

УДК 574.8: 594

ГОМЕОМОРФИЯ: СУТЬ ЯВЛЕНИЯ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНЕТИКИ (НА ПРИМЕРЕ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ) *

В. В. Анистратенко

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, 252601 Киев-30, ГСП, Украина.

Получено 23 октября 1997

Гомеоморфия: суть явления и его значение для систематики и филогенетики (на примере брюхоногих моллюсков). Анистратенко В. В. — Явление гомеоморфии рассматривается как результат конвергентного или параллельного развития морфологически сходных форм из систематически необязательно родственных групп. Обсуждаются содержание термина, толкования его различными авторами и связь с понятиями конвергенция, параллелизм и дивергенция. Приводятся примеры, показывающие, что данное явление — одна из основных объективных причин серьезных затруднений как в систематике, так и в филогенетических реконструкциях конкретных групп. Широкое распространение гомеоморфии объясняется многократным и независимым формированием и последующим "тиражированием" оптимального для данных условий развития шаблонов формы и размеров организмов. Предложено объяснение причины многочисленности гомеоморф в пределах некоторых групп животных, которое сформулировано как *принцип процветания "средних"*: на всех этапах эволюции крупных таксонов процветают средние по уровню организации группы их форм.

Ключевые слова: Mollusca, Gastropoda, гомеоморфия, конвергенция, параллелизм, дивергенция, развитие, сходство, родство, систематика, филогения, эволюция, палеонтология.

Homeomorphy: the essence of phenomena and its significance for systematics and phylogeny (Gastropods as a model). Anistratenko V. V. — Homeomorphy is considered a result of convergent or parallel development of morphological similarity in organisms which are not closely related. The essence of term "homeomorphy", its interpretations by different authors and relations with the terms "convergence", "parallelism" and "divergence" are discussed. Particular examples showing the great confusing role of homeomorphy both in systematics and phylogenetical reconstructions are given. Wide prevalence of homeomorphy is explained by multiple and independent development of optimal patterns of shape and size in organisms with subsequent "printing" of these patterns. Explanation of the reason of numerous homeomorphies within some groups of animals is proposed. This explanation is formulated as a *Principle of prosperity of the ordinary*: during all stages of evolution of large taxons ordinary groups of their forms were more successful.

Key words: Mollusks, Gastropoda, homeomorphy, convergence, parallelism, divergence, development, similarity, relationship, systematics, phylogeny, evolution, palaeontology.

...очень сходные по внешнему виду раковины нередко появляются у форм, далеко не близких между собой.

А. Борисяк
"Курсь палеонтології" 1905, с. 207.

Термины и их определения. Связь гомеоморфии с сопряженными понятиями (конвергенция, параллелизм, дивергенция). Одной из непростых задач, которые приходится решать систематику, является выяснение причин расхождения (подчас весьма резкого) взглядов различных исследователей на видовое разнообра-

* Автор искренне признателен коллегам А. Н. Пиндрусу и проф. В. И. Монченко за участие в обсуждении данной работы, что помогло более четко сформулировать ее основные положения.

зие и классификацию тех или иных таксономических групп. Многочисленность случаев объединения под одним видовым названием двух и более видов, отнесения к одному роду форм, принадлежащих к разным родам, семействам и даже отрядам моллюсков (Анистратенко, 1990), вынуждает нас обсудить эту проблему более подробно. Следует признать, что расхождение во взглядах на самостоятельность или конспецифичность многих номинальных видов животных лишь отчасти базируется на исследовательской "субъективности". Последнюю следует понимать как различную оценку таксономического значения особей, уклоняющихся от "типичного" облика вида вследствие ненулевой изменчивости. Значительную роль в этом мы должны отвести широко распространенному (особенно среди беспозвоночных, имеющих наружный скелет — брахиопод, моллюсков, членистоногих и других групп) явлению конвергентного сходства форм, не связанных непосредственным родством, т. е. схождения, сформировавшегося на основе независимого развития приспособлений к сходным условиям обитания.

Для такого явления давно существует термин "гомеоморфия", предложенный английским палеонтологом С. Бакменом для обозначения близкого внешнего сходства юрских брахиопод (Buckman, 1895). С тех пор термин довольно широко употребляется, преимущественно в палеонтологической литературе (Cloud, 1941, 1948; Шиманский, 1958, 1961; Ager, 1963; Lehmann, 1964; Cooper, 1972; Рауп, Стэнли, 1974; Багдасарян, 1975; Ильина и др., 1976; Невеская и др., 1986 и др.), применительно и к другим группам организмов. Однако общепринятого и однозначного толкования понятия "гомеоморфия" и сопряженных с ним понятий (конвергенция, дивергенция, параллелизм) не существует до сих пор, хотя необходимость этого очевидна. Как очевидна и необходимость подробного обсуждения связанного с этим явлением комплекса семантических и терминологических сложностей (Афанасьева, 1977, 1978; Амитров, 1978; Анистратенко, 1990).

