при существующем знании филогении лабиринтодонтов неприменим, и доказательство их вторичности мы получили лишь после того, как был открыт *D. egregius*, более полно сохраняющий исходный для рода цикл развития. В отношении природы некоторых других примитивных признаков *Dvinosaurus* вопрос вообще остается открытым.

Утраченные признаки могут восстанавливаться в больших комплексах даже при полном выпадении соответствующих рекапитуляций — за счет реактивации латентных потенций развития (Oesche, 1965; Шляшкин, 1967). Эта возможность вытекает из того факта, что каждая структура перед тем, как она получает морфологическое выражение, должна быть уже в основном детерминирована биохимически — в геноме и развивающихся морфогенных системах. Особенности организации не наследуются в готовом виде, а развиваются в онтогенезе потомка на основе унаследованной нормы реакции; при этом возможность их реализации зависит на каждом этапе развития от целого ряда факторов (Goodrich, 1924; Шмальгаузен, 1942, 1964). Отдельные нарушения этих факторов могут привести к тому, что тот или иной зачаток перестает формироваться, хотя необходимые для этого условия в основном сохраняются в качестве нереализованной потенции. Обратные сдвиги в нарушенной морфогенной системе, если они осуществляются при дальнейшей эволюции, делают возможным восстановление утраченной структуры в более или менее сходном виде.

Конкретные типы указанных нарушений лучше всего демонстрируются на «регуляционных» онтогенезах, особенно характерных для позвоночных и представляющих по своему механизму совокупность взаимосвязанных индукционных систем. Зародышевые ткани в результате взаимного влияния дифференцируются на ряд зачатков, образующих новые индукционные системы, которые обеспечивают следующий этап дифференциации и т. д. Зачаток-реактор может иметь несколько формативных потенций⁴, но из них в каждой индукционной паре реализуется лишь одна, определяемая характером индуктора (например, эктодерма гастролы амфибий образует нервную пластинку, эпидермис, глазной хрусталик, и т. д. в зависимости от контакта с другими зачатками). Для того чтобы формообразующий процесс имел место, необходим ряд условий. Периоды компетенции (способности к взаимодействию) членов системы должны в достаточной мере совпадать; концентрация метаболитов, передаваемых от индуктора к реактору, должна достигать определенного уровня; пороговые уровни чувствительности реактора должны быть раздвинуты достаточно широко; наконец, сам реактор должен иметь хотя бы минимально необходимую для дифференцировки массу. Сама по себе формообразовательная реакция обычно высокоспецифична, но сдвиги в указанных параметрах, определяющих ее нормальное течение, имеют чисто количественный характер. Поэтому в принципе как нарушающие, так и выправляющие сдвиги и соответственно утрата и восстановление структур могут достигаться в эволюции самыми различными мутациями или даже без наследственного закрепления (т. е. в рамках существующей нормы реакции) — прямым воздействием среды.

В «мозаичных» онтогенезах (у членистоногих и др.), где развитие отдельных структур детерминировано еще в зиготе и идет с самого начала

⁴ Имеются в виду лишь нормальные потенции; число же возможных неадаптивных «морфозов», по-видимому, бесконечно.

автономно под контролем определенных генов, несомненно, также имеют место в скрытой форме количественные взаимодействия, протекающие внутри морфогенных систем. Тот факт, что характер проявления отдельных мутаций в эксперименте всегда сильно зависит от условий развития и, более того, в принципе может быть имитирован в фенкопиях, показывает, что и здесь реализация морфогенных потенциалов основана на пороговых эффектах. Последние, очевидно, могут устраняться и вновь достигаться в эволюции весьма различными путями, обуславливая возможность скачкообразного восстановления признаков.

