

К вопросу о так называемой «профетической фазе» в эволюции *Kosmocerasidae*

А. Н. Иванов

С о д е р ж а н и е. Автор останавливается в настоящей статье на явлении, отмеченном А. П. Павловым в онтогенезе некоторых мезозойских аммонитов и получившем от него название «профетических фаз». Рассматриваются те объяснения, которые получили это явление в русской и зарубежной литературе и которые не могут удовлетворить эволюциониста-дарвиниста. Для выяснения причин появления в онтогенезе аммонитов «пророческих» фаз, обнаруживающих признаки, характерные не для предков, а для потомков данной формы, автор предпринял детальное сравнительное изучение онтогенеза *Kepplerites* и *Kosmoceras*—форм, давших А. П. Павлову материал для установления профетических фаз.

Это сравнительно онтогенетическое исследование приводит автора к объяснению профетических фаз явлениями брадигении, которые являются таким образом «особым филонтогенезом».

«Профетические фазы» впервые получают очень простое объяснение, вполне согласующееся с основными положениями дарвинизма.

Понятие о «профетических фазах» в работах А. П. Павлова

Среди блестящей плеяды геологов и палеонтологов, работавших над изучением фауны аммонитов классической «русской юры» и нижнего мела, в конце прошлого и начале нашего века (С. Н. Никитин, А. П. Павлов, Н. А. Богословский, А. О. Михальский, Д. Н. Соколов, А. А. Борисяк и др.) особенно выделяются работы А. П. Павлова. Аммониты были его излюбленной группой и не выходили из его поля зрения в течение всей его творческой жизни. Первая студенческая работа А. П. Павлова посвящена аммонитам («О последних исследованиях относительно семейства аммонитид»), магистерская диссертация в своих основных выводах базируется на изучении аммонитов (10), докторская диссертация представляет фундаментальный труд о кимериджских аммонитах (11), ряд работ посвящен нижнемеловым аммонитам.

Палеонтологические работы А. П. Павлова не являются только сухим описанием форм, предназначенным для целей стратиграфии—в них всегда выдерживается эволюционный подход к описываемой группе и затрагиваются общие вопросы эволюции и систематики. В них развиваются оригинальные, до сих пор неочтенные взгляды на принципы систематики вообще и систематики аммонитов в частности. А. П. Павлов настаивает на генетической систематике и предлагает рациональную терминологию (мутация, генетическая линия, генетическая ветвь, генерация и т. д.). Он критически рассматривает историю генетических исследований аммонитов на основе изучения онтогенеза их раковины и указывает на своеобразные явления в соотношении онтогенеза и филонтогенеза в некоторых генетических рядах мезозойских аммонитов, придавая им широкое значение

в эволюции аммонитов и других животных. На этих своеобразных явлениях, не укладывающихся в круг представлений, сложившихся под влиянием «Основного биогенетического закона» Мюллера—Геккеля и получивших от А. П. Павлова неудачное название «пророческих» или «профетических фаз», я и хотел остановиться в настоящей статье.

Тонкий наблюдатель, каким был А. П. Павлов, не мог не заметить, что у мезозойских аммонитов нередки случаи, когда внутренние обороты раковины не только не повторяют особенностей взрослых оборотов своих непосредственных предков, как это обычно было принято считать, но, наоборот, несут черты, сходные со взрослыми оборотами своих потомков. В 1901 г. в своей работе о фауне русских нижнемеловых отложений (49) А. П. Павлов пишет: «Предковые черты проявляются не во внутренних оборотах, которые характеризуют период дегенерации, следующий за главным периодом существования животного или за периодом зрелости. Совершенно напротив, молодые обороты во многих изученных мною случаях проявляют признаки более молодых форм. Иными словами, они не обнаруживают признаков предков, но предсказывают признаки потомков». Далее А. П. Павлов приводит конкретный пример: «внутренние обороты *Kepplerites* очень похожи на обороты взрослых форм *Cosmoceras* из группы *jason*, но это сходство нельзя рассматривать, как случайное, так как лопасти в обеих группах представляют совершенно одинаковый тип и, кроме того, так как в состоянии дегенерации *Cosmoceras* теряет характерную структуру его сифонной стороны, закругляется и по скульптуре приближается к *Kepplerites*... Можно сказать, что *Kepplerites* проходит фазу *Cosmoceras*...». «Казалось бы,—продолжает А. П. Павлов,—более правильно сказать, что внутренние обороты *Kepplerites* не повторяют признаков непосредственных предков этого рода, но что они предсказывают признаки потомков этого рода, следовательно, это не атавистическая, а профетическая фаза (*phase prophétique*)».

В той же работе А. П. Павлов указывает и другие генетические ряды мезозойских аммонитов, по его мнению, следующих тому же принципу развития. В этих рядах предки на внутренних оборотах «предваряют» особенности своих взрослых потомков: *Cardioceras cordatum*—*C. alternoides*—*C. alternans*—*Simbirskites elatus*—*S. decheni*.

Придавая широкое значение открытому им способу эволюции, А. П. Павлов иллюстрирует его примерами (стр. 64) на белемнитах, гастроподах (*Turritella*) и даже лошадиных (эволюция зубов).

Освещение вопроса о «профетических фазах» в литературе

Явления «предварения» филогении в онтогении, открытые А. П. Павловым, в свое время подверглись широкому обсуждению в русской палеонтологической и общебиологической литературе. Приводились новые примеры «профетических фаз», делались попытки их теоретического толкования, рассматривались близкие по внешнему проявлению явления в совершенно иной трактовке. Ученица А. П. Павлова, Н. Смородина (16) устанавливает «профетические фазы» в генетическом ряду *Cadoceras*—*Quenstedtöceras*—*Cardioceras*. Позже в несколько иной форме тоже было отмечено Слатом (58), Шиндевольфом (54) и другими. Д. Н. Соколов (18), изучая кадоцератид и кардиоцератид, повидимому, в значительной мере независимо от А. П. Павлова пришел к выводу, что эволюция в этих группах юрских аммонитов идет путем появления новых признаков (имеется в виду, главным образом, форма оборота) на средних оборотах и последующего распространения на внешние и внутренние обороты. Он называл эти сред-

ние обороты с новыми филогенетическими признаками «вставными фазами». Б. М. Житков (6) на большом количестве примеров от человека до низших беспозвоночных, не обходя и аммонитов, пытается показать, что в зрелом возрасте и в старости у животных обычно выступают признаки предков, тогда как филогенетически молодые черты ярче выражены в юности. Н. Н. Яковлев (24) толкует новые признаки, появляющиеся в онтогенезе фораминифер и аммонитов и исчезающие во взрослом состоянии, как «ценогению» в широком смысле (и эмбриологическое приспособление и нарушение палингенеза вообще). В. И. Бодылевский (2) в связи с исследованием онтогенеза *Cadoceras elatmae* не отрицает наличия у *Cadoceras* «профетической фазы» и объясняет это тем, что раковина в ранних стадиях онтогенеза вследствие большей пластичности более способна реагировать на влияния внешней среды, чем во взрослой стадии. Л. С. Берг (1) и Д. Н. Соболев (17) выступили с интересными книгами по теории эволюции, оперируя огромным количеством палеонтологических фактов. Л. С. Берг (1) в предисловии к своей книге писал, что труд Н. Я. Данилевского «Дарвинизм» имеет славу Герострата и потому мало кто его читал. То же можно сказать отчасти о книге самого Берга и о книге Соболева. Более того, если разбору книги Данилевского и его сторонников посвящены блестящие критические статьи К. А. Тимирязева, то Берга и Соболева хотя часто и упоминают, как антидарвинистов и идеалистов, но вполне удовлетворительного критического разбора их теорий мы не имеем. Безусловно необходим тщательный анализ как самих теоретических построений, так, прежде всего, внимательный пересмотр палеонтологического фактического материала.

Л. С. Берг в своем «Номогенезе или эволюции на основе закономерностей», книге, направленной против дарвинизма, целую главу посвящает «филогенетическому ускорению или предварению филогении в онтогении», считая это явление «одним из ярких доказательств развития в определенном направлении,—вне всяких случайностей». Берг начинает эту главу с указания на открытие А. П. Павлова и описывает, как пример, существование в онтогенезе *Kepplerites* «пророческой фазы», «предсказывавшей» особенности взрослых *Kosmoceras*. Выражение Павлова «филогенетическое ускорение» (49, стр. 63) Берг употребляет в гораздо более широком смысле, понимая под «филогенетическим ускорением» не только появление признаков потомков у молодых форм предков, но и все случаи, когда организм—все равно, молодой или старый—опережает свой век или средний уровень своих сотоварищей по группе (стр. 50). В соответствии с этим он далее приводит большое количество оригинальных и заимствованных у Б. М. Житкова (6) примеров.

Книга Д. Н. Соболева «Начала исторической биогенетики» (17) представляет пока единственную в русской литературе попытку построения теории эволюции органического мира, исходя из данных палеонтологии. Он устанавливает несколько законов «биогенеза», среди которых фигурирует «закон обратимости эволюции или закон биогенетических циклов». В связи с этим законом Соболев касается и вопроса о «профетических фазах» Павлова. Эволюция, по мнению Соболева, это «органический рост», идущий в определенном направлении и слагающийся из ряда последовательных онтогенезов или циклов индивидуального развития, представляющих строго закономерный процесс превращений от недифференцированной клетки до сложно построенного организма. «В этом и лежит возможность обращения развития». Остановка в развитии, недоразвитие до конечной стадии (педогенез, неотения и т. д.) ведет к возврату во взрослое состояние ранее пройденных в филогенезе стадий развития, сохраняемых в онтогенезе. «Профетические фазы» Павлова и «вставные фазы» Соколова,

Соболев целиком относит к явлениям «обращения развития». Сходство молодых оборотов предков со взрослыми оборотами потомков—результат задержки в развитии, «здесь нет никакого указания на будущее, а имеет место простой возврат к прошедшему» (стр. 108). Эволюция—процесс циклический: прогрессивное развитие в определенном направлении, приводящее к специализации, сменяется благодаря остановке в онтогенезе регрессивной стадией деспециализации, возврата к прежним стадиям филогенеза и это обуславливает «помолодение» в данной филогенетической ветви, открывающее новые пути развития.

