

УДК 575.26:56

## **Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и архаическое многообразие по данным палеонтологии**

**С.В. Рожнов**

Палеонтологический институт РАН  
E-mail: rozhnov@paleo.ru

Палеонтологические данные показывают, что гомологические ряды признаков и архаическое морфологическое многообразие являются отражением закономерного развития системы признаков и последовательного формирования иерархии планов строения таксонов. Становление высших таксонов многоклеточных животных было направлено от выработки общего плана строения к появлению на этой основе более частных деталей и новых планов строения, характеризующих таксоны менее высокого ранга.

*Ключевые слова:* архаическое многообразие, закон гомологических рядов, кембрий, ордовик, археоциаты, иглокожие, эокриноиды, морские лилии.

Многообразие животного мира не сводится к таксономическому разнообразию. Каждая особь, даже если она получена в результате клонирования, в чем-то своеобразна и неповторима. Охватить целиком это многообразие было бы невозможно, если бы не его структурированность, в первую очередь иерархическая. Каждое животное, каждый организм состоит как бы из наложенных одна на другую систем признаков разного уровня сложности, последовательно или параллельно развивающихся в онтогенезе. Одна система образует общий план строения организма, его архетип. Другие системы признаков формируют его более частные особенности. Все эти системы признаков выстраиваются в стройную иерархию, которой в систематическом плане более или менее соответствует иерархия таксонов. Одни признаки, таким образом, характерны для большого массива организмов, характеризуя, например, тип. Другие признаки характерны для объединений меньшего размера — классов, отрядов, семейств и родов. На каждом таком систематическом уровне определяющие этот уровень признаки, с одной стороны, постоянны и неизменны, а с другой, в разной степени изменчивы. Желание выявить в этой изменчивости порядок привело к формулированию Н.И. Вавиловым (1920) закона гомологических рядов, согласно которому в близких таксонах многие признаки проявляются параллельно. Сравнение морфологических различий в высших и низших группах одного филогенетического ствола выявило еще одну особенность распределения признаков разного уровня, названную исходным, архаическим или конструктивным морфологическим многообразием (Мамкаев, 1991). Оба этих явления были продемонстрированы сначала

на современных организмах, то есть на одном временном «срезе», хотя и были интерпретированы как результат исторического развития. И гомологические ряды, и архаическое многообразие можно изучать с позиции генетики и биологии развития. Но как не велики достижения современной молекулярной генетики и биологии развития, процесс изменения в реальном геологическом времени может реконструировать только палеонтология. И это принесло неожиданные и важные результаты, касающиеся в первую очередь происхождения высших таксонов. Поэтому в этой статье рассмотрим обе этих концепции с точки зрения палеонтологии.

### **Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова**

Н.И. Вавилов в 1920 г. впервые вывел закон гомологичных рядов, показывающий параллельную изменчивость ряда признаков у близких таксонов. На этом законе была основана надежда на создание гипотетической таблицы биологических новаций, аналогичной периодической системе элементов. Наиболее полный параллелизм признаков обнаруживается внутри вида. Гомологические ряды были основаны на существовании видового радикала, то есть признака, общего для всех форм вида и отличающих его от других видов. Другие признаки варьируют, и могут быть идентичными у разных видов. Как раз эти варьирующие признаки и составляют гомологические ряды у разных видов. Проявляются гомологические ряды признаков и среди таксонов более высокого ранга, хотя и не столь полно, как у видов. Но именно эта параллельная изменчивость признаков наиболее интересна, особенно для палеонтологов, так как имеет отношение к макроэволюции.

Закон гомологических рядов вызвал большой интерес у генетиков. Первоначально казалось, что важно различать гомологию ложную и истинную (Медников, 1980). Ведь сходные признаки могли кодироваться разными генами. К настоящему времени генетики показали огромную сложность пути от гена до признака, многоступенчатость и многофакторность проявления признака в фенотипе (см., например, статью в настоящем сборнике: Колчанов, Суслев, 2006). Соответственно, и понятие о гомологии признаков стало более сложным и неопределенным с точки зрения генетики. Отличить истинную и ложную гомологию по принципу гомологии гена оказывается просто невозможно, так как проявление признака контролируется не отдельным геном, а геной сетью, которая может иметь изменчивую конфигурацию. Это означает, что гомология определяется не генетикой, а историческим развитием признака, которое наиболее полно фиксируется в рамках палеонтологии. Именно поэтому построение гомологических рядов оказалось возможным на палеонтологическом материале, где говорить о генетической подоплеке признаков не представляется возможным.

Одновременно с Н.И. Вавиловым и независимо от него гомологическая изменчивость была показана на палеонтологическом материале Д. Соболевым (1923). Изучая филогению гониатидных аммонитов, он составил таблицу, в которой показано параллельное развитие многих признаков. Собрав большое количество других примеров параллельного развития, Соболев считает, что «параллельное развитие является типичным способом преобразования органического мира» (с. 64).