Разберем вначале вопросы о содержании понятия, обозначаемого термином "гомеоморфия", и его связи с сопряженными понятиями и терминами.

Многочисленные определения гомеоморфии различными авторами довольно подробно обсуждает Г. А. Афанасьева (1977). Приведем некоторые из них, заимствованные у этого автора.

"Гомеоморфия — явление общего внешнего сходства, но различия в частных структурных деталях. Г. может встречаться в пределах или между таксономическими границами какого-либо отряда" (Cloud, 1941, с. 899).

"Гомеоморфия — сходство, иногда очень значительное, форм, принадлежащих одной группе организмов, но не связанных друг с другом непосредственно" (Шиманский, 1961, с. 119).

Гомеоморфия трактуется как сходство, сформировавшееся в результате либо конвергентной, либо параллельной эволюции (George, 1962).

Гомеоморфия — явление, при котором "одинаковые морфологические типы появляются снова и снова в различных стволах и, по-видимому, предполагают подобный образ жизни" (Ager, 1963, с. 48).

"Гомеоморфия — подобие по форме гомологичных органов; они могут быть изохронными или гетерохронными" (Lehmann, 1964, с. 138).

"Гомеоморфия — сходство организмов близких филогенетических ветвей, возникшее в результате параллельного развития в более или менее общих условиях обитания" (Коробков, 1966, с. 24).

"Гомеоморфия или конвергенция внешней формы" (Cooper, 1972, с. 1).

Легко видеть, что определение У. Лемана подразумевает обязательное происхождение групп, где обнаруживается гомеоморфия, от общего предка, а в определении Дж. Купера понятия "гомеоморфия" и "конвергенция" просто ото-

ждествляются; что означает возможность толкования в качестве гомеоморфных структур, сходных у неродственных организмов.

В работе Д. Раупа и С. Стэнли "Основы палеонтологии" (1974) находим: "В ходе эволюции между двумя неродственными группами, ведущими сходный образ жизни, может возникнуть морфологическое сходство. Это явление называется *адаптивной конвергенцией*; сходные таксоны называются *гомеоморфами*. Некоторые биологи называют гомеоморфами два вида, представители которых неразличимы для неопытного наблюдателя. Но палеонтологи, как правило, используют этот термин просто для обозначения очень схожих между собой видов. Гомеоморфия иногда возникает в результате так называемой *параллельной эволюции* (или *параллелизма*), при которой две близкородственные группы с небольшими морфологическими различиями подвергаются с течением времени сходным эволюционным изменениям" (Рауп, Стэнли, 1974, с. 292).

В итоге спектр характеристик, определяющих гомеоморфию, получается весьма широким и в большой степени неопределенным. При этом ни одно из приведенных выше определений нельзя принять в их неизменной форме из-за неполноты и (или) серьезных противоречий, так же нелепо предлагать в качестве операционального определения некую среднюю сумму из различных трактовок понятия.

Безусловно, основная причина такого разночтения заключается в том, что С. Бакмен не дал четкого и однозначного определения предложенного им термина, и понимание "гомеоморфии" последующими исследователями складывалось интуитивно-произвольно. Тем не менее, можно попытаться на основе реконструкции авторского (принадлежащего Бакмену) понимания термина, с учетом современного состояния теоретических представлений в биологии, сформулировать определение термина "гомеоморфия" — как это сделала Г. А. Афанасьева (1977), а также обсудить значение и причины появления гомеоморф. Согласно Г. А. Афанасьевой (1977, 1978), из анализа авторского толкования данного термина следует, во-первых, что понятие "гомеоморфия" **не отражает процесс**, результатом которого является сходство, а **только фиксирует само наличие сходства** (результат); во-вторых, **степень родства** (по С. Бакмену) **не играет роли** при выявлении гомеоморфии. Добавлю, что С. Бакмен не оговаривает специально сходство условий обитания, как необходимый залог формирования гомеоморфии. Подводя итог в обсуждении термина, Г. А. Афанасьева (1977, с. 120) формулирует реконструированное определение "гомеоморфии" по С. Бакмену: "общее внешнее сходство (при различии в деталях) форм, не принадлежащих одному виду одного и того же рода, существующих одновременно (изохронная гомеоморфия) или в разное время (гетерохронная гомеоморфия)". Затем, ссылаясь на существенные изменения, произошедшие в систематике брахиопод за истекшее время, Г. А. Афанасьева предлагает современную модификацию определения: "...общее внешнее сходство (при различии во внутреннем строении и деталях наружного строения) форм, не принадлежащих одному и тому же таксону в пределах класса..." (там же, с. 121). Характерно, что модификация состоит в предложении принять *класс* в качестве наиболее крупного таксона, внутри которого развито явление гомеоморфии. Очевидно, что и в этом случае степень родства остается тем же камнем преткновения, что и в других определениях, кроме Бакменова, где степень родства не играет роли (см. выше). Следовательно, принять такое определение тоже затруднительно.