Наконец, отметим еще замечательную работу П. П. Сушкина (19), в которой он также отмечает открытие А. П. Павлова. Аммонитовые ряды Павлова привлекают его внимание только как палеонтологическое доказательство возможности возникновения филогенетического изменения на молодых стадиях онтогенеза, в противовес упрощенному представлению эволюции, как изменения только конечных стадий онтогенеза.

Закономерности в соотношении онтогенеза и филогенеза у аммонитов, открытые А. П. Павловым и уже в значительной мере позабытые в русской литературе, гораздо позже были открыты на Западе и в настоящее время особенно привлекают внимание иностранных палеонтологов и биологов¹. Остается непонятным, что редко кто из них ссылается на Павлова, хотя его работа (49) была напечатана на французском языке, а книга Берга переведена на английский язык (26).

Крупный немецкий палеонтолог О. Шиндевольф (52), занимаясь изучением перисфинктов, обнаружил, что у *Raseniinae* в двух параллельных рядах наблюдается появление бороздки на сифонной стороне вначале лишь на молодых оборотах и только впоследствии у потомков этот признак захватывает взрослые обороты. Противопоставляя такой способ эволюции «палингенезу» Геккеля (когда новый признак появляется на взрослом обороте и у потомков оказывается сдвинутым на внутренние обороты), он называет его «протерогенезом» (стр. 337). Позже Шиндевольф (54) разработал целую теорию эволюции, сущность которой состоит в следующем: эволюционные изменения—следствие изменений в онтогенезе. Изменение ранних стадий приводит к превращению одного типа организации в другой. Причем это превращение будет тем более значительным, чем более раннюю стадию онтогенеза они затронули. Изменение поздних стадий онтогенеза не вызывает изменения типа организации. Тип организации остается прежним. Изменяются лишь некоторые детали, специальные признаки. Соответственно этим двум способам онтогенетических изменений Шиндевольф различает две фазы в филогенезе: первую—фазу взрывного непосредственного превращения одного типа в другой и следующую затем вторую—фазу долго длящегося спокойного превращения приобретенного типа организации. Первая фаза преадаптивная и находится вне влияния среды и естественного отбора, вторая—адаптивная, протекающая под влиянием естественного отбора, прилаживающего форму к особенностям среды и обуславливающего ортогенетический характер изменений. Один тип организации превращается в другой только путем изменений, мутаций крупного масштаба, на ранних стадиях онтогенеза. Поэтому можно говорить о «законе раннего онтогенетического происхождения типов». При этом нередко вновь возникший тип организации, первоначально выражен только в онтогенезе, во взрослом же состоянии форма возвращается к типу предка и только

¹ Хотя Неймайр еще в 1873 г. вскользь указывал на случай появления новых признаков на молодых оборотах раковины аммонитов, а Румблер (1895, 1897, 1898) — подробно описывал то же у фораминифер.

постепенно в ходе филогенеза преодолевается окончательно старый тип и новый тип выявляется во взрослом состоянии. Это «протерогенез». Но, повидимому, как думает Шиндевольф, чаще все же изменение в ранней стадии онтогенеза сразу сказывается во взрослом состоянии. Это — «неогенез» (35) или «архалаксис» (55)¹. В этом случае не будет смешанных форм, несущих в онтогенезе признаки нового типа, а во взрослом состоянии признаки старого типа. Не будет, следовательно, переходных форм между двумя типами.

Шиндевольф старается обосновать свою теорию, привлекая данные палеонтологии, сравнительной анатомии, эмбриологии и генетики. «Протерогенетический модус» он иллюстрирует на примерах эволюции фораминифер, наутилид, приматов и, в особенности, аммонитов. Для аммонитов он указывает следующие «протерогенетические ряды»: *Macrocephalites*—*Cadoceras*—*Quenstedtoceras*, *Macrocephalites*—*Kepplerites*—*Kosmoceras*, *Orthosphinctes*—*Prorasia*—*Rasenia* и параллельные ряды климений из верхней части верхнего девона Германии, приобретающих «протерогенетически» своеобразную треугольную или трехлопастную раковину. Последние два примера являются оригинальными.

Известный английский палеонтолог, знаток мезозойских аммонитов, Л. Спат считает «основной биогенетический закон» Геккеля в применении к аммонитам, как его принимал Хайетт, совершенно дискредитированным. О рекапитуляции он говорит не иначе как с иронией, в кавычках. Так же, как и Шиндевольф, Спат убежден в том, что новые признаки у аммонитов возникают на молодых оборотах и в последующей эволюции становятся признаками взрослых форм. Спат впервые это показал на примере *Schlotheimia* (58). В том же смысле он толкует эволюцию макроцефалитид в направлении к *Kosmoceras* и *Quenstedtoceras* (60), а также эволюцию *Liparoceratidae* (61). При всем этом Спат отводит известное место неотении у аммонитов (59).

Ряд других известных исследователей аммонитов держится той же точки зрения на возникновение новых признаков у аммонитов (Р. Ведекинд, Р. Бринкман и др.). Из работ, появившихся за последнее время, можно отметить работу Р. Модель (43), который указывает новый «протерогенетический ряд» *Kosmoceratidae* из верхнего келловоя, и работу Маденот (41) — ряд *Beriasellinae*.

Из приведенного обзора литературы не трудно видеть, что во взглядах на природу «профетических фаз» в онтогенезе аммонитов существуют две резко противоположные точки зрения. Одна группа исследователей безапелляционно считает «протерогенетические» признаки новообразованиями проспективного значения, в сущности признаками, пророческими о будущем. К этой группе относятся: А. П. Павлов, Д. Н. Соколов, Б. М. Житков, Л. С. Берг, О. Шиндевольф, Л. Спат и др. Правда, не все из них стояли на явно идеалистической позиции «предварения». Соколов, да и сам Павлов подходили к вопросу только эмпирически, говоря лишь о новообразованиях, но это в конечном счете дела не меняет, так как биологического обоснования этим новообразованиям с точки зрения дарвинизма не давалось. У Берга и Шиндевольфа «профетические фазы» получили развернутое теоретическое освещение, они являются фактической основой для их антидарвинистических теорий эволюции. Следует отметить сходство во взглядах этих двух авторов, хотя в целом их теории безусловно не одно и то же. Оба отрицают дарвиновский естественный отбор, как решающий фактор эволюции. Оба различают в эволюции два различных процесса.

¹ Обе ссылки Шиндевольфа (54).

Основной, независимый от среды, процесс изначально целесообразного изменения типа («автономические причины» у Шиндевольфа) и второстепенный процесс приспособления к конкретной среде («действие географического ландшафта» у Берга). Оба отрицают монофилию и краеугольным камнем своих теорий считают параллелизм в развитии и т. д.

Вторая группа исследователей рассматривает «профетические фазы» в онтогенезе, как рекапитуляционную, палингенетическую стадию, т. е. как совокупность признаков, унаследованных от предков, у которых эти признаки могли быть в свое время на взрослых оборотах, но вследствие дальнейшей эволюции, путем надставок, оказались сдвинутыми на внутренние обороты. Появление рассматриваемых признаков снова на взрослых оборотах у потомков форм, обладавших «профетической фазой», происходит путем задержки, остановки в развитии. Позднее приобретенные особенности взрослых оборотов как бы сбрасываются, происходит возврат старого. В известной мере здесь можно говорить о частичной обратимости эволюции. Такой точки зрения держится, как выше было указано, Д. Н. Соболев, взгляды которого, между прочим, довольно близки к взглядам немецкого палеонтолога Бейрлена. Оба признают цикличность эволюции. Филогенетическая ветвь переживает стадии молодости, зрелости и старости. По Бейрлену (27) длительная ортогенетическая эволюция приводит к специализации, к старению. Специализированная ветвь или вымирает, или претерпевает омоложение благодаря «неоморфозу», т. е. остановке в индивидуальном развитии, окончании его на более ранней стадии, чем достигается деспециализация и вновь открываются пути для ортогенетической эволюции и т. д. Нетрудно видеть тот же ход мысли, что и у Соболева. Однако, Бейрлен принципиально отрицает возможность обратимости эволюции. Интересно также отметить, что Бейрлен не принимает «закона раннеонтогенетического происхождения типов» Шиндевольфа, так как считает совершенно невероятным образование нового типа организации на ранней стадии онтогенеза, тем более при неизменном взрослом состоянии. Основная цель Бейрлена обосновать возможность происхождения новых типов от специализированных форм.

Б. М. Козо-Полянский (8), говоря о павловском примере эволюции от *Keplerites* к *Kosmoceras*, допускает возможность задержки развития и возвращения у *Kosmoceras* во взрослое состояние стадии, некогда пройденной в филогенезе и сохранившейся в онтогенезе *Keplerites*.