Трагическая судьба Н.И. Вавилова, как и всей биологической науки в СССР, надолго увела в тень исследования гомологических рядов. И одним из первых, кто снова вывел эти идеи в свет, был А.Ю. Розанов (1961). Прежде всего, он показал, что параллельная изменчивость очень широко распространена среди археоциат и поэтому большинство попыток систематизации этой кембрийской группы невольно делалось на основе анализа

закономерностей гомологической изменчивости. Начиная с шестидесятых годов прошлого века, он постоянно исследовал гомологическую изменчивость у археоциат (Розанов, 1961; Розанов, Миссаржевский, 1966), и объединил результаты этих исследований в известной монографии «Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия» (Розанов, 1973). По его данным, наиболее отчетливо наличие гомологических рядов прослеживается на уровне рода. Представленная им таблица гомологических рядов правильных археоциат, включающая 140 родов, позволяла предсказывать существование новых родов. Поэтому дальнейшие исследования археоциат позволили ему заполнить таблицу уже 221 родом (Дебрени, Журавлев, Розанов, 1989). Таким образом, Розанов показал на примере археоциат, что выявление гомологической изменчивости, во-первых, имеет большое значение для систематики организмов, а во-вторых, позволяет оценивать полноту геологической летописи и валидность данных по той или иной группе организмов.

Другая важная закономерность, показанная А.Ю. Розановым (1973) при анализе гомологических рядов археоциат, связана с выявлением этапов развития основных признаков археоциат. Оказалось, что выявленные в истории четыре этапа в развитии правильных археоциат могут быть положены в основу расчленения нижнего кембрия, а строгая выдержанность их смены во времени и пространстве позволяет создать единую глобальную ярусную и зональную шкалы. Такая практическая значимость выявленных этапов свидетельствует об их высокой достоверности. Для биологии наличие гомологических рядов и их закономерных изменений в геологическом времени свидетельствует о том, что признаки таксона представляют собой развивающуюся во времени систему со своими обратными связями. Системность изменения признаков таксона подтверждает показанное Розановым соотношение между появлением признаков правильных археоциат и количеством их родов (рис. 1). Оказалось, что количество новых признаков прибавлялось постепенно в течение томмотского и атдабанского ярусов, но на границах

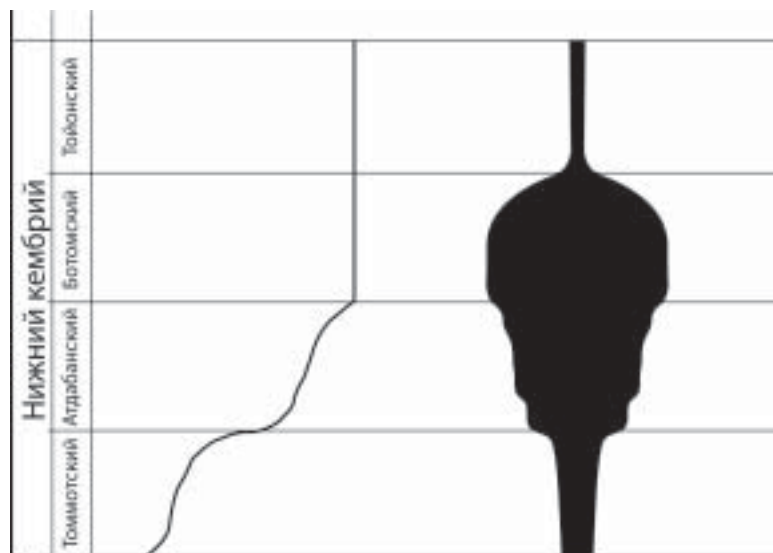


Рис. 1. Схема соотношения появления признаков правильных археоциат и количества их родов (из Розанов, 1973, с изменениями).

этих ярусов их число увеличивалось более резко. Число родов увеличивалось пропорционально числу появившихся признаков. Но с начала ботомского яруса новые признаки у археоциат больше не появлялись. Таким образом, в ботоме новые таксоны, причем в количестве не меньшем, чем раньше, появлялись за счет перекомбинации уже выработанных признаков. Для того, чтобы понять особенности этой развивающейся системы признаков, необходимо сопоставить закон гомологических рядов с принципом архаического многообразия и полифилетическими особенностями становления планов строения высших таксонов, известными под названиями «маммализация» (Татаринов, 1976), «артроподизация» (Пономаренко, 1993, 2004), «криноидизация» (Рожнов, 2002, 2005) и др.

## Архаическое многообразие

### План строения и архаическое многообразие

Каждый таксон обладает определенным планом строения. С морфологической точки зрения план строения представляет собой неразрывное единство признаков определенного уровня. С морфогенетической точки зрения это единство определенных морфогенетических возможностей. Иерархии таксонов должна соответствовать определенная иерархия планов строения, или архетипов, как морфологических, так и морфогенетических. Но немалое число групп самого разного ранга нарушают эту иерархию. То вдруг в небольшом семействе мы наблюдаем изменчивость признаков, обычно постоянных в родственных семействах и характерных для отрядного уровня или выше. То в примитивной по многим признакам группе обнаруживается признак, характеризующий более высокоразвитые таксоны. То совсем маленькая группа, буквально несколько родов, имеет столь необычное сочетание признаков высокого таксономического ранга, что ее выделяют в самостоятельный класс. Круг этих явлений связывают со становлением конструкции организма на том или ином систематическом уровне (Мамкаев, 1991). Поэтому оно получило название конструктивного, или исходного морфологического многообразия. Этими названиями акцентируется внимание на том, что такое многообразие отражает особенности конструирования плана строения организма, типа организации того или иного систематического уровня. Но среди палеонтологов утвердилось другое название для этого явления — архаическое многообразие.