Итак, из авторского толкования "гомеоморфии", а также из определения Г. А. Афанасьевой, видно: гомеоморфия — **результат** (явление, эффект) некоего **процесса** формирования внешнего сходства у представителей даже неродственных групп. Между тем для такого **процесса** (в результате которого по-

являются гомеоморфы) существует название, предложенное Ч. Дарвином — *конвергенция*.

Конвергенция в Дарвиновском толковании — это "...близкое сходство строения в изменившихся потомках очень далеко отстоящих одна от другой форм. Форма кристаллов определяется исключительно игрой молекулярных сил, и потому неудивительно, если несходные вещества принимают иногда сходные формы." (Дарвин, 1952, с. 172). Не случайно многими исследователями (см., например, определение Дж. Купера — Соорег, 1972) гомеоморфия и конвергенция просто отождествляются. Конечно, неслучайность такого отождествления не делает его правомерным, поскольку вполне очевидно, что процесс (в данном случае — конвергенция) и его результат (гомеоморфия) — отнюдь не одно и то же, и должны обозначаться разными терминами. Вообще, представляется в принципе неправомерным отождествление, в том числе терминологическая омонимизация, любого процесса и его результата.

Если признать, что процессом, в результате которого появляются гомеоморфы, является **конвергенция**, автоматически будет необходимо снять всякие таксономические ограничения с области применения термина "гомеоморфия". Из того, что процесс конвергентного развития сходства (конвергенция) не имеет и в принципе не может иметь каких-либо таксономических пределов, следует то же самое для результата данного процесса.

Гомеоморфами, как представляется, можно именовать сходные по облику формы, возникшие в результате не только конвергенции. "Истинный параллелизм обусловлен реакцией организмов с общей наследственностью на сходные давления отбора. В случаях, когда нет общей наследственности, эволюционный параллелизм правильнее называть конвергенцией" (Майр, 1974, с. 403). Анализ многих других определений и примеров параллелизма (в том числе Дарвиновских) показывает, что формирование внешнего сходства на основе "кровного" родства *по результату* невозможно отделить от такового при конвергентном формировании сходства. Поэтому результаты **параллельного** развития (при условии, конечно, формирования более или менее выраженного сходства) вполне резонно также именовать гомеоморфиями.

Кстати, термин "гомеоморфия" применяется также "...для обозначения крайних степеней независимо приобретенного сходства отдельных негомологичных структур организма" (Палеонтологический словарь, 1965, с. 92).

Итак, поскольку в определении гомеоморфии степень родства не имеет значения (по Бакмену) и, поскольку гомеоморфию вполне правомерно рассматривать как результат конвергентного или параллельного формирования внешнего сходства (облика), можно предложить следующее определение:

Гомеоморфия — результат конвергентного или параллельного развития или усиления внешнего сходства (облика) у представителей необязательно родственных таксонов.

В такой формулировке определение гомеоморфии: 1) не противоречит авторскому пониманию термина; 2) позволяет четко отделить внешнее сходство от процессов, приведших к его формированию; 3) подчеркивая необязательность родства, охватывает как "конвергенции", так и "параллелизмы"; 4) не ограничивает гомеоморфию рамками каких-либо таксонов; 5) не оговаривая причины формирования внешнего сходства (например, сходных условий обитания и т. п.), позволяет считать гомеоморфными сходные по облику организмы из разных экологических групп.

О. В. Амитров (1978) справедливо рассматривает гомеоморфию как частный случай конвергентного сходства. Это вполне понятно, поскольку гомеоморфия обозначает только **внешнее** сходство. Имеется множество примеров конвергентно возникшего (или сохранившегося при параллельном развитии) сходства

в анатомических, тканевых, физиологических, биохимических и других признаках (Воробьева, 1980, 1985; Иорданский, 1982; Рыжиков, Ошмарин, 1985; Татаринов, 1985; Иванов, 1988; Иванов, Старобогатов, 1990; Старобогатов, 1990 и др.). Именовывать эти случаи сходства гомеоморфиями, конечно, нет оснований. Очень вероятно, что для данного явления со временем потребуется ввести особый термин, от "навязывания" которого пока следует воздержаться. Замечу только, что для части подобных случаев (а именно — для явления вторичного усиления сходства гомологичных *органов* в результате параллельной эволюции), давно существует особый термин — "**гомойология**" (предложен Л. Платэ в 1922 г.).