Поскольку нормальные формообразовательные реакции зародышевых тканей обычно весьма специфичны, но высвобождаются под действием малоспецифических факторов, логично думать, что механизм эмбриональной индукции в широком смысле сводится лишь к растормаживанию уже имеющихся потенциалов (Уоддингтон, 1964). Это не значит, конечно, что организм непосредственно переформирован в геноме. Потенции, обуславливающие каждый очередной этап эмбриональной дифференциации, возникают лишь на основе реализации предшествующего этапа; но в целом механизм развития, по-видимому, сводится к последовательной активации групп генов, определяющих специфический характер отдельных морфогенных реакций. Таким образом, пороговые сдвиги, блокирующие или восстанавливающие данный морфогенный процесс, являются в конечном счете средством регуляции активности указанных генов. Более конкретное рассмотрение возможных способов этой регуляции (влияние на активность генов — репрессоров и операторов, мутации этих последних и т. д.) выходит далеко за пределы разбираемого вопроса.

Явления реактивации скрытых потенциалов широко распространены и в некоторых случаях могут даже носить закономерный характер, осуществляясь в рамках неизменной наследственной основы. Сюда относятся, например, случаи смены фенотипов при модификационном полиморфизме или факультативной неопении. Среда выступает здесь как косвенный индуктор, растормаживающий (через посредство гормонов или других метаболитов) один из адаптивных путей фенотипа и блокирующий все остальные. Изменение внешних условий и их последующее повторение, случайное или закономерное (сезонное), обуславливает соответствующее устранение и новое повторение данного фенотипа в ряду поколений. Неопения в данном случае специфична лишь тем, что здесь происходит выбор не между различными путями развития, а между его продолжением и остановкой.

Для макроэволюции, однако, существенное значение могут иметь лишь случаи реактивации потенциалов, обусловленные мутационными изменениями. У современных форм результатом таких случайных восстанавливающих сдвигов являются различные гибридные и спонтанные атаксы (кроме тех, которые сводятся к простым задержкам палингенетических стадий). Очевидно, также некоторые нормальные особенности у ряда форм являются результатом исторически недавнего восстановления и закрепления отбором. Например, плакоидная чешуя среди современных костистых рыб есть только у сомовых, и совершенно невероятно, чтобы она была имп наследована от *Chondrichthyes*. Бугорчатый покровный орнамент на черепных костях, аналогичный таковому у раннемезозойского представителя бесхвостых *Triadobatrachus*, встречается среди современных Апига у нескольких единичных представителей различных семейств и, возможно, возник у них независимо на основе сохранения древней формативной потенции. Подобным же механизмом, очевидно, обусловлено восстановление утраченного зуба у *Otocyon*, о чем упоминалось выше. Еще один сходный пример — частое появление второго нижнего моляра (в 10%

случаев) у рыси (*Felis lynx*), в то время как в целом он утрачен у кошачьих, начиная с миоцена (Kurtén, 1963). Возможно, что здесь мы непосредственно наблюдаем процесс стабилизации восстанавливаемой структуры.

Утраченные особенности могут восстанавливаться и исторически закрепляться описанным путем не только в дефинитивной организации, но в отдельных промежуточных стадиях онтогенеза. Это явление, связанное, как и всякая реактивация потенциалов, со сдвигами в морфогенных реакциях, было названо Б. Матвеевым (Matveiev, 1929) «вторичной рекапитуляцией» и впервые продемонстрировано им на примере провизорной диплоспондиллии в веберовом аппарате карповых рыб. Другие примеры — восстановление закладки *intermedium* в запястье у овцы и парасептальных эмбриональных хрящей у ряда птиц (Слабый, 1961). Если обратиться к палеонтологическому материалу, то не исключено, что указанное явление имело место в эволюции черепной крыши брахиоподных лабиринтодонтов. У раннепермского *Tupilakosaurus* межвисочная кость входит в состав заглазничной, в то время как у его позднепермских предков первый элемент был почти наверняка редуцирован иным путем — через слияние с заднеглазничной костью. При этом у позднепермских лабиринтодонтов самостоятельная межвисочная кость часто не рекапитулируется, теряя самостоятельность, вероятно, еще на мезенхимной стадии. Если последнее имело место у предков *Tupilakosaurus*, то переход к соотношениям, характерным для этой формы, мог осуществиться лишь путем замедления интеграции *intertemporale* и *prae frontale*. Благодаря этому первый элемент мог снова достигать в своем развитии стадии окостенения, прежде чем поглощался вторым, т. е., очевидно, имела место вторичная рекапитуляция костного *intertemporale*.