Мамкаев (1991, с. 50) следующим образом формулирует выявленную им при сравнении таксонов по характеру их многообразия закономерность: «чем ближе таксон к тому эволюционному этапу, на котором формировалась данная морфофункциональная система, тем больше конструктивное многообразие этой системы в данном таксоне». С этим выводом трудно не согласиться, так как он основан на большом фактическом материале. Но этот фактический материал ограничен практически только ныне живущими организмами, в первую очередь ресничными червями, которые не сохраняются в ископаемом состоянии и поэтому не отражены в палеонтологической летописи. А многие важные особенности конкретного протекания формирования морфологического многообразия невозможно выявить без обращения к палеонтологическому материалу (Воробьева, Хинчлифф, 1991).

### Разнообразие классов иглокожих

Попытаемся развернуть процесс формирования морфологического многообразия и формирования типа организации в реальном геологическом времени, используя для этих

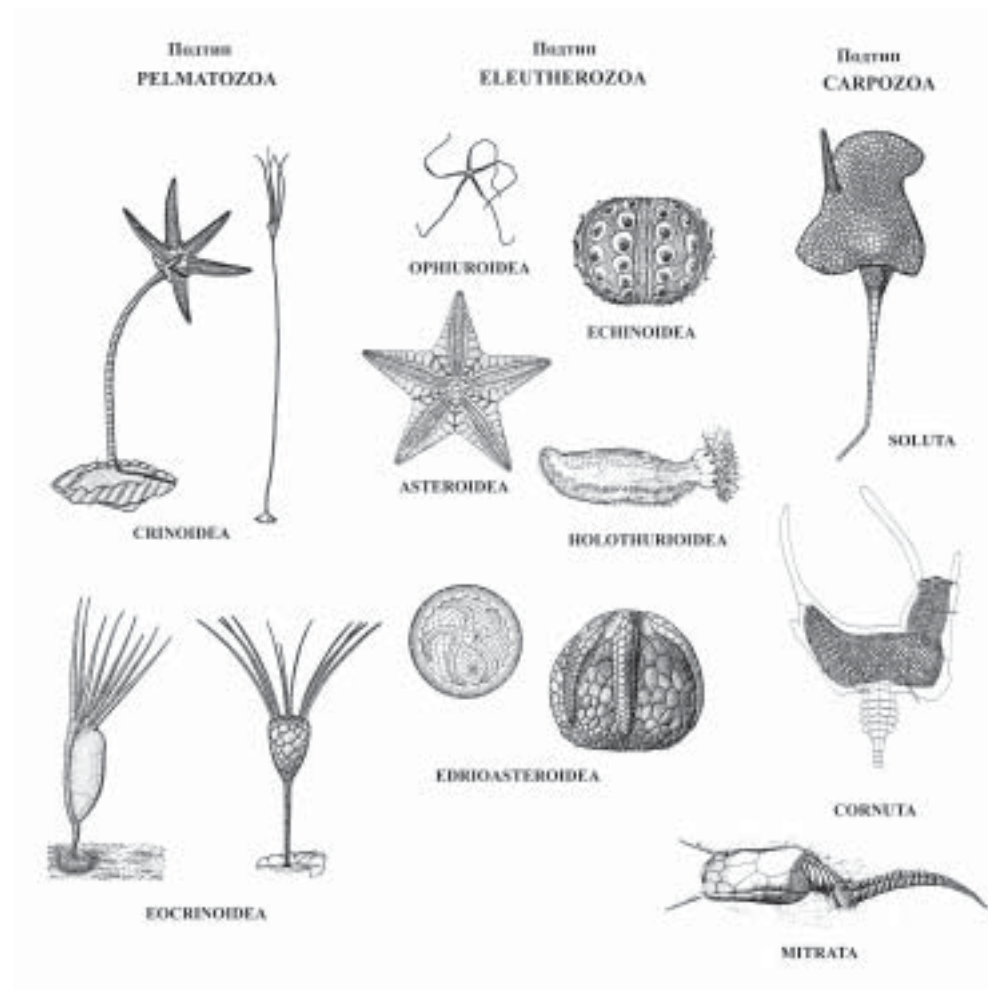


Рис. 2. Некоторые представители трех подтипов иглокожих (из Рожнов, 2005).

целей данные по иглокожим (рису 2). Скелет иглокожих обладает богатой морфологией и хорошо отражает строение мягкого тела. История их эволюционного развития подробно представлена в геологической летописи. Поэтому иглокожие и являются одной из наиболее подходящих групп для этих целей. Мы рассмотрим особенности архаического многообразия иглокожих на уровне классов.