В то же время "гомеоморфию", как показано, не следует ограничивать обозначением внешнего сходства, возникшего конвергентно, а использовать также для обозначения сходства, возникшего параллельно. Гомеоморфиями вполне могут быть названы также и результаты формирования сходства на основе гомоплазии — вторичной гомологии или сходства по признакам, отсутствовавшим у общих предков. Гомоплазия возникает в процессе параллельной эволюции как независимое проявление комплекса свойств, унаследованных от общих предков каждым из независимых потомков (Палеонтология..., 1995, с. 66).

"Конец достигается один и тот же, но пути его достижения, хотя по внешнему виду и кажутся теми же самыми, существенно различны. Принцип, ранее указанный под названием *аналогичных изменений*, вероятно, часто проявляется в этих случаях, т. е. члены одного и того же класса, хотя и связанные только отдаленным родством, унаследовали так много общего в своем строении, что способны под влиянием сходных причин и изменяться сходным образом; а это, очевидно, способствует приобретению путем естественного отбора частей или органов, весьма похожих друг на друга, независимо от прямой унаследованности от общего предка" (Дарвин, 1952, с. 404).

Явлением, противоположным конвергенции, считается дивергенция (или расхождение признаков), трактуемая Ч. Дарвином как "...возникновение все более *разнообразных* (курсив мой — В. А.) существ в потомствах от общей родоначальной формы" (Дарвин, 1952, с. 162). Более широкое понимание — возникновение и усиление различий (уменьшение сходства) между таксонами в процессе эволюции, позволяет толковать расхождение таксонов от общего предка, как частный случай дивергенции (Амитров, 1978). Надо признать, что для **результата** процесса дивергенции, а именно — усиления различий (или, что то же самое — уменьшения сходства) между таксонами, происходящими от общего предка, пока нет отдельного термина, "симметричного" (однопланового и противоположного) термину "гомеоморфия". Конечно, нужда в таком термине не бесспорна, однако в ряде случаев, видимо, будет удобно обозначать охарактеризованный выше результат **дивергентного развития внешних отличий у представителей обязательно родственных таксонов "гетероморфией"** или "**дивергоморфией**".

Значение гомеоморфии для конкретных систематических ревизий. Вопрос о значении гомеоморфии (как бы ее не называли) при конкретных попытках систематических ревизий и филогенетических реконструкций был актуальным всегда.

Ч. Дарвин подчеркивал, что имеется "...важное различие между действительным сходством (обусловленным близким "кровным" родством — В. А.) и сходством аналогичным или обусловленным приспособляемостью" (Дарвин, 1952, с. 403). И далее: "При воззрении, что действительное значение признаков для классификации измеряется тем, насколько они указывают на происхождение, можно легко понять, почему аналогичные признаки или особенности при-

способления, будучи весьма важными для благоденствия живых существ, почти не имеют значения в глазах систематика. Животные, принадлежащие к двум весьма различным линиям происхождения, могут приспособиться к сходным условиям и потому приобрести большое внешнее сходство, но *такого рода сходство не указывает на кровное родство, а скорее скрывает его*" (курсив мой — В. А.) (там же, с. 403).

Однозначно путающее значение гомеоморфии особенно отчетливо при построении системы и филогении, когда исследователь привлекает палеонтологический материал, исходно ограниченный внешней морфологией (раковины, отпечатки, следы и т. п.) организмов.

Случаи гомеоморфии среди ископаемых беспозвоночных давно и широко известны в литературе. Так, "...во всех справочниках и учебниках по палеонтологии отмечается сходное бокаловидное очертание брахиопод (*Richgofenia*), кораллов (*Rugosa*) и моллюсков (*Rudista*)" (Чельцов, 1964, с. 72).

Примерами необычайного сходства в очертаниях и внешнем облике раковины могут служить акчагыльские двустворчатые моллюски родов *Mastra* и *Avicardium* (из разных семейств); такое поразительное и сильно затрудняющее работу систематика сходство — нередкий случай (Чельцов, 1964). Морфологическое сходство многих олигоценых, миоценовых и плиоценовых кардиид обусловлено не непосредственным родством, а конвергенцией. Огромное количество гомеоморф известно из разных групп моллюсков, развивавшихся в сменявшихся друг друга бассейнах Паратетиса, что зачастую приводит к серьезным погрешностям в реконструкции их генетических связей. Возникновение и широкое развитие гомеоморфии у моллюсков в неогеновых бассейнах восточного Пратетиса считается обусловленным сходной генетической основой родоначальных видов и их развитием в сходных условиях (Багдасарян, 1975; Ильина и др., 1976; Парамонова, 1979; Невеская и др., 1986). Л. Ш. Давиташвили (1970) рассматривает эволюцию сарматской и акчагыльской фауны как пример параллелизма, осуществлявшийся на основе аналогической (по Дарвину) или гомологической (по Вавилову) изменчивости.