Необходимо отметить также, что ряд крупных морфологов придает большое значение в эволюции явлению отпадения конечных стадий (34), неотении (25, 35, 20, 44), задержке развития (40) и т. п., хотя они сами не касались специально «профетических фаз».

Таково состояние вопроса о «профетических фазах» у аммонитов. Однако те же факты получили резко противоположное толкование: по мнению одних, в «профетических фазах» нужно видеть новое, нарождающееся, по мнению других—старое, возрождающееся.

Насколько справедливы соображения о том, что «протерогенетический» мотивирующий теорию рекапитуляции, имеет первостепенное значение в эволюции аммонитов (Павлов, Шиндевольф, Спат и др.)? Ведь аммониты — это тот палеонтологический материал, на котором как раз доказывалась справедливость «основного биогенетического закона» Мюллера—Геккеля. Впервые рекапитуляции в онтогенезе аммонитов были показаны Л. Вуртенбергером (64) и затем рядом палеонтологов: Хайетт, Неймайр, Смит и др. На аммонитов указывали и указывают, как на показательный пример процесса сдвигания при эволюции путем надставок (5, 13).

Если то, что получило название «профетических фаз» или «протерогенеза» и соответствует особому модусу эволюции, то это отнюдь не значит, что нет других модусов филэмбриогенеза, при которых имеет место полная или частичная рекапитуляция (анаболия, девнация Северцова). Нам известно множество безусловных рекапитуляций в онтогенезе членов разнообразных генетических рядов аммонитов. Рекапитуляции скульптуры были доказаны на *Perisphinctidae* еще Вюртенбергером (64). Д. Н. Соколов (18) указывал на рекапитуляцию в онтогенезе *Cardiocerus alternans*, скульптурных особенностей предка *Cardioceras alternoides*. Трюман (62) показал в ряду *Liparoceratidae* последовательное повторение филогенетических стадий изменения скульптуры. Георг (36) на *Arietidae* из нижнего лейаса доказал, что форма оборота у этой группы изменялась в филогенезе таким образом, что в онтогенезе потомков сохраняются основные стадии изменения формы оборота в ряду предков. Но особенно убедительные рекапитуляции дает развитие лопастной линии. Блестящие работы Хайетта по сравнительной «эмбриологии» аммонитов и, в частности, лопастной линии получили заслуженную славу. А. П. Карпинский (7) в своей классической работе об артинских аммонитах показал на *Prolecanitidae* бесспорные рекапитуляции в развитии лопастной линии. В последнее время В. Е. Руженцев (12) описал замечательные по яркости и убедительности примеры рекапитуляций на лопастных линиях пермских аммонитов. Сам Шиндewolf, как правильно замечает Бейрлен (27), противореча себе, основные филогенетические построения производит, исходя из теории рекапитуляции. Разработанная им теория эволюции первичной сутуры у аммонитов всецело базируется на теории рекапитуляции.

Таким образом нет никаких оснований считать в согласии со Слатом и другими, что «биогенетический закон» в применении к аммонитам целиком дискредитирован. Конечно, после работ А. Н. Северцова, Нефа, Беера, Франца, Гарстанга и многих других мы не можем принимать «основной биогенетический закон» в том виде, как он был сформулирован Геккелем, но его основное зерно—идея рекапитуляции не опровергнута и продолжает подтверждаться и развиваться.

Исследование и сопоставление онтогенеза *Keplerites* и *Kosmoceras*

Неясность вопроса о «профетических фазах» или «протерогенезе» у аммонитов и существование антидарвинистических теорий, в которых «профетические фазы» использованы для доказательства направленности развития побудили меня обратиться к изучению фактического материала, т. е. так называемых «протерогенетических рядов», и попытаться, исходя из фактов, отбросив всякие предвзятые теории, дать научное объяснение этому интересному явлению.

Для начала я решил взять классический павловский пример—ряд *Keplerites*—*Kosmoceras*, произвести детальное исследование онтогенеза раковины во всех ее признаках (а не только скульптуры, как это до сих пор делалось) как у *Keplerites*, так и у *Kosmoceras*, и на основании сопоставления онтогенеза этих форм и анализа данных по их стратиграфическому распространению и филогенетическим отношениям подойти к выяснению способов эволюции *Kosmoceras* из *Keplerites*.

Материалом для исследования послужила коллекция, собранная мной на Мангышлаке и в Елатье летом 1937 г.

В настоящее время в составе семейства *Kosmoceratidae* представляется возможным сохранить только два келловейских рода: *Keplerites* Neum. и *Kosmoceras* Waag. Первоначально *Keplerites* был выделен из *Kosmoceras* Неймайром (47), как подрод. Автор большой монографии рода *Kosmoceras*

Waag. Р. Бринкман (30) и сейчас понимает *Kepplerites* Neum. только как подрод *Kosmoceras* Waag. Но более правильно *Kepplerites* считать самостоятельным родом. Такая точка зрения является общепринятой. Роды *Gowericeras* Buckm. и *Sigaloceras* Hyatt, поддерживаемые Спатом (60), могут быть приняты как подроды *Kepplerites*. *Kepplerites* существует в течение нижнего келловея, и только *Keppl. enodatus* Nikit. встречается в нижней части среднего келловея. Раковина от умеренно эволютной до умеренно инволютной. Поперечное сечение оборота преимущественно вздуто-трапециевидное. Внутренние обороты обладают умбональными и внешними бугорками и внешним уплощением, исчезающим во взрослом состоянии, отчего раковина приобретает макроцефалитовый облик. Перерыва ребер на внешней стороне нет. Конечное устье с ушками или без них. Конечный диаметр от 40 до 150 мм. Род включает около 10 видов. Несмотря на большое количество работ в общем изучен довольно плохо. Поэтому мною было уделено большее внимание изучению этого рода, чем *Kosmoceras*. Онтогенез изучался на двух видах, наиболее многочисленных на Мангышлаке: *Keppl. calloviensis* Sow. и *Keppl. aplanatus* (Tsytl.). Последняя форма была описана К. А. Цитович (21), как *Kosm. enodatum* var. *aplanata*.

Обширный род *Kosmoceras* Waag. существует в среднем и верхнем келловее. Бринкман (30) справедливо выделяет в нем 4 подрода: *Zugokosmoceras* Buckm., *Kosmoceras* Waag., *Spinikosmoceras* Buckm. и *Anakosmoceras* Buckm. Последний подрод, как указал Спат (60 стр. 79), правильнее называть *Gulielmiceras* Buckm. Раковина от умеренно эволютной до эволютной. Поперечное сечение оборота преимущественно уплощенно-трапециевидное с внешним уплощением, сохраняющимся до взрослого состояния (на конечной жилой камере сохраняется не всегда). *Kosmoceras* обладает тремя рядами бугорков: умбональными, боковыми и внешними и перерывом ребер на внешней стороне, по крайней мере, молодых оборотов. Устьевой край с ушками или без них. Конечный диаметр от 30 до 150 мм. Род изучен значительно лучше, чем *Kepplerites*. Онтогенез изучался на *Kosm. (Zugokosm.) jason* Rein., *Kosm. (Spinikosm.) castor* Rein. и *Kosm. (Gulielmiceras) gulielmii* Sow. с привлечением литературных данных.

Kosmoceras Waag. происходит от *Kepplerites* Neum. непосредственно предшествующего ему по времени существования. На это впервые было указано С. Н. Никитиным (9). Черты переходной формы несет *Keppl. enodatus* Nikit. Неймайр считал *Kepplerites* и *Kosmoceras* независимыми ветвями, исходящими из общего корня—*Parkinsonia*.

Исследование онтогенеза у *Kepplerites* и *Kosmoceras* позволяет выделить ряд последовательных стадий. При выделении в основу кладется скульптура и форма оборота потому, что эти признаки, и особенно скульптура, претерпевают в онтогенезе наиболее яркие и легко отличаемые превращения. Но каждая из выделенных стадий может быть также охарактеризована определенным состоянием и других признаков и, в частности, лопастной линией. Для краткости описание стадий и сопоставление ведется одновременно для обоих родов¹.

Описываемые ниже первые три стадии проходятся, как *Kepplerites*, так и *Kosmoceras*.

1. Стадия гладкой раковины. Раковина эволютная со вздутыми оборотами, поперечно эллиптической формы в сечении. Никакой скульптуры, кроме струек нарастания, нет. Стадия свойственна всем аммонитам.

¹ Более полное описание онтогенеза *Kosmoceras* и *Kepplerites* в целом и онтогенеза отдельных видов дается в работе автора «*Kepplerites* из келловея Мангышлака и вопросы эволюции *Kosmoceratidae*», печатающейся в Ученых записках МГУИИ.

2. Первично-бугорчатая стадия. Начинается при диаметре раковины около 2 мм и характеризуется наличием относительно крупных конических бугорков, расположенных посредине боковой стороны в количестве 8—10 на обороте. Стадия занимает примерно один оборот.