В типе иглокожих в настоящее время признается около 20 классов (рис. 3). Эти классы содержат разное число родов и имеют разную продолжительность существования. Больших классов, число родов в которых значительно больше сотни и существовавших не менее 500 млн. лет, всего пять. Это те классы, которые существуют в настоящее время: морские лилии, морские ежи, морские звезды, офиуры и голотурии. Средних классов, число родов в которых значительно больше десяти, но не превышает сотни, а длительность существования больше сотни миллионов лет, но не превышает значительно трехсот млн. лет, семь. Малых классов, число родов в которых не превышает обычно десятка, а длительность существования — нескольких

<i>Геологический возраст</i>	Малые классы (меньше 20 родов)	Средние классы (20 – 100 родов)	Большие классы (более 100 родов)
<i>Силур</i>		<b>Blastoidea</b>	
<i>Ордовик</i>	<b>Paracrinoidea Parablastoidea Coronata Ophiocystoidea Cyclocystoidea</b>	<b>Rhombifera Diploporita</b>	<b>Crinoidea Echinoidea Asteroidea Ophiuroidea ?Holothuroidea</b>
<i>Кембрий</i>	<b>Ctenocystoidea Cincta Helicoplacoidea</b>	<b>Stylophora Soluta Eocrinoidea Edriasteroidea</b>	

Рис. 2. Первое появление классов иглокожих в геологической летописи и их разделение по числу родов.

десятков миллионов лет, — около 8. Большие классы появились в ордовике и дожили до современности. Средние классы существовали только в палеозое, преимущественно в раннем и среднем, малые классы — только в раннем палеозое. Главным критерием выделения классов является невозможность вывести план строения одного класса из плана строения другого. Как только такая возможность появляется, даже не очень хорошо обоснованная, классы обычно объединяются в один. Примером может служить объединение офиур и морских звезд в единый класс стеллероидей, так как их древнейшие представители сходны между собой по морфологии скелета. Но по особенностям личиночного развития офиуры ближе к морским ежам. Поэтому такое объединение признается не всеми. Так же обстоит дело и с малыми классами. Некоторые малые классы аннулируются и входят в состав других классов при новой интерпретации морфологии или при появлении новых данных. Примером могут служить классы *Nemistreptocrinoidea* и *Edrioblastoidea*.

#### Становление классов иглокожих во времени

В истории развития иглокожих, как и всей морской бентосной биоты, выделяется несколько крупных рубежей, на каждом из которых происходят значительные изменения таксономического состава различных групп животных и их численного соотношения, происходит смена лидирующих групп (Rozhnov, 2002; Рожнов, 2005). Каждый из этих рубежей значительно отличается от других многими особенностями, главная из которых — это максимальный таксономический ранг, подверженный изменению (рис. 4). Так, к границе кембрия и докембрия было приурочено, видимо, возникновение всех 33 типов многоклеточных животных, доживших до современности, а может, и некоторых надтипов (Valentine, 2004). На границе кембрия и ордовика возникали таксоны рангом не выше класса или иногда подтипа. Например, из 20 классов иглокожих 12 впервые появились в ордовике, в том числе все пять, доживших до современности. После этого времени больше ни одного нового класса не появилось. На пермо-триасовой границе ранг новых таксонов не превышал подкласса и обычно был на уровне отряда, а на границе мела и палеогена он ограничивался уровнем семейств и надсемейств и лишь иногда отрядов. Это однозначно указывает на то, что фауна морских беспозвоночных развивалась в значительной степени синхронно и направленно от выработки общего плана строения к совер-