В ряде случаев внешнее сходство (гомеоморфия) сочетается с таковым во внутреннем устройстве. В пределах надотряда *Ammonoidea* известно значительное количество случаев поразительного сходства внешнего и внутреннего строения таксонов моллюсков, принадлежащих к разным отрядам или семействам. Имеются прямые данные, свидетельствующие о независимом и негомологичном развитии большого числа сходных признаков у поздних представителей далеких по родству ветвей аммоноидей. Представители подотрядов *Pinacoceratina* и *Prolescanitina* сходны не только по внешней форме раковины, но и по ее внутреннему строению: и те и другие имеют обычно вентральное положение сифона на всех стадиях онтогенеза (Захаров, 1977). Характерно, что некоторые из признаков аммоноидей, возникшие параллельно в разных отрядах, коррелятивно связаны между собой (например, форма раковины и число гидростатических камер).

Имеется множество примеров конвергенций в эволюционном развитии радул гастропод (Старобогатов, 1990) и цефалопод (Иванов, Старобогатов, 1990). Строго говоря, сходство во внутреннем строении разных таксонов нельзя называть гомеоморфным (по определению). Часть таких случаев следует именовать **гомойологией**, а часть (тканевые, биохимические и др. сходства), вероятно, нуждаются в особом термине (см. выше).

С обсуждаемой проблемой нам неоднократно приходилось сталкиваться при систематической ревизии ряда групп из подкласса гребнежаберных моллюсков (*Gastropoda*, *Pectinibranchia*). Гомеоморф среди гребнежаберников изученных отрядов довольно много (Анистратенко, 1990; Анистратенко, Стадниченко,

1995). Виды рода *Hydrobia* почти неотличимы по облику раковины и размерам от видов рода *Pseudopaludinella*. Обособленность данных родов строго доказывается существенными различиями в устройстве половой системы и биологии этих животных — гидробии развиваются со стадией пелагической личинки, псевдопалюдинеллы — без таковой. Виды рода *Mutiturbocella* считались принадлежащими семейству Rissoidae; анализ особенностей их анатомии убеждает в принадлежности данного рода к семейству Haurakiidae (отряд Rissoiformes). Один из видов этого рода — *M. rufostriata* — даже числился в семействе Assimineidae, входящего в состав другого отряда (Littoriniformes). Моллюски рода *Thalassobia*, несомненно принадлежащие к семейству Littoridinidae (отряд Littoriniformes), до недавнего времени относили к группе *Hydrobia* s. l. (отряд Rissoiformes) или не находили конкретного места в системе. На основе конхологических признаков *Setia pulcherrima* недавно относили к семейству Onobidae, но, как свидетельствуют данные по анатомии половой системы, вид следует относить к семейству Rissoidae. Виды рода *Pusillina* (на том же основании) перемещены из семейства Rissoidae в семейство Haurakiidae (Anistratenko, Starobogatov, 1994).

Существуют яркие примеры гомеоморфного сходства видов, принадлежащих к разным классам типа Mollusca. Раковины многих *Brochina* и *Caecum* (отряд Littoriniformes класс Gastropoda) сходны по облику (имеют форму слабо изогнутой тонкой трубки) с раковинами ряда лопатоногих моллюсков (класс Scaphopoda). Не случайно типовые виды родов *Brochina* и *Caecum* были описаны под названиями *Dentalium glabrum* Montagu, 1803 и *Dentalium trachea* Montagu, 1803 (*Dentalium* — номинальное родовое название в классе Scaphopoda).

Даже из этого, далеко не полного, перечня случаев неестественного размещения гомеоморф в системе моллюсков, видно, какую серьезную путаницу в систематику (а равно и в филогенетические реконструкции) вносит внешнее (здесь — конхологическое) сходство видов, различающихся по внутреннему устройству (половой, пищеварительной и другим системам органов).

Причины широкого распространения гомеоморфии (у гастропод). Наконец, важным представляется рассмотрение вопроса о причинах значительного количества гомеоморф в одних группах и относительной их малочисленности в других.

Вполне очевидно, что объяснение следует искать в особенностях эволюции каждой конкретной группы или филогенетической ветви. При этом важно установить, относится ли изучаемая группа к архаичным, высокоспециализированным группам или имеющим относительно средний уровень организации. Это можно сделать (конечно, в достаточной мере условно) на основе учета комплекса признаков анатомии, особенностей онтогенеза и др.

