

8. Тимофеев-Ресовский Н. В. Научн. тр. Обнинск. отд. ГО СССР. Сб. первый, 1, 26, Обнинск, 1968.
9. Тимофеев-Ресовский Н. В. Научн. тр. Обнинск. отд. ГО СССР. Сб. первый, 1, 16, Обнинск, 1968.
10. Тимофеев-Ресовский Н. В. Научн. тр. Обнинск. отд. ГО СССР. Сб. первый, 1, 21, Обнинск, 1968.

Поступило 26.VI 1989 г.

Биолог. ж. Армении, № 9-10 (42), 1989 г.

УДК 576.1+575.8

К МЕТОДОЛОГИИ МОРФОЛОГИИ

Н. Н. ВОРОНЦОВ

Институт биологии развития им. П. К. Колышки АН СССР, Москва

Բազմաշաղկապ է, որ միտքի զուտական և ժամանակակից կենսաբանության մեթոդների շինքերը նշարագործություն կրճեմանի ընդլայնել մորֆոլոգիական օրինաչափությունների կիրառումը կենդանականի տարրեր աստիճաններում, ինչպես նաև օգտագործել մոլեկուլյար կենսաբանության նվաճումները մորֆոլոգիական մոդելների ստեղծման համար:

The significance and necessity of the quickest syntheses of "classic and modern biologies will allow to enlarge and apply margins of morphological regularities to different levels of living forms organization and also to use achievements of molecular biology for the application of the conceptual models of morphology to its objects.

Морфологический метод сравнения неотделим от систематики и эволюционной теории. Хотя со времен Аристотеля развитие морфологии и систематики шло неотрывно друг от друга, тем не менее границы морфологии понимаются по-разному не только зоологами и ботаниками, но и различно трактуются внутри сравнительной и эволюционной морфологии животных. Говоря о методологии морфологии, мы должны определить, как и для любой другой науки, объект исследования, предмет анализа, постановку задачи, круг методических приемов, уровень исследования, последовательность действий при решении задачи [3, 19, 28].

Как это ни странно, в определении границ морфологии не только не наблюдается единодушия, но и подчас не делается попыток определить границы, предмет анализа. В результате наблюдается крайнее несовпадение определений, даваемых самыми авторитетными специалистами. Отмечу, что в БСЭ (1973) в статье «Морфология» [23] говорится о морфологии как части языковедения, а статьи «Морфологический анализ» и «Морфологический комплекс» целиком относятся к геоморфологии. В том же издании БСЭ содержание и объем обширной статьи «Морфология растений» [26] резко контрастирует с крошечной заметкой в 11 строчек «Морфология животных». О сравнительной морфологии в БСЭ (1976) говорится: «то же, что сравнительная анатомия животных», а в основательной статье «Сравнительная анатомия животных» [21] вновь ставится знак равенства между этой дисциплиной и

сравнительной морфологией животных. Если к этому добавить, что в ботанике нередко говорят о том, что анатомия изучает внутреннее, а морфология—наружное строение растений [32], то становится ясным, что понятия морфологии и анатомии остаются не очерченными в биологии. В биологии нередко синонимизируются морфология и анатомия. Это неоправданное сужение проблематики морфологии ведет к ее застою.

Как известно, термин «морфология» был предложен в 1817 г. Гёте [12, 22], который разрабатывал проблемы общей морфологии как на растительных, так и на животных объектах. В связи с этим в морфологии не были заложены изначально те различия в трактовках объема и содержания морфологии животных и морфологии растений, которые возникли с дифференциацией наук. Морфология на уровне рубежа XIX и XX вв. понималась как учение о форме, противопоставляемое физиологии—учению о функциях организма. В момент возникновения морфологии, в период развития идеалистической морфологии, возникновения сравнительной морфологии, да и в последарвиновский период, когда сравнительная морфология приобрела эволюционное объяснение и возникла эволюционная морфология, морфологические исследования велись на уровне органов и их систем, т. е. на уровне анатомии или микроскопической анатомии.

На анатомическом уровне с помощью сравнительно-анатомического метода, приобретшего в последарвиновский период эволюционную направленность, были сформулированы важнейшие идеи и принципы сравнительной морфологии. К ним относятся учение о гомологии и аналогии, учение о корреляциях, принцип архетипа, идея общности плана строения, позднее появились понятия дивергенции, параллелизма и конвергенции; вершиной этого этапа развития была предложенная А. Н. Северцовым классификация принципов филогенетических изменений органов. Поскольку основные идейные концепции сравнительной и эволюционной морфологии были разработаны с помощью сравнительно-анатомических и эволюционных подходов, со временем произошло отождествление понятий морфология и анатомия.