3. Субкосмоцерасовая стадия. Характеризуется тем, что появляются внутренние и внешние ребра, внешние бугорки и внешнее уплощение. У кепплеритов перерыва ребер (бороздки) на внешней стороне нет; у некоторых *Kosmoceras*, например *Kosm. castor*, сразу заметен перерыв. Внутренние ребра возникают путем удлинения бокового бугорка в сторону шва, но боковой бугорок сохраняется, занимая положение близ $\frac{1}{3}$ высоты оборота (от шва). К каждому бугорку с внешней стороны примыкает пара внешних ребер. Внешние бугорки представляют утолщение внешних ребер на перегибе между внешней и боковой сторонами. Обороты постепенно становятся все более высокими, так что к концу стадии высота оборота уже равна или даже более ширины оборота. Начало стадии—при диаметре раковины около 3 мм. Как субкосмоцерасовая, так, соответственно, и первично-бугорчатая стадия начинается у видов, имеющих меньший конечный диаметр¹, несколько раньше (при меньшем диаметре), чем у видов с большим конечным диаметром. Это имеет место как у *Kepplerites*, так и у *Kosmoceras*. Павлов (49) и Спат (60) называют описываемую стадию «космоцерасовой», а Неймайр (47)—«паркинсоновой». Все эти авторы не отличали данную стадию от описанной выше первично-бугорчатой. Субкосмоцерасовая стадия кончается у *Kosmoceras* при диаметре раковины около 10 мм, у *Keppl. calloviensis* Sow. она сменяется следующей стадией в среднем при диаметре раковины около 20 мм.

4. Кепплеритовая стадия—у *Kepplerites*, космоцерасовая стадия—у *Kosmoceras*. Кепплеритовая стадия, следующая у *Kepplerites* за субкосмоцерасовой, характеризуется исчезновением боковых бугорков, а несколько позже и внешних, исчезновением или только ослаблением внешнего уплощения, учащением ребер, причем на одно внутреннее ребро приходится от 3 до 9 (у разных видов по-разному) внешних ребер. «Рунциатная» стадия Неймайра (47) может рассматриваться, как первая подстадия кепплеритовой стадии—до момента исчезновения внешнего уплощения. «Макроцефалитовая» стадия того же автора тогда будет второй подстадией—после исчезновения внешнего уплощения, в связи с чем раковина *Kepplerites* принимает макроцефалитовый облик.

Космоцерасовая стадия, сменяющая субкосмоцерасовую у *Kosmoceras*, отличается наличием трех рядов бугорков, так как прибавляется ряд умбональных бугорков, четким внешним уплощением с перерывом ребер на внешней стороне. Умбональные бугорки появляются при диаметре раковины около 10 мм благодаря постепенному утолщению внутреннего ребра на умбональном краю. Боковые бугорки могут исчезать еще до начала конечной жилой камеры. Оборот преимущественно высоко-трапециевидный².

5. Стадия конечной жилой камеры как у *Kepplerites*, так и у *Kosmoceras* будет характеризоваться некоторым общим изменением признаков по сравнению с предшествующей стадией: отступанием спирали от нормального завивания и потому расширением умбо, наличием конечного устья. Как в пределах одного, так и другого рода по характеру конечной жилой камеры легко различаются две группы видов: первая—

¹ Диаметр раковины с конечным устьем.

² Космоцерасовая стадия в таком виде характерна для среднекембрийских видов этого рода. Верхнекембрийские могут терять умбональные бугорки и часто получают связность внешних ребер на внешнем краю.

формы мелкие, обладающие конечным устьем с ушками, скульптура и форма оборота почти не меняются с началом конечной жилой камеры (*Kepplerites aplanatus* Gzyl., *Kosm. gulielmii* Sow.); вторая—формы более крупные, устьевый край без ушек, раковина гладкая или почти гладкая, внешняя сторона и умбональный край округлые (*Kepplerites calloviensis* Sow., *Kosm. jason* Reiu).

Сопоставление онтогенеза скульптуры и формы раковины *Kepplerites* и *Kosmoceras* позволяет установить, что: 1) оба рода проходят почти совершенно тождественные первые три стадии; 2) *Kosmoceras* не проходит последней, кепплеритовой, стадии своего предка; 3) внешние обороты *Kosmoceras* (космоцерасовая стадия) сходны, но не тождественны с внутренними оборотами *Kepplerites* (субкосмоцерасовая стадия), так что в онтогенезе *Kepplerites* собственно нет «профетической фазы», признаки которой полностью совпадали бы с признаками взрослых оборотов *Kosmoceras*. Тем не менее космоцерасовая стадия в сущности есть субкосмоцерасовая стадия *Kepplerites* сохраняющаяся во взрослом состоянии у *Kosmoceras*. В космоцерасовой стадии сохраняются следующие признаки субкосмоцерасовой; внешнее уплощение, внешние и боковые бугорки, малая величина реберного отношения (отношение числа внешних ребер на обороте к числу внутренних ребер), наклон и изгиб ребер, относительно широкое умбо. Новые признаки космоцерасовой стадии, отсутствующие в субкосмоцерасовой: наличие умбональных бугорков, перерыв ребер на внешней стороне, более высокотрапецевидный, уплощенный оборот. Следует отметить, что первые две особенности возникли вследствие редукции некоторых скульптурных элементов субкосмоцерасовой стадии: перерыв ребер—благодаря редукции внешних ребер между внешними бугорками на сифонной стороне, боковые бугорки—не только и не столько благодаря утолщению внутренних ребер на умбональном краю, сколько благодаря ослаблению (понижению) внутренних ребер между умбональным краем и боковым бугорком.

Вывод напрашивается сам собой: *Kosmoceras* возник из *Kepplerites* вследствие задержки развития, вернее замедления скорости развития, отчего кепплеритовая стадия была утрачена во взрослом состоянии и сохраняется субкосмоцерасовая стадия, которая в связи с только что указанными новообразованиями превратилась в космоцерасовую. Такой способ эволюции, т. е. замедление развития, дающее филогенетический эффект, вслед за А. Грабау (38) и Шмидтом (50), может быть назван брадигенией.

Однако, такой вывод сделан пока лишь на основе сопоставления изменения в онтогенезе скульптуры и формы раковины. Следует отметить, что и заключения о «профетических фазах» делались и делаются исключительно на основе данных о развитии именно этих признаков. Поэтому чрезвычайно важно выяснить, как изменяются в онтогенезе и филогенезе другие признаки раковины и, в частности, спираль и такой важный признак, как лопастная линия.

По способу развития лопастной линии *Kosmoceratidae* относятся к обширной секции *Stephanoceratoidea* Wdkd. и имеют формулу лопастной линии $JU_1U_{III}(-S)U_{II}-L/E^1$, причем, как это характерно для всей секции, у *Kosmoceratidae* наблюдается гетерохрония в последовательности закладки умбональных лопастей: U_{III} сутуральная лопасть, находящаяся на шве

¹ В обозначении элементов лопастной линии я всецело следую генетической терминологии, построенной на основе гомологии, предложенной Р. Ведекиндом (63) и разработанной О. Шиндевольфом (51, 53). Мои исследования развития лопастной линии у *Kosmoceratidae* вполне подтвердили рациональность этой терминологии. Подробнее см. в работе «*Kepplerites* из келловей Мангышлака и вопросы эволюции *Kosmoceratidae*».

и потому сильно усложненная, закладывается уже в «первичной сuture» (вторая лопастная линия), а филогенетически более древняя U_1 появляется в онтогенезе позже, на 9—10 лопастной линии. Как у всех *Stephanoceroidea* на внешнем седле сильнее выражен и раньше закладывается дорзальный вырез (инцизион) β , на первом боковом седле по правилу симметрии, установленному А. Дитцом (32), сильнее выражен вентральный вырез α и т. д.

Ход развития лопастной линии на первых оборотах у обоих родов совершенно тождествен, так же как тождественны у них вышеописанные три первые стадии развития скульптуры и формы оборота. Родовые отличия лопастной линии *Kosmoceras* и *Kepplerites* выявляются лишь при сравнении более взрослых оборотов. Если отвлечься от видовых отличий, выступающих как в пределах одного, так и другого рода, то самым существенным в родовых отличиях является то, что лопастная линия у *Kosmoceras* значительно проще, чем у *Kepplerites*. Так, взрослая лопастная линия, например *Kosm. guilelmii* и *Kosm. castor* соответствует примерно лопастной линии *Keppl. calloviensis* при диаметре раковины в 10 мм. Лопастная линия у *Kosmoceras* едва вступает во второй порядок расчленения (зубцы и вырезы второго порядка), тогда как у взрослого *Kepplerites* мы наблюдаем лопастную линию, находящуюся в стадии третьего порядка расчленения. Кроме того, лопастная линия *Kosmoceras* обладает несколько иным соотношением своих элементов по размеру. В частности, у *Kosmoceras*, в отличие от *Kepplerites*, длиннее не сифонная лопасть (E), а первая боковая (L). Элементом лопастной линии *Kosmoceras* свойственна также известная несимметричность и общая растянутасть.

Уже Д. Н. Соболев (17) отметил, что простота лопастной линии *Kosmoceras* является результатом задержки развития. Сопоставление онтогенеза лопастной линии у *Kosmoceras* и *Kepplerites* подтверждает заключение, сделанное выше, о способе эволюции в ряду *Kepplerites—Kosmoceras*. У *Kosmoceras* лопастная линия, как и скульптура, вследствие замедления развития (брадигении) сохраняет на взрослых оборотах особенности, свойственные внутренним оборотам предка—*Kepplerites*.