Из отрядов Trochiformes, Littoriniformes, Rissoiformes и Coniformes первый объединяет формы, обладающие рядом архаичных черт и считается группой, послужившей исходной в эволюции подкласса Pectinibranchia (Голиков, Старобогатов, 1989). Число гомеоморф в пределах Trochiformes относительно невелико (Анистратенко, 1990). Несмотря на значительное видовое разнообразие Coniformes — отряда, объединяющего высокоспециализированных моллюсков, число гомеоморф здесь также очень невелико.

Среди двух других отрядов гомеоморфы встречаются наиболее часто. Эти отряды занимают по уровню организации примерно срединное положение в пределах подкласса Pectinibranchia. Такой вывод основан на сравнительном анализе целого комплекса признаков и степени продвинутой половой, пищеварительной, нервной, дыхательной и других систем (Fretter, Graham, 1963; Старобогатов, Ситникова, 1983; Голиков, Старобогатов, 1989; Анистратенко, Стадниченко, 1995). Существенно, что в этих отрядах преобладают виды, имеющие

размеры, близкие к средним для всех брюхоногих моллюсков (Голиков, Старобогатов, 1989), и что именно эти отряды содержат весьма значительное число видов по сравнению с другими. Иными словами, средний уровень организации, таксономическое разнообразие (в том числе и видовое) и обилие гомеоморф, вероятно, связаны. Следует отметить также и удивительную эврибионтность представителей многих семейств отрядов Littoriniformes и Rissoiformes.

Основой высокого разнообразия форм, относящихся к обсуждаемым отрядам, можно считать их относительную неспециализированность. Эмпирическое правило, согласно которому новые группы организмов происходят не от высших специализированных представителей предковых групп, а от малоспециализированных форм, сохраняющих эволюционную пластичность, именуется законом Э. Копа.

Объяснение причины многочисленности гомеоморф (по крайней мере среди Pectinibranchia) можно сформулировать в виде следствия из закона Копа.

Принцип процветания "средних": на всех этапах эволюции крупных таксонов процветают средние по уровню организации группы их форм.

Основой для процветания (широкого распространения, эврибионтности, большого видового разнообразия) здесь служит, в отличие от процветания специализированных форм, именно их неспециализированность. "Неспециализированный организм не значит "неприспособленный", а означает лишь приспособленность к более широким условиям существования" (Шмальгаузен, 1983, с. 258). Обитание в широком спектре условий — хороший залог бурного видообразования (занятия новых экологических лицензий — Я. И. Старобогатов, 1988). Этот процесс сопровождается, с одной стороны, усиленным "тиражированием" оптимального в данных условиях шаблона размеров и формы раковины, с другой стороны, непрерывной специализацией вследствие конкуренции, которая в дальнейшем ведет к теломорфозу (Шмальгаузен, 1983). Многократное и независимое формирование в разных группах оптимального шаблона формы раковины (pattern), его многократное "тиражирование" приводят к умножению сходных по форме неродственных или отдаленно родственных организмов, то есть гомеоморф.

Не исключено, что определенную роль при этом играют проявления генетической гомологии — закон генетической гомологии сформулирован И. А. Захаровым (1987). Давно показано, что многие гены различных животных (в том числе сильно удаленных в смысле родства) имеют совершенно гомологичные и идентичные участки. Гомологичность выражается в сходстве (или идентичности) последовательности нуклеотидов. По некоторым оценкам 5 % аминокислот в белке заменяется в результате мутаций за 100 млн. лет. Фактически — это скорость потери гомологии генов, которая может долгое время оставаться практически неизменной (Захаров, 1987).

Идею о реализации и широком распространении небольшого числа *банальных шаблонов* (=паттернов) формы-облика раковины гастропод обсуждают многие авторы (Thompson, 1942; Raup, 1966 и др.). При этом важно, что речь идет о реализации шаблонов формы из числа в принципе возможных — теоретически рассчитанных при помощи математических моделей. Оказывается, реализованных природой (воплощенных в конкретных видах) шаблонов раковины значительно меньше, нежели возможных (Raup, Michelson, 1965; Raup, 1966; Raup, Стэнли, 1974). Природа любит повторяться в своих удачных находках ?

** По В. И. Вернадскому, формулы закономерностей типа закона Копа и сходных с ним по уровню обобщения, являются не *законами*, а *сложными эмпирическими фактами* (=научными эмпирическими обобщениями). В отличие от *законов* они не дают объяснения, а сами нуждаются в нем.

Многokратное и независимое "тиражирование" оптимального стандарта структур происходит не только в отношении раковины. Так, половой аппарат определенного типа (свойственный семейству Rissoidae) наиболее распространен не только в пределах надсемейства Rissooidea, но и среди гребнежаберных гастропод вообще (Славошевская, 1980). При этом важно, что половой аппарат, по устройству наиболее близкий к исходному типу для Pectinibranchia, а также аппарат наиболее "продвинутый", встречаются среди подкласса заметно более редко (Анистратенко, Стадниченко, 1995).