Рассматривая роль реактивации скрытых механизмов развития для восстановления утраченных структур, мы главным образом имели в виду подчеркнуть принципиальную возможность такого пути ограниченного повторения. Но сама эта возможность не остается в эволюции неизменной. Если та или иная морфогенная система не реализуется в течение длительного исторического периода и, следовательно, никак не проявляет своей полезности, то она не поддерживается стабилизирующим отбором и будет постепенно разрушаться беспорядочными мутациями. В ходе эволюции эти нарушения становятся все более глубокими и многочисленными, а возможность обратных сдвигов соответственно все меньшей. Если все же некоторые потенциалы сохраняются необычно долго, то это, очевидно, показывает, что данная система относительно просто построена или что ее компоненты коррелятивно связаны с какими-то постоянно реализуемыми системами.

Понятие латентной потенции относится не только к ранее реализовавшимся, но и вновь сложившимся скрытым возможностям морфогенеза. Реализация этих последних (т. е. чисто «перспективных» потенциалов), как показывает палеонтологический материал, может происходить независимо в разных линиях, унаследовавших данную потенцию от общего предка. Типичный пример — появление добавочных непарных костей осевого ряда в черепной крыше у отдельных родов пермских и триасовых стегоцефалов, принадлежащих к различным семействам. Оно имеет явно спонтанный характер, проявляясь у одних форм как вариация (*Batrachosuchus*, *Aphanegamma*) и закрепляясь у других как диагностический признак (*Edops*, *Eryops*). Аналогичное явление имеет место в эволюции отдельных ветвей терапсид. Мы не касаемся более подробно эволюционной роли этих явлений, так как здесь рассматриваются лишь пути восстановления утраченных признаков.

Возможность многократного появления в эволюции весьма сходных структур путем параллельной или последовательной реализации латентных потенций создает трудности для их гомологизации. Нарушается один из важнейших критериев гомологии — непрерывность проявления структуры в филогенезе. Два других основных критерия (по классификации А. Ремане: Remane, 1956) — положения и особенностей строения — также не всегда приложимы, например при образовании некоторых покровных костей. Поэтому в ряде случаев остается опираться лишь на сходство морфогенеза⁵, но о последнем для ископаемых форм мы обычно ничего не знаем.

В заключение следует еще раз подчеркнуть, что рассмотренные выше онтогенетические механизмы — фиксация палингенозов и растормаживание скрытых потенций — не создают единственной принципиальной возможности для ограниченной обратимости, а лишь сильно увеличивают ее. Эта возможность существует и помимо них — как чисто статистическая закономерность.