Сопоставление спиралей у *Kosm. jason* Rein. и *Keppl. calloviensis* Sow., изученных по методу Наумана (45), дает следующие результаты: *Kepplerites* свойственна эндостенная триплоспираль, причем первая спираль с показателем завивания 2, вторая—2.32 и третья, внешняя—2.06; *Kosmoceras* (по данным Наумана для *Kosm. jason*) свойственна экзостенная диплоспираль, причем первая спираль с показателем завивания 2, вторая—2.5. Следовательно, первая спираль у обоих родов тождественна, вторая и в то же время последняя спираль *Kosmoceras* близка ко второй спирали *Kepplerites*, но указывает на более энергичное разворачивание у первого рода. Третья спираль у *Kepplerites* имеет показатель меньший, чем ей предшествующая, у *Kosmoceras* она отсутствует. Нетрудно видеть, что и эволюция спиралей в ряду *Kepplerites—Kosmoceras*, повидимому, шла тем же путем, что и другие признаки, т. е. путем брадигении. Спираль, свойственная взрослым оборотам *Kepplerites*, у *Kosmoceras* не развивается. У последнего сохраняется до взрослого состояния тип спиралей внутренних (средних) оборотов предка *Kepplerites* с изменением ее в сторону увеличения показателя завивания.

Таким образом, в ряду *Kepplerites—Kosmoceras* замедление развития (брадигения) захватывает целый комплекс признаков, вследствие чего *Kosmoceras* во взрослом состоянии имеет черты сходства с внутренними оборотами *Kepplerites* не только в скульптуре, обратившей внимание А. П. Павлова и других исследователей, но и в лопастной линии, и в типе спиралей. Но эволюция *Kosmoceras* из *Kepplerites* далеко не сводилась к пре-

стому выдвиганию признаков молодых оборотов *Kepplerites* на взрослые обороты и неизбежной при этом потере признаков его взрослых оборотов. Одновременно произошли изменения, затронувшие и скульптуру, и лопастную линию, и спираль, и, особенно, форму оборота. Брадигения является решающим способом эволюции *Kosmoceras* из *Kepplerites*, но она осложнена комбинацией с другими способами филэмбриогенеза и преимущественно с изменениями средних стадий развития (девиация).

То обстоятельство, что не только скульптура внутренних оборотов *Kepplerites*, но и другие признаки оказываются свойственными взрослым оборотам *Kosmoceras*, совершенно ясно свидетельствует о замедлении развития и лишает «проphetические фазы» того таинственного пророческого значения, которое им приписывалось. По взглядам Павлова, Соколова, Шиндewolfа, новый признак (в нашем случае скульптура) появляется на молодых оборотах у предка затем, чтобы у потомка, постепенно усиливаясь, захватить, «завоевать» и взрослые обороты. Соколов считал, что новый признак («вставная фаза»), появившись на средних оборотах, распространяется у потомков не только на взрослые обороты, но и на более молодые. Однако, исследования онтогенеза *Kepplerites* и *Kosmoceras* не подтверждают этого. Никакого смещения первично-бугорчатой и субкосмоцерасовой стадии (т. е. «проphetической фазы» в толковании Павлова или «вставной фазы» по Соколову) у *Kosmoceras* на более ранние обороты, чем у *Kepplerites*, не наблюдается. Следовательно, нет никаких явлений ускорения развития (смещение на более ранние обороты было бы ускорением развития), а есть только замедление развития, приводящее к сохранению у потомков во взрослом состоянии молодых стадий предка. Наличие у *Kepplerites* на молодых оборотах более простой лопастной линии, чем на взрослых оборотах, никак нельзя назвать «проphetической фазой», хотя у потомка *Kosmoceras* эта закономерно необходимая в онтогенезе *Kepplerites* стадия становится конечной, так же как нельзя считать «проphetической фазой» наличие в онтогенезе лягушки стадии головастика. Любая, переходящая в онтогенезе стадия может в случае выгоды сохранения ее до взрослого состояния стать признаком взрослого индивидуума. Значит любая онтогенетическая стадия может быть «проphetствующей».

Брадигения как один из способов эволюционных изменений и ее значение в эволюции *Kepplerites* и *Kosmoceras*

Брадигению нужно считать одним из способов эволюционных изменений. Она может быть поставлена наряду с филэмбриогенезами, установленными А. Н. Северцовым и другими исследователями. На мой взгляд все же более правильно говорить не о филэмбриогенезах, а о филонтогенезах, так как эволюционные изменения могут возникать в течение всего онтогенеза.

Итак, 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 превращение переходящей в онтогенезе предка стадии в признак взрослого организма. А. Н. Северцов (14) в одной из своих последних работ отметил, как особые модусы филэмбриогенеза, более раннюю и более позднюю закладку органов, подчеркнув этим самым эволюционное значение смещения во времени закладки органов. Но 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.

Брадикалия как филонтогенез тесно переплетается с явлениями гетерохроний и редукции органов. Конечно, нельзя взять на себя здесь задачу выяснения этих отношений, так же как и анализ разнообразных случаев «замедления», «задержки», «остановки» в развитии, обозначаемых в литературе большим количеством терминов, нередко понимаемых и употребляемых в разном смысле. Укажем здесь только на наиболее родственные понятия: «Неотения» [Кольман, Воас (28), Беер (25) и мн. другие]—сохранение личиночных признаков во взрослом состоянии. Применяется часто в широком смысле как обозначение для всех явлений замедления развития. «Ретардация» [Коп, Хайетт в ряде работ; Меннерт (42), Смит (56) и другие] и «онтогенетическая ретардация» (48), повидимому, идентичны с брадикалией в смысле Грабау и автора. «Фетализация» (29)—замедление развития органов и системы органов в онтогенезе человека, приводящее к сохранению у взрослого человека черт эмбриона обезьяны. «Пэдморфоз» (25)—прогрессивная неотенизация в ряду поколений одновременно с девинацией. Этот список можно значительно пополнить.

Исходя из представлений о природе действия гена, развиваемых Р. Гольдшмидтом (37), а у нас И. И. Шмальгаузенем (22), можно подойти и к толкованию генетического механизма процесса брадикалии. Гены не обладают строго специфическим действием. Они лишь регулируют процессы развития и особенно скорость развития. Малейшее уменьшение скорости развития одного органа влечет координированное изменение других органов. Д. Гексли (3) допускает возможность существования особых скоростных генов, регулирующих общий темп развития. По мнению Гексли, изменение такого гена может вызвать понижение скорости развития и недостижение его конечной стадии. Холден (39) на основании менделистического анализа классифицирует гены по времени их действия («гаметные», «зиготные», «личиночные» и т. д.), причем изменение времени действия гена может привести к смещению признака на молодые и более зрелые стадии развития.

Принимая брадикалию решающим способом эволюции от *Keplerites* к *Kosmoceras*, мы можем объяснить, как скульптура и другие признаки молодых оборотов *Keplerites* стали признаками взрослых оборотов *Kosmoceras*. Но мы не знаем, каково происхождение субкосмоцерасовой стадии в онтогенезе *Keplerites*. Представляет ли она рекапитуляционную стадию, унаследованную от предков, или же она является новообразованием, возникшим непосредственно на внутренних оборотах *Keplerites*. Каково бы, однако, не было происхождение субкосмоцерасовой, а также ей предшествующей первично-бугорчатой стадии в онтогенезе *Keplerites*, мы безусловно не можем согласиться с мнением Павлова, Шиндевольфа, Слата и других, что бугорки и внешнее уплощение на внутренних оборотах *Keplerites* появились только для того, чтобы пророчествовать о дальнейшей эволюции этой группы аммонитов.

С моей точки зрения, происхождение первично-бугорчатой и субкосмоцерасовой стадий в онтогенезе *Keplerites* может быть объяснено двояко. Во-первых, эти стадии могут быть рекапитуляционными, палингенетическими и, значит, унаследованными *Keplerites* от предков, у которых они могли сперва быть на взрослых оборотах. Доказать это пока нельзя, так как происхождение *Keplerites* не ясно. Нельзя указать того предка, от которого *Keplerites* унаследовал скульптуру и уплощение на своих внутренних оборотах. Правда, Неймайр (47) допускал возможность происхождения *Keplerites* и *Kosmoceras* от *Parkinsonia* и интересующие нас стадии

в онтогенезе *Keplerites* называл «паркинсониевой стадией». Две группы *Parkinsonia*, с которыми сближал Неймайр *Keplerites*, в настоящее время выделенные в особые роды *Garantiana* и *Strenoceras*, действительно имеют на взрослых оборотах боковые бугорки и сифонное уплощение или бороздку. Однако, современные исследователи отрицают происхождение *Keplerites* от этих родов, находя известные отличия и в скульптуре и в других признаках, а также указывая на стратиграфический разрыв между ними и *Keplerites*. Я не имел материала для исследования онтогенеза *Garantiana* и *Strenoceras* и поэтому не могу ни соглашаться, ни возражать. Спат (60) Бринкман (30) и другие авторы считают *Keplerites* одной из ветвей, вышедших из *Macrocephalitidae*, основываясь, главным образом, на том, что некоторые виды *Keplerites* во взрослом состоянии приобретают макроцефалитовый облик. Это очень хорошо согласуется с их представлениями о широком значении «протерогенеза» как способа эволюции. Макроцефалитовое происхождение *Keplerites* кажется мне все же очень сомнительным, так как ход развития скульптуры у *Keplerites* и *Macrocephalitidae* совершенно различен. У *Keplerites* первым по времени появления в онтогенезе элементом скульптуры являются боковые бугорки и из них возникают умбональные (внутренние) ребра; у *Macrocephalitidae* сразу появляются ребра, бугорков совсем нет, но бывает у некоторых форм утолщение умбональных ребер в поздних стадиях развития. Несмотря на то, что большинство исследователей принимает макроцефалитовое происхождение *Keplerites*, я все же допускаю возможность иного происхождения этого рода и того, что субкосмоцерасовая стадия является рекапитуляционной, тем более, что, как выше было указано, у ряда групп установлены рекапитуляции скульптуры. Следовательно, скульптура может эволюционировать такими способами, которые допускают рекапитуляцию. В таком случае превращение онтогенетической субкосмоцерасовой стадии *Keplerites* во взрослую стадию *Kosmoceras* было бы примером возможности частичной обратимости эволюции.