Тиражирование удачного шаблона зачастую характерно и для процесса экологической специализации: из нескольких направлений экологической эволюции генеральным для переднежаберных гастропод оказывается одно — в группе эпибионтов, среди которых и обнаруживается наибольшее разнообразие жизненных форм. Любопытно, что среди последних четко выделяется наиболее популярная (башенковидная) жизненная форма, распространенная наиболее часто и свойственная 14 семействам (Свешников, Станкявичюс, 1987). Можно согласиться с Э. Майром (1974, с. 403): "Мир животных, так же как и мир растений, полон конвергенций... Если существует только одно эффективное решение для данной функциональной проблемы, то весьма различные генные комплексы дадут одно и то же решение независимо от того, сколь бы ни были различны избранные пути. Поговорка "все дороги ведут в Рим" столь же верна в применении к эволюции, как и в житейских делах."

- Амитров О. В. К определению конвергенции // Бюл. МОИП. Отд. геол. — 1978. — 53, вып. 5. — С. 156.
- Анистратенко В. В. Гребнежаберные моллюски отрядов Trochiformes, Littoriniformes, Rissoidae и Coniformes Черного и Азовского морей (фауна, систематика, зоогеография). Автореф. дис...канд. биол. наук. — Киев, 1990. — 18 с.
- Анистратенко В. В., Стадниченко А. П. Литторинообразные. Риссоидобразные (Littoriniformes, Rissoidae). — Киев: Наук. думка, 1995 (1994). — 175 с. — (Фауна Украины: в 40-а т. Т. 29, вып. 1, кн. 2.)
- Афанасьева Г. А. О термине "гомеоморфия" // Палеонтол. журн. — 1977. — Вып. 4. — С. 119–122.
- Афанасьева Г. А. О гомеоморфии // Бюл. МОИП. Отд. геол. — 1978. — 53, вып. 5. — С. 156.
- Багдасарян К. Г. Некоторые случаи параллельного развития и конвергенции в истории миоценовых кардий и значение их для построения филогенетической системы // Моллюски их система, эволюция и роль в природе. — Л.: Наука, 1975. — С. 195–198.
- Воробьева Э. И. Параллелизмы и конвергенции в эволюции кистеперых рыб // Морфологические аспекты эволюции. — М.: Наука, 1980. — С. 7–28.
- Воробьева Э. И. Вопросы структурной перестройки позвоночных в связи с выходом на сушу // Морфологические исследования животных. — М.: Глав. ред. изданий для зарубежных стран изд-ва "Наука", 1985. — С. 34–54.
- Голиков А. Н., Старобогатов Я. И. Вопросы филогении и системы переднежаберных брюхоногих моллюсков // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1989 (1988). — 187. — С. 4–77.
- Давиташвили Л. Ш. Изменчивость организмов в геологическом прошлом. Тбилиси: Мецниереба, 1970. — 255 с.
- Дарвин Ч. Присхождение видов. — М.: Гос. изд-во сельхоз. лит., 1952. — 483 с.
- Захаров И. А. Генетическая гомология: от Вавилова до эпохи генной инженерии // Природа. — 1987. — № 10. — С. 59–65.
- Захаров Ю. Д. Онтогенез цератитов рода Pinosoceras и особенности развития подотряда Pinosoceraetina // Палеонтол. журнал. — 1977. — № 4. — С. 59–66.
- Иванов А. В. Монофилия таксонов и параллельная эволюция систем органов // Дарвинизм: история и современность. — Л.: Наука, 1988. — С. 104–107.
- Иванов Д. Л., Старобогатов Я. И. Радула в классе головоногих моллюсков (Cephalopoda) // Эволюционная морфология моллюсков (Закономерности морфофункциональных перестроек радулярного аппарата) / Под ред. О. Л. Россоломо. — М.: Изд-во МГУ, 1990. — С. 142–149.
- Ильина Л. Б., Невесская Л. А., Парамонова Н. П. Закономерности развития моллюсков в опресненных бассейнах неогена Евразии. — Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. — 1976. — //155. — 288 С.
- Иорданский Н. Н. Форма, функция и биологическая роль органов и структур. К методологии морфофункционального анализа // Проблемы развития морфологии животных. — М.: Наука, 1982. — С. 112–121.
- Коробков И. А. Палеонтологические описания — Л.: Изд-во ЛГУ, 1966. — 126 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция — М.: Мир, 1974. — 460 с.