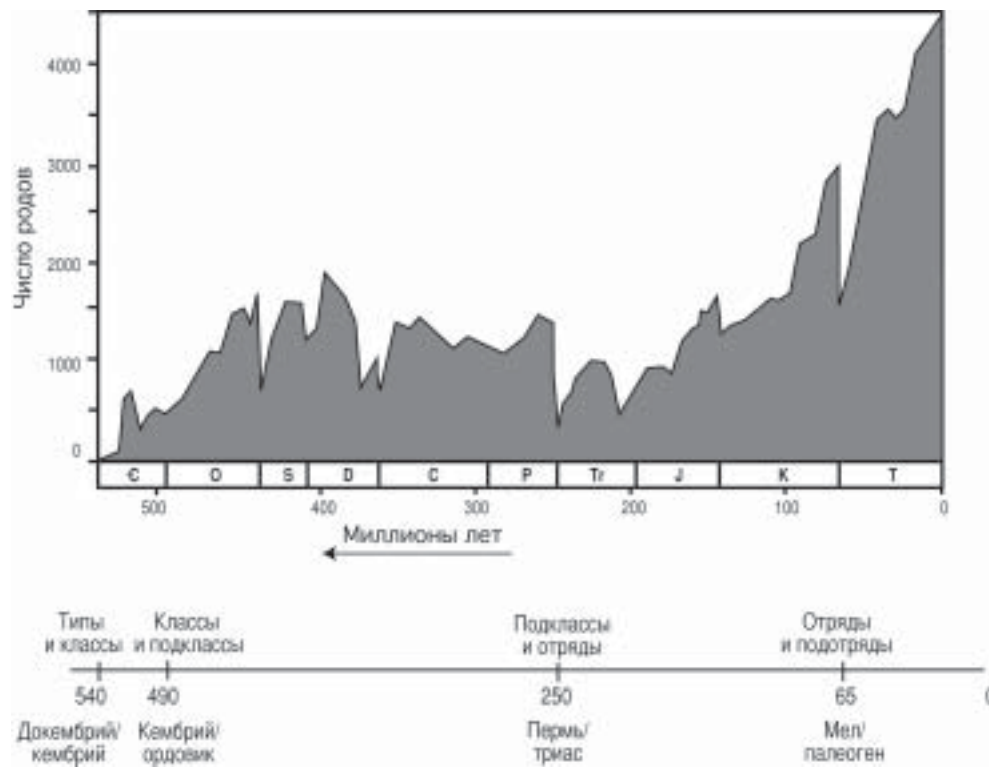


Рис. 4. Изменение числа родов морских животных в фанерозое (по Sepkoski, 1995) и наибольший таксономический уровень эволюционной радиации морских животных на основных границах фанерозоя (по Rozhnov, 2002).

шенствованию частных структур, и в определенные короткие периоды времени формирование новых структур резко ускорилось.

#### **Ордовикская эволюционная радиация: особенности появления новых классов пельматозойных иглокожих**

Во время ордовикской радиации сформировалось большинство классов иглокожих. Самый обширный в ордовике подтип *Pelmatozoa* включает 7–8 классов. К нему относятся иглокожие, имеющие пищеворные выросты, руки или брахиолы, в той или иной степени выраженную пятилучевую симметрию и обычно стебель, которым они прикреплялись к субстрату. Это морские лилии, ромбиферы, диплопориты, бластоидеи с предковыми для них коронатами, паракриноидеи, парабластоидеи и эокриноидеи. Лишь один из этих классов, эокриноидеи, существовал в кембрии, а остальные появились в ордовике<sup>1</sup>. Именно этот класс, скорее всего, и дал начало всем остальным классам пельматозойных иглокожих в ордовике. Для понимания процесса эволюции иглокожих важно обрисовать возможность перестройки эокриноидного плана строения в планы строения производных, более поздних классов, прежде всего в криноидный план строения.

<sup>1</sup> Бластоидеи, самые ранние представители которых пока известны только из силура, являются исключением, подтверждающим общее правило

Для перехода от эокриноидного плана строения к криноидному было необходимо по крайней мере семь параллельных изменений структур скелета, а не только перестройка брахиолонесущих амбулакров в руки, как обычно принято считать (Rozhnov, 2002; Рожнов, 2005). Поэтому протокриноидеи, описанные из нижнего ордовика Юты (Guensburg, Sprinkle, 2001, 2003) являются скорее отдельной ветвью эокриноидей с криноидными чертами, давшей начало камератам, или тупиковой ветвью, чем исходной группой для всех криноидей.

Появление криноидных признаков среди эокриноидей было неоднократным. В течение кембрия и раннего ордовика происходило накопление таких признаков в морфологии эокриноидей или, по крайней мере, морфогенетических возможностей для их появления у взрослых особей. Путем различного рода гетерохроний (Смирнов, 1991; McKinney, McNamara, 1991), прежде всего педоморфоза (сохранением во взрослом состоянии потомков ювенильных признаков предков), эти признаки могли комбинироваться у взрослых особей в самых разных сочетаниях, нередко очень необычных. Это и обеспечивало явление «архаического многообразия», столь характерное для таксономических групп в начальной стадии своего развития. В результате среди эокриноидей мы можем наблюдать практически все признаки, которые позже стали определяющими для морских лилий, но сочетание этих признаков часто необычное и всегда неполное — каких-нибудь криноидных признаков обязательно не хватает. Лишь комбинация всех семи структур привела к типичному криноидному плану строения.

Кроме криноидного плана строения, таким же образом, путем комбинаторики ряда других структур, возникли планы строения и других классов. Малые классы иглокожих также имеют свою особенную комбинацию признаков того же ранга, что и большие классы. Поэтому они и были обособлены именно как классы. Но в отличие от других классов, эта комбинация признаков была малоперспективной для широкого и длительного развития.

Таким образом, появление признаков, составляющих план строения нового таксона, происходило еще в рамках предкового таксона, причем не обязательно у взрослых особей и в полностью сформированном виде. Комбинаторика этих признаков, основанная на различного рода гетерохрониях в онтогенезе, приводила к стабильному сочетанию признаков, образующих план строения нового таксона.