«Закон необратимости эволюции» Л. Долло возводится часто чуть ли не в какой-то метафизический принцип. У чрезмерных защитников этого закона эволюция превращается в прямолинейное развитие, без всяких зигзагов и отступлений, т. е. в сущности в ортогенез. Невозможность полной обратимости эволюции является следствием учения Дарвина. Истинным творцом «закона необратимости эволюции» нужно считать самого Дарвина, который сформулировал его в том виде, в каком его и нужно понимать. В «Происхождении видов» (4, стр. 541) он писал: «Вид раз исчезнувший никогда не появляется вновь». Определенный член (вид, род) генетического ряда, исчезнувший с лица земли, никогда не будет возрожден во всей его конкретности своими эволюционирующими потомками. Но это не значит, что отдельные черты этой вымершей формы, утраченные потомками во взрослом состоянии, не могут в ходе эволюции появиться у новых форм. «Возможность обратимости дается сохранением в онтогенезе особенностей предков» (П. П. Сушкин). Признаки взрослых предков, рекапитулируемые в онтогенезе потомков, могут быть выдвинуты из недр онтогенеза вследствие брадигении и могут стать снова признаками взрослых форм. Конечно, это выдвижение могло происходить не потому, что стареющая филогенетическая ветвь должна вследствие «цикличности развития» неизбежно вступить на путь «обратимости» (Д. Н. Соболев, Бейрлен), а потому, что сохранившиеся в онтогенезе признаки предков вновь оказались полезными для потомков.

Во-вторых, первично-бугорчатая и субкосмоцерасовая стадии в онтогенезе *Keplerites* могут быть ценогенетическими в том первоначальном

смысле, в котором употребил слово ценогенезы Э. Геккель. Под ценогенезами, по определению А. Н. Северцова (15, стр. 311), нужно понимать «такие эмбриональные или личиночные приспособления, которые развиваются в организме в течение онтогенеза, а затем исчезают, но которые непосредственно полезны развивающемуся организму».

Говоря о возможности ценогенетического происхождения рассматриваемых стадий, я, следовательно, допускаю, что боковые бугорки и внешнее уплощение на внутренних оборотах *Kepplerites*—новые признаки, приобретенные кепплеритами или их ближайшими предками непосредственно на внутренних оборотах как приспособление к особому образу жизни молодых форм. К сожалению, вследствие отсутствия данных о приуроченности отдельных видов аммонитов к определенным фациям, мы вообще мало что можем сказать об образе жизни аммонитов. Хотя некоторые попытки в этом направлении делаются (Максимова и Осипова—ИИИ АН СССР). Большинство авторов вслед за Динером (31) считает, что аммониты вели некто-планктонный образ жизни. Спат (57) предполагает, что образ жизни большинства аммонитов не отличался от образа жизни современного *Nautilus*. Однако, не мало исследователей допускает возможность более разнообразного образа жизни аммонитов и, в частности, бентонного для некоторых форм. Р. Дувилье (33) считает, что кепплериты, имея в большинстве крупные раковины с округленными оборотами, вели бентонный образ жизни, а их потомки космоцерасы с уплощенными раковинами были активно плавающими формами. Однако, если взрослые кепплериты и вели бентонный образ жизни, то этого нельзя сказать о молодых кепплеритах, находящихся в субкосмоцерасовой стадии развития. Боковые бугорки, которые мы наблюдаем в этой стадии, представляют лишь корни длинных тонких, хрупких известковых шипов, полых только в своем основании. Нередко эти шипы сохраняются и их можно наблюдать торчащими из умбо взрослых раковин. При бентонном образе жизни эти нежные образования не могли бы сохраниться. Они были бы обломаны. Повидимому, молодые кепплериты в отличие от взрослых вели планктонный или некто-планктонный образ жизни. Бугорки-шипы и были приспособлением к этому образу жизни, поскольку благодаря им увеличивалась поверхность раковины и облегчалось парение в воде. Но они, видимо, не препятствовали и активному плаванию. Таким образом можно думать, что скульптура первично-бугорчатой и субкосмоцерасовой стадий была приобретена кепплеритами как приспособление к планктонному образу жизни в молодом возрасте. Потомки кепплеритов—среднекекловейские космоцерасы, сохраняя с некоторыми изменениями субкосмоцерасовую стадию во взрослом состоянии, сохраняли, повидимому, и образ жизни молодых кепплеритов; вместе с утратой кепплеритовой стадии они теряли способность к бентонной жизни. У космоцерасов шипы также имелись на внешних и умбональных бугорках. Кроме того, для *Kosmoceras* характерна уплощенность раковины и уменьшение инволютивности. И то и другое нельзя иначе рассматривать, как результат прогрессивного приспособления к некто-планктонному образу жизни.

Итак, ценогенетические признаки *Kepplerites* вследствие полезности их путем брадигении могли стать признаками взрослых *Kosmoceras*.

Если бы мы на основании характера фаций, в которых встречаются кепплериты и космоцерасы, сопутствующей фауны и других фактов, характеризующих экологию, могли доказать, что молодые кепплериты, а также космоцерасы вели планктонный или некто-планктонный образ жизни, а взрослые кепплериты—бентонный, то все разговоры о «протерогенетическом», «пророческом» смысле субкосмоцерасовой стадии в онтогенезе *Kepplerites* были бы лишены всякого основания, так как сущность «проте-

рогенеза» как раз и состоит в том, что новый признак будто бы появляется скачкообразно на внутренних оборотах независимо от среды и образа жизни (преадаптивно), лишь «предваряя» особенности дальнейших потомков. С точки зрения последовательного дарвиниста, как возникновение субкосмоцерасовой стадии в онтогенезе *Keplerites*, так и ее сохранение у *Kosmoceras* должно было происходить постепенно под влиянием естественного отбора, вследствие приспособительного значения тех морфологических особенностей, которыми характеризуется эта стадия или в тесной коррелятивной связи с другими приспособлениями.

Суммируя изложенное, приходится пока признать, что первично-бугорчатая и субкосмоцерасовая стадии в онтогенезе *Keplerites* могут иметь и рекаптуляционное, и ценогенетическое происхождение, но не «профетическое» и «протерогенетическое».

Будучи или рекаптуляционной или ценогенетической, субкосмоцерасовая стадия в процессе эволюции от *Keplerites* к *Kosmoceras* была сохранена и изменена естественным отбором вследствие ее полезности, но не в знак осуществления пророчества. Можно сказать, что субкосмоцерасовая стадия, будучи приспособительной, стала «протерогенетической», но не наоборот, как думает Шпидевольф: сперва «протерогенез», а затем приспособление.

Из всех авторов, касавшихся рассматриваемой проблемы, на мой взгляд должны быть особо отмечены взгляды П. П. Сушкина (19). Правда, павловский ряд *Keplerites*—*Kosmoceras* он приводил как один из палеонтологических примеров, свидетельствующих о большом эволюционном значении изменений (новообразований) в ходе онтогенеза, а не только изменений конечных стадий развития, на основе изучения которых обычно устанавливаются палеонтологами филогенетические отношения. Но, с другой стороны, Сушкин указывал на возможность частичной обратимости эволюции путем задержки развития. Сушкин обратил также внимание на наличие вариаций, отличающихся по скорости онтогенеза, на которых мы ниже остановимся.

Вопрос о варьировании скорости онтогенеза у аммонитов представляет большой интерес и заслуживает специального изучения. Однако, варьирование скорости онтогенеза у изученных мною мангышлакских *Keplerites* стоит в тесной связи с тем способом эволюции, который рассматривается в этой статье. Варьирование скорости онтогенеза и наличие форм замедленно развивающихся среди *Keplerites calloviensis* Sow. дает опору изложенному выше представлению о значении замедления развития (брадигении) в эволюции от *Keplerites* к *Kosmoceras*.

Поставив своей задачей изучение варьирования признаков в онтогенезе, я производил учет мерных признаков раковины по определенным избранным стандартным диаметрам (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 10, 20, 30, 40 мм и т. д.). Полученные данные обрабатывались методами вариационной статистики для каждого избранного диаметра, т. е. для определенной возрастной стадии отдельно. В результате можно было видеть, что все мерные признаки раковины варьируют на всех стадиях онтогенеза не менее, чем у взрослых форм. Наиболее варьирующими признаками оказались ширина оборота (коэффициент варьирования от 5 до 7%) и число ребер на обороте (10%). Вместе с тем было обнаружено, что раковины *Kepl. calloviensis* Sow., обладающие, примерно, одинаковым конечным диаметром (диаметр, при котором имеется конечное устье), развиваются с разной скоростью. Одни, например, теряют боковые бугорки и другие признаки субкосмоцерасовой стадии в более раннем возрасте, т. е. при меньшем диаметре, другие при большем. Следовательно, имея, примерно, одинаковую скорость

роста, раковины обладают разной скоростью превращения, т. е. смены одной стадии другой, в частности, смены субкосмоцерасовой стадии кепплеритовой. При одном и том же диаметре одни раковины получили уже признаки кепплеритовой стадии, другие еще продолжают удерживать субкосмоцерасовую. Измеряя диаметр, при котором наступает то или иное изменение в онтогенезе (исчезновение боковых и внешних бугорков, равенство боковой высоты ширине оборота и т. д.) и обрабатывая данные методами вариационной статистики, я смог показать, что скорость онтогенеза, как и всякий другой признак, подвержена варьированию. Приведу для примера вариационный ряд для диаметра, при котором исчезают боковые бугорки.