Появление гистологии, цитологии привело к тому, что вслед за морфологией органов и их частей стала изучаться морфология тканей, морфология клетки. Гистологи и цитологи, как правило, были недостаточно знакомы с идейными достижениями сравнительной и эволюционной морфологии, полученными на анатомическом уровне. Использование идейных достижений морфологии гистологами и цитологами привело к таким несомненным успехам, как учение Заварзина о параллелизмах и преобразованиях тканевых структур [18]. К сожалению, опыт А. А. Заварзина по применению принципов морфологии, разработанных на анатомическом уровне организации, к клеточному уровню оказался почти единичным.

Наиболее интенсивно развитие биологии после 1953 г. происходило в области ультраструктурной цитологии, молекулярной биологии и, в частности, молекулярной генетики. Здесь накоплен огромный материал, интересный для анализа с классической морфологической точки

зрения, с позиций сравнительной и эволюционной морфологии. К сожалению, представители «современной» биологии плохо знакомы с идеями и достижениями классической биологии, в том числе и морфологии. В результате представители этих новых областей биологии пытаются самостоятельно пройти тот же путь, который был пройден морфологией за почти двухвековой период истории. При этом при исследовании эволюции на молекулярном уровне нередко повторяются те же самые ошибки, через которые прошла морфология в течение своего длительного развития. К сожалению, морфологи подчас не отдают себе отчета в том, что анатомия и гистология есть лишь уровни исследования, что *морфологический метод может быть с успехом применен на всех уровнях существования биологических структур, в том числе и на молекулярном*. Если представителей «современной» биологии мы вправе упрекнуть в незнании классического наследия, то среди морфологов, среди эволюционистов нередки еще случаи сохранения полной неосведомленности об основных явлениях и принципах современной биологии. Скорейшее наведение мостов между классической и современной биологией оплодотворит как морфологию, которая получит новые сферы приложения, так и молекулярную биологию, которая сможет приложить концептуальные модели морфологии к своим объектам [8—10].

Приведем некоторые примеры возможного использования методологии для рассмотрения некоторых молекулярно-генетических и иных молекулярно-биологических явлений.

Явления полимеризации и олигомеризации на молекулярном уровне

В. А. Догель [14—16] обратил особое внимание на роль явлений полимеризации и олигомеризации в эволюции животных. Хотя В. А. Догель говорил об олигомеризации гомологичных органов, однако он допускал использование понятия полимеризации для эволюции клеточных органелл. Мне представляется весьма продуктивным использование этих понятий и при рассмотрении эволюции ДНК и иных биологических макромолекул.

А. С. Серебровский еще в предвоенные годы высказал мысль о том, что дупликация генов может дать материал для самостоятельной эволюции одного из дублицированных генов, т. е. увидел в дупликации механизм возникновения новых генов. В 50-х гг. нашего века были расшифрованы аминокислотные последовательности в глобиновых цепях молекулы гемоглобина разных представителей позвоночных и в молекуле миоглобина. Бесспорное сходство между β -, γ - и δ -цепями и несколько меньшее между глобиновыми цепями и молекулой гемоглобина позволило выдвинуть предположение о том, что гены, ответственные за кодирование этих белков, возникли в результате дупликации единственного праглобинового гена и последующей самостоятельной эволюции дублицированных генов [37].

Эта идея Ингрэма положила начало тому руслу, в пределах которого затем сформировалось такое направление как молекулярная эволюция [35]. В 1970 г. Сусуму Оно опубликовал четко написанную книгу о

молекулярных механизмах макроэволюции, называющую им «Эволюция путем дупликации генов» (На русском языке она вышла под расплывчатым заголовком «Генетические механизмы прогрессивной эволюции») [24, 42]. Ни Ингрэм, ни Оно не ссылаются на конкретные указания Дарвина о роли поли- и олигомеризации, ни, тем более, на работы А. Милы-Эдвардса, К. С. Мережковского и В. А. Догеля—эта линия развития биологии прошла мимо них. Вместе с тем анализ эволюции количества ДНК с позиций поли- и олигомеризации весьма интересен.

Наименьшее количество ДНК среди хордовых (0,28—0,42 пг/2С) имеют асцидии надотряда *Enterogona*, в надотряде *Peurogona* количество ДНК вдвое больше (0,7 пг/2С). Геном ланцетника (1,2 пг/2С) в 2—4 раза больше генома асцидий. Размеры генома круглоротых в 2—4,5 раза больше генома ланцетника. Создается впечатление неуклонного роста размеров генома в ряду низших хордовых. На самом деле это не так.