#### **Комбинация признаков: появление ограничений при формировании нового плана строения**

В чем же различие между признаками, появившимися у предка и не входящих в его план строения, и таким же признаком, но уже входящим в план строения нового таксона? На этот вопрос молекулярная генетика и биология развития могут дать какой-то конкретный «механический» ответ. Например, подчинение формирования этих признаков на одной из стадий онтогенеза особым регуляторным генам, влияющим на реализацию плана строения организма (Гилберт и др., 1997). Эмбриологи свяжут эти признаки архетипа с формированием в онтогенезе особых «узлов сходства» (Белоусов, 1993). Палеонтология же лишь показывает, что до определенного момента в историческом развитии эти признаки могли появляться, существовать и изменяться независимо друг от друга, а после их вхождения в план строения нового таксона они становятся связанными в единое целое и друг без друга уже существовать не могут. И этот вывод можно сделать несмотря на то, что в дальнейшей эволюции отдельные признаки плана строения иногда могут исчезать у некоторых таксонов. Например, изредка могут появляться морские ли-



лии без рук или без стебля. Эти случаи не опровергают общего правила, потому что, во-первых, исчезновение таких признаков наблюдается лишь в маленьких тупиковых линиях развития, а во-вторых, они на самом деле все равно присутствуют в виде неразвившихся зачатков (например, как особая табличка вместо стебля). Иногда такой неразвившийся зачаток незрим для палеонтолога, и можно лишь предположить его присутствие в виде несохранившейся бесскелетной структуры. Поэтому данные палеонтологии определенно свидетельствуют о том, что различия между признаками еще не вошедшими в план строения и уже вошедшими отражают изменение во времени особенности вовлеченности признаков и структур в систему развивающегося организма по определенным законам. Признаки, вошедшие в план строения организма, в дальнейшей эволюции организмов уже из него не исчезают, а сохраняются хотя бы в виде нереализованных возможностей.

Эти особенности формирования планов строения видны и в других подтипах иглокожих.

#### **Ордовикская радиация: модель формирования планов строения классов элевтероидных иглокожих**

Подтип Eleutherozoa признается не всеми исследователями. Действительно, голотурии требуют особого подхода, так как их палеонтологическая летопись слишком скудна для сравнительно-морфологических обобщений. Сильно различается морфология морских ежей, морских звезд и офиур. Их эмбриональное развитие и личинки отличаются не менее сильно. Но с точки зрения палеонтологии корни этих современных классов, кроме, может быть, голотурий, следует искать среди кембрийских эдриоастероидей. Не вдаваясь в подробности морфологии, можно сказать, что предков этих животных просто больше негде искать, кроме как среди эдриоастероидей. Предположение о происхождении их непосредственно от каких-либо бесскелетных предков кажется совсем невероятным. Кембрийские эдриоастероидеи по характеру своего многообразия вполне аналогичны кембрийским эокриноидеям. Поэтому в кембрии оба эти таксона, эокриноидеи и эдриоастероидеи, с точки зрения сочетания признаков, вошедших в ордовике в планы строения появившихся классов, представляют собой именно подтипы, не разделенные на классы.

#### **Карпозойные иглокожие: различия между кембрийской и ордовикской эволюционными радиациями иглокожих**

Эдриоастероидеи и эокриноидеи дали начало многочисленным новым классам во время ордовикской эволюционной радиации. Все классы карпозойных иглокожих появились в кембрии. Характерной чертой подтипа Carozoa является полное отсутствие радиальной симметрии. К нему относятся несколько резко различающихся между собой классов, интерпретация морфология которых до сих пор неоднозначна. Примером может служить непрекращающийся спор между сторонниками кальциохордатной и аулокофорной теории строения стилофор — раннепалеозойских животных, имевших типичный иглокожный скелет, но без радиальной симметрии, и, видимо, амбулакральной системы (Jefferies, 1986). Членистый отросток стилофор сторонниками кальциохордатной теории считается хвостом, гомологичным хвосту современных хордовых, а согласно аулокофорной теории этот отросток является пищесборным, похожим на руку офиур.

Другая группа карпозойных иглокожих, солоты, обладала типичным иглокожным скелетом из монокристаллических кальцитовых табличек со стереомной структурой и

двумя членистыми отростками (Rozhnov, Jefferies, 1996). Солюты несомненно имели амбулакральную систему, о чем свидетельствует пронизанная многочисленными порами мадрепоритовая табличка у основания одного из членистых отростков — руки. Детально изученная морфология руки показывает, что она выполняла пищесборную функцию и функционировала так же, как и рука современных морских лилий: триада щупалец в каждом метамере руки работала с разделением функций (Jefferies, 1990). Таким образом, амбулакральная система солот функционально была такой же, как у морских лилий, но морфологически сильно отличалась, обладая единственным радиальным каналом, отходящим, очевидно, от мешковидного гидроцеля, а не от кольцевого амбулакального канала, как у радиально симметричных иглокожих. Другой членистый отросток представлял собой хвост, вполне гомологичный хвосту хордовых, но не гомологичный стеблям морских лилий (Rozhnov, 2002). Таким образом, у этих животных наблюдается сочетание некоторых признаков двух типов животного мира — иглокожих и хордовых. Это в той или иной степени касается и других карпозойных групп. Но как бы ни интерпретировать их строение, оно в любом случае отражает комбинаторику признаков очень высокого ранга, возникавшую при обособлении планов строения иглокожих и хордовых.