Классы	Бугорки исчезают при диаметре (в мм)				
	10—15 1	15—20 2	20—25 3	25—30 4	30—35 5
Частота (P). . .	7	28	16	7	3

Число вариантов (n) = 61
 Среднее арифметическое ($M \pm m$) = 20.6 ± 0.6 мм
 Коэффициент варьирования ($V \pm m$) = 24.3 ± 2.2 %

При этом варьирование скорости онтогенеза не отражается на взрослом состоянии. Взрослые раковины будут все находиться в кепплеритовой стадии.

Необходимо уточнить, что, говоря о варьировании скорости онтогенеза, я имею в виду варьирование скорости качественных превращений в онтогенезе, а не скорости роста. Рост, конечно, неотъемлемый момент онтогенеза, но онтогенез не исчерпывается ростом и в онтогенезе он не главное. Ведущее в онтогенезе—за качественными превращениями. Эти качественные превращения, оказываясь, протекают разным темпом у разных особей при более или менее постоянной скорости роста. (В случае аммонитов, следовательно, при одинаковом числе оборотов, тождественном изменении внутренней высоты оборота и при мало отличающемся конечном диаметре раковины.) Говоря о возрасте раковины, я имею в виду диаметр ее. Диаметр раковины аммонита, конечно, не абсолютно точный критерий возраста, но при отсутствии других средств определения возраста и в том случае, когда исследуемая фауна происходит из одного и того же слоя, и есть, следовательно, уверенность, что раковины развивались в одних и тех же условиях,—это наиболее точный критерий. Даже о возрасте живых объектов, не имея иных средств, мы часто судим по их размерам. Тем более мы вправе это делать для спирально завитых раковин аммонитов, для которых диаметр будет далеко не случайным признаком.

Среди экземпляров *Keapl. calloviensis*, представленного в моей коллекции сотнями экземпляров, нетрудно отличить формы, замедленно развивающиеся, сохраняющие долго боковые и внешние бугорки, более широкое умбо, более широкий оборот, более редкие и грубые ребра, от форм, быстро развивающихся, рано вступающих в кепплеритовую стадию. Г. Шмидт (50), подметивший тоже явление на палеозойских аммонитах, называет медленно развивающиеся варианты брадиморфными формами, быстро развивающиеся—тахиморфными. Формы, развивающиеся со средней скоростью, наиболее часто встречаются—они будут нормальными.

Некоторые указания на варьирование скорости роста у аммонитов можно найти и у других исследователей, в частности, в работах Р. Дувилье.

Сильно брадиморфные и сильно тахиморфные формы как крайние отклонения, связанные переходами с нормальными формами, представляют, конечно, модификации—ненаследственные изменения. Но модификации могут иметь большое значение в эволюции (22). Отбору подвергаются не непосредственно генотипы (совокупность наследственных факторов), а конкретные организмы—фенотипы. Наибольшими шансами выжить будут обладать те фенотипы, которые обладают адаптивными модификациями. Постепенно адаптивные модификации в процессе «стабилизирующего отбора» (23) окажутся «замещенными» соответствующими по эффекту «генокопиями», т. е. наследственными изменениями. Таким образом эволюция пойдет в направлении адаптивной модификации. Если в определенных условиях брадиморфные формы окажутся более приспособленными—эволюция может пойти в направлении замедления развития. Но это уже будет не брадиморфия, а брадигения. Брадигенией мы, следовательно, называем замедление развития, приобретающее филогенетическое значение. Повидимому, таким образом шла эволюция от *Kepplerites* к *Kosmoceras*. Брадиморфные *Kepplerites* оказались более приспособленными, началось прогрессивное возрастание брадиморфни—брадигения, развились формы, утратившие кепплеритовую стадию онтогенеза предков (т. е. возникли космоцерасы).

Явление варьирования скорости онтогенеза представляет интерес и в другом отношении. Оно дает нам возможность ближе разобраться в природе варьирования раковин аммонитов. Варьирование раковин аммонитов, не достигших взрослого состояния, складывается по меньшей мере из двух разных процессов: собственно варьирования и варьирования скорости онтогенеза. Уклонение данной раковины определенного диаметра в каком-либо признаке может быть связано или с собственно вариацией—тогда отличие в этом признаке будет заметно уже на самых ранних оборотах и сохранится в той или иной мере во взрослом состоянии, или с вариацией скорости онтогенеза—тогда это уклонение носит временный характер и обуславливается тем, что форма удерживает при данном диаметре признак уже пройденный (брадиморфия) или, наоборот, уже получила признак еще не достигнутый (тахиморфия) нормальной (средней) формой, что не сказывается во взрослом состоянии,

Заключение

В заключение хочется высказать несколько общих соображений, которые возникают при размышлении над описанным способом эволюции аммонитов.

Чем больше мы углубляемся в познание эволюции органического мира, тем более убеждаемся, что органическая эволюция—сложный многообразный процесс. Эволюция много сложнее, многостороннее, чем мы ее представляли. Эволюция не прямолинейна. Она не следует какому-то определенному универсальному принципу (пути); противоположные направления (процессы) в эволюции неизбежны. Противоречие—источник всякого развития. Мы наблюдаем не только морфологический прогресс, но и регресс (всякий прогресс есть в то же время и регресс), не только усложнение, но и упрощение, не только новообразование, но и частичный возврат старых признаков, не только ускорение развития (сдвигаия), но и замедление развития (выдвигание), не только процветание, но и вымирание (процветание через вымирание).

Эволюция не заботится о будущем. Всесильный естественный отбор сохраняет и накапливает всякие изменения, лишь бы они обеспечивали приспособленность, давали преимущество в борьбе за жизнь в данный момент. Он направляет изменение форм по самым разнообразным путям, используя всякие возможности. Перед лицом естественного отбора любые изменения, какими бы средствами они не были достигнуты, равноценны, если они обеспечивают биологический прогресс.

Закономерность в эволюции аммонитов, открытая А. П. Павловым и другими исследователями, не стоит в противоречии с «основным биогенетическим законом» Мюллера—Геккеля, как законом исторической взаимозависимости между онтогенезом и филогенезом—этой наиболее общей закономерности, свойственной органическому миру. «Профетические фазы»—лишь неудачное обозначение для фактов, для одного из способов филогенетических изменений. И если у некоторых исследователей рассматриваемое явление получило идеалистическое толкование, то дело ученых, прочно стоящих на почве дарвинизма, располагающих таким могучим орудием познания, как диалектический материализм, раскрыть их сущность и дать им материалистическое объяснение.

ЛИТЕРАТУРА

1. Берг Л. С. Номогенез. Тр. Географ. ин-та, т. I, 1922.
2. Бодылевский В. И. Развитие *Cadoceras elatmae* Nik. Ежег. Русск. палеонт. о-ва. т. V, ч. I, 1926.
3. Гексли Д. Естественный отбор и эволюционный прогресс. Nature, v. CXXXVIII, 1936; Успехи совр. биол., т. XII, в. I, 1937.
4. Дарвин Ч. Происхождение видов. Собр. соч., т. 3, 1939.
5. Ежиков И. И. Соотношение онтогенеза и филогенеза. Успехи совр. биол., т. XI, в. 2, 1939.
6. Житков Б. М. Возрастная изменчивость и эволюция, М., 1920.
7. Карпинский А. П. Об аммонитах артинского яруса. Зап. АН, т. XXV, № 2, 1889.
8. Козо-Полянский Б. М. Последнее слово антидарвинизма. Краснодар, 1923.
9. Никитин С. Н. Общая геологическая карта России, лист 71, Кострома. Тр. Геолкома, т. II, № 1, 1885.
10. Павлов А. П. Нижневожжская юра. Зап. Минерал. о-ва, ч. XIX, 1883.
11. Павлов А. П. Аммониты зоны *Aspidoceras acanthicum* Восточной России. Тр. Геолкома, т. II, № 3, 1886.
12. Руженцев В. Е. Значение онтогенеза для естественной систематики аммонитов. Изв. АН, сер. биол., 1939.
13. Северцов А. Н. Этюды по теории эволюции. Берлин, 1921.
14. Северцов А. Н. Модусы филэмбриогенеза. Зоол. журн., т. 14, 1935.
15. Северцов А. П. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л., 1939.
16. Смородина (Молчанова) Н. О генетических взаимоотношениях аммонитов сем. *Cardioceratidae*. Изв. ассоц. научно-иссл. институтов, I МГУ, т. I, в. 1—2, 1922.
17. Соколов Д. Начала исторической биогенетики. Госиздат Украины, 1924.
18. Соколов Д. Н. К аммонитовой фауне печорской юры. Тр. Геолкома, нов. сер., вып. 76, 1912.
19. Сушкин П. Обратим ли процесс эволюции? «Новые идеи в биологии», № 8, 1915.
20. Холдэн Д. Б. С. Факторы эволюции, 1935.
21. Цитович К. А. О некоторых келловейских аммонитах Крыма и Мангышлака. Ежег. геол. и мин. России, т. XIV, в. 7—8, 1912.
22. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.—Л., 1938.
23. Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.—Л., 1939.