ЛИТЕРАТУРА

- Воронцов Н. Н. 1966. О гомологической изменчивости. Пробл. кибернетики, вып. 16, стр. 221—229.
- Зенкевич Л. А. 1944. Очерки по эволюции двигательного аппарата животных. Ж. общ. биол., т. 5, № 3, стр. 129—170.
- Иванов А. Н. 1945. К вопросу о так называемой «проphetической фазе» в эволюции. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 2, стр. 11—32.
- Иванов П. П. 1928. Эмбриональные черты в строении человека. Человек, № 2—4, стр. 117—132.
- Кольцов Н. Н. 1936. Генетика и физиология развития. В кн.: Организация клетки. Биомедгиз, стр. 540—584.
- Крыжановский С. Г. 1939. Принцип рекапитуляции и условия исторического понимания развития. В сб.: Памяти акад. А. Н. Северцова. Изд-во АН СССР, стр. 281—366.
- Парамонов А. А. 1967. Пути и закономерности эволюционного процесса. В кн.: Современные проблемы эволюционной теории. «Наука», стр. 342—441.
- Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. Изд-во АН СССР, стр. 1—610.
- Сергеев А. М. 1935. О необратимости эволюции. Природа, № 12, стр. 35—44.
- Слабий О. 1961. О некоторых процессах, протекающих посредством вторичной рекапитуляции. Зоол. ж., т. 40, вып. 12, стр. 1770—1777.
- Соболев Д. Н. 1924. Начала исторической биогенетики. Киев, Гос. изд-во Украины, стр. 1—202.
- Сушкин П. П. 1915. Обратим ли процесс эволюции? Новые идеи в биологии, сб. 8. Общие вопросы эволюции. Петроград, стр. 1—39.
- Уоддингтон К. 1964. Морфогенез и генетика. М., «Мир», стр. 1—259.
- Шишкин М. А. 1967. Пределы необратимости эволюции. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол., т. 72, вып. 4, стр. 151—152.
- Шмальгаузен И. И. 1942. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Изд-во АН СССР, стр. 1—212.
- Шмальгаузен И. И. 1964. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. «Наука», стр. 1—136.
- Beer G. de. 1958. Embryos and ancestors (3d ed.). Oxford, p. 1—197.
- Boas J. 1896. Ueber Neotenie. In: Festschrift für C. Gegenbaur, Bd. 2, Leipzig, S. 1—20.
- Bolk L. 1926. Das Problem der Menschwerdung. Jena, S. 1—44.
- Dollo L. 1893. Les lois de l'évolution. Bull. Soc. belge géol., paléontol. et hydrol., t. 7, p. 164—166.
- Dollo L. 1905. Les Dinosauriens adaptés à la vie quadrupède secondaire. Bull. Soc. belge géol., paléontol. et hydrol., t. 19, p. 441—448.
- Dollo L. 1913. Podocnemis congolensis et l'évolution des cheloniens fluviaux. Ann. Musée Congo Belge. Bruxelles, p. 49—65.

⁵ Возможность применения этого критерия также, в свою очередь, ограничена, поскольку часто даже заведомо гомологичные органы характеризуются резко разным морфогенезом.

- Ewer R. 1960. Natural selection and neoteny. *Acta biotheoretica*, vol. 13, № 4, p. 161—184.
- Garstang W. 1922. Theory of recapitulation. A critical restatement of the biogenetic law. *J. Linnean Soc. London, Zool.*, vol. 35, p. 81—103.
- Goodrich E. 1924. *Living organisms*. Oxford, p. 1—61.
- Gregory W. K. 1936. On the meaning and limits of irreversibility of evolution. *Amer. Naturalist*, vol. 70, p. 517—528.
- Kollmann J. 1884. Das Überwintern von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung des mexicanischen Axolotl. *Verhandl. naturforsch. Ges. Basel*, Bd. 7, H. 2, S. 387—398.
- Kurtén B. 1963. Return of a lost structure in the evolution of the felid dentition. *Comment. biol. Soc. sci. fenn.*, vol. 26, p. 1—12.
- Matveiev B. 1929. Die Entwicklung der vorderen Wirbel und des Weberischen Apparatus bei Cyprinidae. *Zool. Jahrb., Abt. Anat.*, Bd. 51, S. 463—534.
- Oesche G. 1965. Über latente Potenzen und ihre Rolle im Evolutionsgeschehen. *Zool. Anz.*, Bd. 174, S. 411—439.
- Remane A. 1956. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig, S. 1—364.
- Simpson G. G. 1953. The major features of evolution. N. Y., p. 1—434.
- Sushkin P. P. 1923. Notes on Dvinosaurus. *Докл. Российской Акад. наук*, (A), стр. 11—13.
- Sushkin P. P. 1936. Dvinosaurus Amalitzki, a perennibranchiate stegocephalian from the Upper Permian of North Dvina. *Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР*, т. 5, стр. 43—91.
- Weismann A. Ueber die Umwandlung des mexicanischen Axolotl in ein Amblystoma. *Z. wiss. Zool.*, Bd. 25, H. 3, S. 297—334.

Палеонтологический институт
Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию
29 II 1968