Таким образом, палеонтологические данные свидетельствуют, что становление плана строения высших таксонов раннепалеозойских иглокожих шло путем комбинаторики ранее появившихся признаков, которые приобрели высокий таксономический ранг только после их соединения в единый архетип. Механизм этой комбинаторики был обусловлен разнообразными проявлениями гетерохроний, в первую очередь педоморфозом. Здесь следует представить себе картину чередования наращивания онтогенеза у разных представителей иглокожих, связанного с увеличением размера тела и его последующего «оседания», смещения на более ранние онтогенетические стадии и сокращения, обусловленные усовершенствованием морфогенетических процессов. Неравномерность этого оседания и приводила к различного рода гетерохрониям. При этом наиболее конструктивно подогнанные сочетания признаков определили становление новых крупных таксонов, приуроченное к определенным рубежам в развитии морской биоты, обусловленным быстрыми изменениями внешней среды. С точки зрения возможности сочетания признаков, составляющих планы строения, эокриноидеи и эдриоастероидеи в кембрии являлись неразделенными на классы подтипами, тогда как в ордовике эти подтипы не были едиными, а были разделены на классы, в каждом из которых были собственные ограничения на сочетания признаков, и соответственно, собственное архаическое многообразие. Такую таксономическую дифференцировку в филогенезе, по аналогии с так называемым эпигенетическим ландшафтом, предложенным Уоддингтоном (Waddington, 1957) для иллюстрации канализованности морфогенетических процессов в онтогенезе, можно представить в виде периодически разветвляющихся наклонных желобов, разделенных гребнями. Шарик, символизирующий развитие таксона, спускаясь вниз по такому желобу, из-за неровностей дна может перекачиваться от одного борта желоба до другого. Это символизирует возможности изменчивости таксона. При разветвлении долины шарик попадает в более узкий желоб — размах изменчивости становится меньшим и имеет иной характер. Это символизирует уменьшение ранга таксонов, которые могут возникнуть после попадания шарика в новый желоб после ветвления. Малые классы особенно ярко подчеркивают эти особенности появления новых классов и не являются переходными группами между более крупными классами. С этой точки зрения малые классы иглокожих, появившиеся в кембрии, являются по своему уровню организации плана строения скорее монотипическими подтипами, чем собствен-

но классами. Это отражается в их архаическом многообразии — сочетании признаков хордовых и иглокожих. Классы, появившиеся в ордовике — это именно классы по уровню организации, что отражено в характерной комбинаторике признаков. Таким образом, представленные данные свидетельствуют о направленности эволюции иглокожих от формирования архетипа, выработки общего плана строения, к появлению более частных деталей, в значительной степени основанных на комбинаторике и обусловленных процессами гетерохроний.

Экстраполяция полученных данных по формированию высших таксонов иглокожих на более древние фауны многоклеточных приводит к точке зрения, согласно которой докембрийские, вендские многоклеточные являются «чистыми» надтипами или группами сходного ранга и невозможно их относить к конкретным более поздним типам и классам, хотя многие признаки их как бы уже существуют. В таком случае одновременное возникновение минерализованного скелета сразу во многих группах многоклеточных животных объясняется, с одной стороны, близостью первого появления этих групп во времени, а с другой, во многих случаях параллельно возникшей возможностью выделять минеральный скелет согласно закону гомологических рядов.

### **Роль параллельного появления признаков при становлении высших таксонов**

Архаическое многообразие, выражающееся в появлении короткоживущих малых таксонов с планами строения, включающими необычные признаки по сравнению с планом строения долгоживущего крупного таксона, является, по данным палеонтологии, характерным явлением при возникновении высших таксонов. Вместе с тем, в рамках архаического многообразия мы видим одинаковые признаки у разных таксонов одного ранга. Они, как мы видели на примере археоциат, могут составлять хорошие гомологические ряды. Подобные гомологические ряды можно составить из этих же признаков до того момента, как они вошли в состав плана строения, появляясь широким фронтом среди многих групп предкового таксона. С существованием именно таких гомологических рядов было связано формирование плана строения нового таксона на основе параллельного развития нескольких близкородственных групп. Это явление было убедительно показано на примере появления признаков млекопитающих в морфологии звероподобных рептилий и было названо маммализацией (Татаринов, 1976). Появление широким фронтом признаков артропод во время кембрийской эволюционной радиации было описано Пономаренко (2005). С таким же процессом, который можно назвать криноидезацией, было связано появление плана строения морских лилий (Rozhnov, 2002; Рожнов, 2005). Известны и многие другие примеры, которые показывают широкое распространение этого явления и доказывают способность близкородственных групп сформировать единый план строения нового таксона на основе существования гомологических рядов.