24. Яковлев Н. П. О явлениях ценогении в палеонтологии. Изв. Геолкома т. XX, 1901.
25. Beer G. R. de. Embryology and Evolution. Oxford, 1930.
26. Berg L. Nomogenesis. Constabl and Co, London, 1926.
27. Beurlen K. Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre. Jena, 1937.
28. Boas E. Ueber Neotenie. Festschr. für Carl Gegenbaur, 1896.
29. Bolk L. Das Problem des Menschenwerdung. Jena, 1926.
30. Brinkmann R. Monographie der Gattung *Kosmoceras*. Abh. d. Ges. d. Wissen. zu Gottingen. Math.-Phis. Kl. N. F., Bd. XIII, 4, 1929.
31. Diener C. Lebensweise und Verbreitung der Ammoniten. N. Jahrb. f. Min. etc., Bd. II, H. 2, 1912.
32. Dietz A. Ueber bipolar Lobenzerschlitung einiger Liasammoniten. Centralbl. f. Min. etc., 1916.
33. Douvillé R. Études sur les Cosmocératides des collections de l'école nationale Supérieure des Mines. Mémoires pour servir à l'explication de la carte géologique détaillée de la France, Paris, 1915.
34. Franz V. Ontogenie und Phylogenie. Abh. Theorie der Org. Entw., H. 3, 1927.
35. Garstang W. The Theory of Recapitulation: a critical Re-Statement of the Biogenetic Law. J. Zinn. Soc., Zool., v. XXXV, London, 1922.
36. George T. N. The ontogeny of certain arietidan oxycones. Geol. Mag., 67, 1930.
37. Goldschmidt R. Physiologische Theorie der Vererbung. Berlin, 1927.
38. Grabau A. W. Palaeontology and ortogeny. Pal. Record, 1910.
39. Holdane J. B. C. The time of action of genes, and its bearing on some evolutionary problems. Americ. Naturalist, v. 66, N 702, 1932.
40. Jaekel O. Ueber verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. Verh. V Int. Zool. Congr. 1901.
41. Mazenot G. Les *Palaeohoplitidae* tithoniques et berriassiques du Sud-Est de la France. Mem. Soc. Geol. d. France, 18, N S; Mem. No. 41.
42. Mennert E. Biomechanik. Jena, 1898.
43. Model R. und Model E. Die Lamberti-Schichten von Trockau in Oberfranken nebst einem Anhang: Castor-Pollux-Zone und Obductus-Lager. Jb. Preuss. Geol. Landesanst., 58, 1938.
44. Naef A. Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. Jena, 1917.
45. Nauman. Ueber die Spiralen der Conchylienen. Leipzig, 1846.
46. Neumayr M. Die Fauna der Schichten mit *Aspidoceras acanthicum*. Abhandl. K. K. geol. Reichsanst., Bd. V, H. 6, 1873.
47. Neumayr M. und Uhlig V. Ueber die von H. Abich im Kaukasus gesammelten Grafossillien. Denkschr. d. Akad. d. Wissensch. Math.-Nat. Kl., Bd 59, H. I, Wien, 1892.
48. Osborn H. F. The Tithanotheres of ancient Wyoming, Dakota and Nebraska. US Geol. Surv. Monogr., 55, 2 v., 1929.
49. Pavlov A. P. Le cretacé inférieur de la Russie et sa faune. Mem. de la Soc. des Natur. de Moscou, t. XVI, 1901.
50. Schmidt H. Neotenie und beschleunigte Entwicklung bei Ammoneen. Palaeont. Zeitschr., Bd. VII, H. 3, 1925.
51. Schindewolf O. H. Ueber die Ausgestaltung der Lobenlinie bei den *Neammonoidea* Wdkd. Centralbl. f. Min. etc., 1923.
52. Schindewolf O. H. Entwurf einer Sistematik der Perisphincten. N. Jahrb. f. Min. et., 52 Beilage—Band, Abt. B, 1925. }
53. Schindewolf O. H. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammoneenlobenlinie. Abh. der Preuss. Geol. Landesanstalt, N. F., H. 115, 1929.
54. Schindewolf O. H. Palaontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Berlin, 1936.
55. Sewertzoff A. N. Ueber die Beziehungen zwischen der Ontogenese und der Phylogenese der Tiere. Jonaische Z. Naturw., 63 (N. F.), 1927.
56. Smith S. P. The Development and Phylogeny of *Placentoceras*. Calif. Acad. Sci. Proc. Geology, v. I. No 7, 1900.
57. Späth L. F. Notes on Ammonites. Geol. Mag., No 655, 1919.
58. Späth L. F. The Ammonites of the Blue Lias. Proc. Geol. Ass., v. XXXV, P. 3, London, 1924.
59. Späth L. F. Notes on Yorkshire Ammonites. Pts. I—X. Naturalist, 1925—26.
60. Späth L. F. The invertebrate faunas of the batonian—callovian deposits of Jamesonland (Greenland). Meddelelser om crøstland udgvine of Kommissionen for videnskabelige undersøgelses i Grøstland, Bd. 87, No 7, København, 1932.

61. S p a t h L. F. A catalogue of the Ammonites of the liassic family *Liparoceratidae* in the British Museum (Natural History). London, 1938.
62. T r u e m a n A. E. The evolution of the *Liparoceratidae*. Quart. Journ. Geol. Soc., 74, 1919.
63. W e d e k i n d R. Ueber Lobus, Suturallobus und Inzision. Centralbl. f. Min. etc. 1916.
64. W ü r t e n b e r g e r L. Studien über die Stammes-Geschichte der Ammoniten. Leipzig, 1887.

A propos de la phase soit-disant «prophétique» dans l'évolution des *Kosmoceratidae*

A. N. Ivanow

Résumé

Le professeur A. P. Pavlow a découvert et signalé en 1901 un phénomène intéressant dans l'évolution de certaines lignes génétiques d'ammonites, notamment la ressemblance des jeunes tours des formes ancestrales et des tours adultes de leurs descendants. Ce phénomène a reçu de lui le nom de «phase prophétique».

Les phases prophétiques selon la conception de Pavlow et surtout de L. S. Berg (1) sont le résultat de «l'accélération phylogénétique». Les nouveaux traits d'organisation de ces formes apparaissent d'abord sur les jeunes tours et se propagent ensuite chez leurs descendants sur les tours adultes.

La question des phases prophétiques a été largement discutée dans la littérature russe. N. N. Yakovlew (24), D. N. Sokolow (18), P. P. Souhkin (19), B. M. Jytkow (6), N. Smorodina (16), D. N. Sobolew (17) et d'autres en ont parlé dans leurs ouvrages.

Plus tard cette question a fixé l'attention des paléontologistes de l'Europe occidentale. A l'époque actuelle L. Spath et O. Schindewolf attachent une grande importance à cette voie d'évolution des ammonites, qui a reçu de la part de Schindewolf le nom de «mode protéro-génétique» par opposition au «mode palingénétique».

Un savant matérialiste et darwiniste ne peut pas accepter la théorie de la «proterogénèse» de Schindewolf. L'auteur de cet article a entrepris une étude approfondie des l'ontogénèse des représentants des genres *Kepplerites* et *Kosmoceras* (membres de la ligne protéro-génétique classique) dans le but d'éclairer cette question. Cette étude lui a permis de faire les déductions suivantes.

1. Nous observons dans l'ontogénèse des *Kepplerites* et dans celle des *Kosmoceras* du Callovien moyen trois phases presque identiques: la phase de la conque unie, la phase primotuberculeuse et la phase subkosmocératique.

Dans le développement ontogénétique des *Kepplerites* c'est la phase keppleritique qui suit la phase subkosmocératique, tandis que dans le développement des *Kosmoceras* c'est la phase kosmocératique qui vient après la phase subkosmocératique.

2. La phase kosmocératique n'est pour ainsi dire que la phase subkosmocératique conservée à l'état adulte, mais ayant subi quelques modifications: l'apparition des tubercules ombilicaux, l'interruption des côtes sur les flancs extérieurs, l'applatissage du tour.

3. Les *Kosmoceras* du Callovien moyen descendent des *Kepplerites* par suite de développement bradygénétique que (Grabau). La bradygénèse est un mode

particulier de phylogénie ou mieux vaut dire de phylontogénie. C'est pourquoi la phase keppleritique n'est pas atteinte par ces formes. La bradygénie dans ce cas la est compliquée par une combinaison avec la déviation (Sewertzoff).

4. Au cours de l'évolution de *Kepplerites* vers *Kosmoceras* ce n'est pas la sculpture seule qui subit l'effet de la bradygénie, mais tout un ensemble de traits d'organisation (la suture, la forme de la spirale etc.)

5. Les phases primotuberculeuse et subkosmocératique, observées dans l'ontogénèse de *Kepplerites* (la phase «parkinsonienne» de Neumayr) peuvent avoir une provenance coenogénétique et peuvent être envisagées comme des phénomènes de recapitulation.

Les tubercules allongés en forme d'épines qui caractérisent cette phase, représentent évidemment une adaptation au genre de vie néctoplanctonique des jeunes formes.

6. La persistance de la phase subkosmocératique et du genre de vie néctoplanctonique chez les formes adultes du genre *Kosmoceras* peut être expliquée par la sélection, et la valeur adaptative de cette phase.

7. Le rôle décisif de la bradygénie comme mode d'évolution de *Kepplerites* vers *Kosmoceras* est confirmé par les observations de l'auteur qui avait à sa disposition un grand nombre de spécimens de *Kepplerites*.

Il a pu constater de grandes variations de vitesse dans le développement ontogénétique de *Kepplerites calloviensis* Sow. Les formes bradymorphiques de *Kepplerites calloviensis* qui se développent lentement gardent longtemps la phase subkosmocératique. La bradymorphie étant une modification adaptative a pu se transformer en bradygénie.