- Невесская Л. А., Гончарова И. А., Ильина Л. Б., Парамонова Н. П., Попов С. В.* и др. История неогеновых моллюсков Паратетиса // Тр. Палеонтол. Ин-та АН СССР. — 1986. — 220. — 208 с.
- Палеонтологический словарь.* Под ред. Г. А. Безносовой и Ф. А. Журавлевой. — М.: Наука, 1965. — 616 с.
- Палеонтологія, палеоекологія, еволюційна теорія, стратиграфія:* Словник-довідник /За ред. В. П. Макридіна та І. С. Барскова. — Харків: Око, 1995. — 288 с.
- Парамонова Н. П.* О гомеоморфии двустворчатых моллюсков в неогеновых бассейнах восточного Паратетиса // Моллюски. Основные результаты их изучения. — Л.: Наука, 1979. — С. 53–55.
- Рауп Д., Стэнли С.* Основы палеонтологии. — М.: Мир, 1974. — 390 с.
- Рыжиков К. М., Ошмарин П. Г.* Конвергенция у гельминтов и вопрос о взаимоотношении понятий "конвергенция" и "параллелизм" // Морфологические исследования животных. — М.: Глав. ред. изданий для зарубежных стран изд-ва "Наука", 1985. — С. 179–188.
- Свешников В. А., Станкявичус А. Б.* Система жизненных форм морских переднежаберных брюхоногих моллюсков // Докл. АН СССР. — 1987. — 295, № 5. — С. 1268–1272.
- Славошевская Л. В.* Морфолого-систематический анализ морских Rissoacea (Mollusca, Gastropoda) со специальным исследованием видов из Японского моря: Автореф. дис... канд. биол. наук. — Л., 1980. — 23 с.
- Старобогатов Я. И.* О соотношении между микро- и макроэволюцией // Дарвинизм: история и современность. — Л.: Наука, 1988. — С. 138–145.
- Старобогатов Я. И.* Эволюционные преобразования радул // Эволюционная морфология моллюсков (Закономерности морфофункциональных перестроек радулярного аппарата) / Под ред. О. Л. Россолимо. — М.: Изд-во МГУ, 1990. — С. 48–91.
- Старобогатов Я. И., Ситникова Т. Я.* Система отряда Littoriniformes (Gastropoda Pectinibranchia) // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. — Л.: Наука, 1983. — С. 18–22.
- Татаринев Л. П.* Палеонтология и теория эволюции. Параллелизмы // Морфологические исследования животных. — М.: Глав. ред. изданий для зарубежных стран изд-ва "Наука", 1985. — С. 229–247.
- Чельцов Ю. Г.* Явление конвергенции у акчагыльских мактринид и кардиид // Палеонтол. журн. — 1964. — № 4. — С. 72–77.
- Шиманский В. Н.* О некоторых случаях конвергенции у наутилоидей // Бюл. МОИП. Отд. геол. — 1958. — 53, вып. 3. — С. 157–158.
- Шиманский В. Н.* О конвергенции у наутилоидей и родственных им групп // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. — 1961. — 90. — С. 118–136.
- Шмальгаузен И. И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. — М.: Наука, 1983. — 360 с.
- Ager D. V.* Principles of palaeontology // Intern. ser. Earth Sci. — New York, 1963. — 371 P.
- Anistratenko V. V., Starobogatov Ya. I.* Molluscs of the superfamily Rissoidae from Black and Azov seas (Gastropoda Pectinibranchia Rissoidae) // 'La Conchygia (International Shell Magazine) — 1994. — № 271. — P. 41–48.
- Buckman S. S.* The Bajocian of the Mid-Cotteswolds. Appendix to part 3. 1. Notes on certain Brachiopoda // Quart. Journ. Geol. Sci. — 1895. — 51. — P. 445–458.
- Cloud P. E.* Homeomorphy, and a remarkable illustration // Amer. J. Sci., 1941. — 239, № 12. — P. 899–904.
- Cloud P. E.* Some problems and patterns of evolution exemplified by fossil invertebrates // Evolution. — 1948. — 2. — P. 322–350.
- Cooper G. A.* Homeomorphy in Recent deep-sea brachiopods // Smiths. Contrib. Paleobiol. — 1972. — № 11. — P. 1–16.
- Fretter V., Graham A.* British Prosobranch Mollusca: their functional anatomy and ecology. — London, 1963 (1962). — 755 + XVI P.
- George T. N.* The concept of homoeomorphy // Proc. Geol. Assoc. London, 1962. — 73. — P. 9–64.
- Lehmann U.* Palaontologisches Wörterbuch. — Stuttgart, 1964. — 335 s.
- Raup D. M.* Geometric analysis of shell coiling: general problems // J. Paleontol. — 1966. — 40, № 5. — P. 1178–1190.
- Raup D. M., Michelson A.* Theoretical Morphology of the Coiled Shell // Science, 1965. — Vol. 147. — T. 89. — P. 1294–1295.
- Thompson D'A. W.* On Growth and Form. — New York: Cambridge Univ. Press, 1942. — 1116 p.