### **Заключение**

Гомологические ряды и архаическое многообразие являются разными сторонами единого процесса системного развития признаков в таксонах, и поэтому их яркое и постоянное проявление при формировании новых планов строения на всех таксономических уровнях является неотъемлемой чертой эволюции. Палеонтологические данные о становлении высших таксонов в геологическом времени убедительно свидетельствуют о

направленности эволюции многоклеточных животных от формирования архетипа, выработки общего плана строения, к появлению более частных деталей, на основе которых возникают новые планы строения таксонов менее высокого ранга. Новые планы строения возникают на основе комбинаций признаков путем разного рода гетерохроний в онтогенезе сразу нескольких близкородственных групп.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ 05-04-49244 и 06-05-64641 и является вкладом в программы президиума РАН № 18 «Происхождение и эволюция биосферы» (подпрограмма 2) и № 11 «Биоразнообразии и динамика генофондов».

## Литература

- Белоусов Л.В. 1993. Основы общей эмбриологии. М.: Изд-во МГУ. 304 с.
- Вавилов Н.И. 1920. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов. 16 с.
- Воробьева Э.И., Хинчлифф Р. 1991. Проблема трансформаций плавников рыб в тетраподные конечности // Журн. общ. биол. Т. 52. № 2. С. 192–204.
- Гилберт С.Ф., Опиц Д.М., Рэф Р.А. 1997. Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития // Онтогенез. Т. 28. № 5. С. 325–343.
- Дебрени Ф., Журавлев А.Ю., Розанов А.Ю. 1989. Правильные археоциаты // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 233. М.: Наука. 198 с.
- Колчанов Н.А., Суслов В.В. 2006. Кодирование и эволюция сложности биологической организации // Эволюция биосферы биоразнообразия. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 60–96.
- Мамкаев Ю.В. 1991. Методы и закономерности эволюционной морфологии // Современная эволюционная морфология / Воробьева Э.И., Вронский А.А. (ред.). Киев: Наукова Думка. С. 88–103.
- Медников Б.М. 1980. Закон гомологической изменчивости. М.: Знание. 64 с.
- Пономаренко А.Г. 2005. Данные палеонтологии о происхождении членистоногих // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира / Э.И. Воробьева, Б.Р. Стриганова (ред.). М.: Т-во научных изданий КМК. С. 146–155.
- Рожнов С.В. 2005. Морфологические закономерности становления и эволюции высших таксонов иглокожих // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира / Э.И. Воробьева, Б.Р. Стриганова (ред.). М.: Т-во научных изданий КМК. С. 156–170.
- Розанов А.Ю. 1961. Некоторые закономерности эволюции археоциат // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. Геол. Т. 36. № 6. С. 118–119.
- Розанов А.Ю. 1973. Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М.: Наука. 164 с.
- Розанов А.Ю., Миссаржевский В.В. 1966. Биостратиграфия и фауна нижних горизонтов кембрия // Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 148. М.: Наука. 120 с.
- Смирнов С.В. 1991. Педоморфоз как механизм эволюционных преобразований организмов // Современная эволюционная морфология. / Воробьева Э.И., Вронский А.А. (ред.). Киев: Наукова Думка. С. 88–103.
- Соболев Д. 1924. Начала исторической биогенетики. Симферополь: гос. изд-тво Украины. 203 с.
- Татаринев Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 257 с.
- Guensburg T.E., Sprinkle J. 2001. Earliest crinoids: new evidence for the origin of the dominant Paleozoic echinoderms // Geology. Vol. 29. P. 131–134.
- Guensburg T.E., Sprinkle J. 2003. The oldest known crinoids (Early Ordovician, Utah) and a new crinoid plate homology system // Bull. Amer. Paleontol. No. 364. Pp. 1–43.
- Jefferies R.P.S. 1986. The ancestry of the vertebrates. London: British Museum (Natural History). 376 p.
- Jefferies R.P.S. 1990. The solute *Dendrocystoides scoticus* from the Upper Ordovician of Scotland and the ancestry of chordates and echinoderms. Paleontology. 1990. Vol. 33. Part 3. P. 631–679.

- McKinney M.L., McNamara K.J. 1991. Heterochrony: the evolution of ontogeny. New York: Plenum. P. i–xix. 1–437.
- Rozhnov S.V. 2002. Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the Early Paleozoic. // *Paleontol. Journl.* Vol. 36. Suppl. 6. P. S525–S674.
- Rozhnov S.V., Jefferies R.P.S. 1996. A new stem-chordate solute from the the Middle Ordovician of Estonia // *Geobios.* Vol. 29. No. 1. P. 91–109.
- Sepkoski J.J., Jr. 1995. The Ordovician radiations: diversification and extinction shown by global genus-level taxonomic data // *Ordovician Odyssey: short papers, 7<sup>th</sup> International symposium on the Ordovician system.* Book 77. Pacific Section Society for Sedimentary Geology (SEPM), Fullerton, California. P. 393–396.
- Valentine J.W. 2004. On the origin of phyla. Univ. Chicago Press. 614 p.
- Waddington C.H. 1957. The strategy of the genes (a discussion of some aspects of theoretical biology). London: Allen and Unwin. IX+262 p.