В пределах акулонных размер генома варьирует от 5,5 до 18,6 пг/2С. Создается впечатление, что большой размер генома свойствен примитивным акулам из отрядов разнозубовых (*Heterodontiformes*, *Heterodontus francisci*—13,6 пг (2С), многожаберных (*Hexanchiformes*, *Hexanchus griseus*—10,7 пг (2С), а также своеобразной группы скатовидных скватиновых акул (*Squatiniiformes*, *Squatina*—18,6—19,6 пг (2С), тогда как у более продвинутых семейств—серых акул (*Carcharhinidae*—размер генома уменьшается до 5,5—8,6 пг/2С. Также относительно низким количеством ДНК (7,0—7,8 пг/2С) характеризуются близкие к предыдущему семейству молотоголовые акулы (*Sphyrnidae*). У скатов количество ДНК изменяется от 5,6 до 15,2 пг/2С, однако однозначная трактовка этих данных затруднительна. Отметим, что наименьший размер генома среди хрящевых характерен для химер (*Hydrolagus colliei*—3,0—3,2 пг/2С).

Среди 400 изученных видов костистых рыб около 80% видов имеют размер генома 1—3 пг/2С, средний размер генома костистых рыб 2,2 пг/2С [10], т. е. он в среднем в 2—3 раза меньше размеров генома хрящевых. По-видимому, можно говорить о том, что переход на уровень костистых рыб сопровождался олигомеризацией генома.

Размер генома лепидостеуса и амин (2,2—28 пг/2С) не отличается от средних значений его для костистых рыб. Геном многоперов больше (9,8—11,7 пг/2С), несколько крупнее геном латимерии (13,2—14,4 пг/2С), однако разброс размера генома у осетровых рыб (от 3,6 до 10,2 пг/2С) заполняет брешь между настоящими костистыми рыбами, с одной стороны, и многоперовыми и кистеперыми—с другой.

Совершенно иначе обстоит дело с двоякодышащими. Можно сказать, что эволюция этой группы связана со взрывообразной полимеризацией количества ДНК, размеры генома возрастают в 100 раз по сравнению с костистыми рыбами: *Neoceratodus forsteri*—160,3 пг/2С, *Leptodosis paradoxus*—241,4—248,8 пг/2С, *Protopterus aethiopicus*—284,1 пг/2С [41, 10].

Размеры генома резко выделяют двоякодышащих среди всех остальных рыб. Полимеризация ДНК должна была произойти задолго до разделения стволов современных двоякодышащих, относящихся, по Бергу [2], к двум разным отрядам. Интересно, что различия в количестве ДНК между представителями отряда *Ceratodiformes* — *Neoceratodus* и другого отряда — *Lepidosireniformes* больше, чем отличия представителей монотипичных семейств последнего отряда — *Lepidosirenidae* и *Protopteridae* друг от друга.

Наиболее интересно сравнение геномов рыб и амфибий. Как известно, большинство отечественных исследователей, в том числе Северцов и Шмальгаузен [25, 33], видели в кистеперых предков наземных позвоночных [4, 5]. Холмгрен [36], в отличие от большинства наших исследователей, говорил о дифилетическом происхождении амфибий. Он считал двоякодышащих или близких к ним рыб предками хвостатых амфибий, тогда как кистеперые рыбы были предками стегоцефалов, бесхвостых амфибий и амниот. Идея Холмгрена были развиты Сёвердбергом [43, 44]. Однако уже через несколько лет Ярвик [38] не смог увидеть в двоякодышащих возможных предков наземных тетрапод и видоизменил дифилетическую гипотезу происхождения наземных позвоночных, предположив, что предками разных тетрапод были представители двух групп кистеперых — *Porolepiformes* и *Osteolepiformes*.

К сожалению, материал по размерам генома появился уже после кончины И. И. Шмальгаузена (первые данные о двоякодышащих и хвостатых амфибиях появились в 1964—1966 гг.), он еще не обсуждался в комплексе с анатомо-эмбриологическими данными. Все хвостатые амфибии при значительном разнообразии размеров генома характеризуются крайне высоким уровнем содержания ДНК на ядро. Средний размер генома 74 видов хвостатых амфибий — 70 $\mu\text{g}/2\text{C}$ и варьирует от 33 $\mu\text{g}/2\text{C}$ у углозубов до 160 (амфиума) и 180—270 $\mu\text{g}/2\text{C}$ у нектурисов [10, 41].

Резко отличаются по размерам генома бесхвостые амфибии. Средний размер генома для 212 видов — 8,4 $\mu\text{g}/2\text{C}$, т. е. находится на уровне размеров генома хрящевых рыб. Благодаря характерной для бесхвостых амфибий авто- и аллополиплоидии размеры генома отдельных видов могуткратно увеличиваться. Тем не менее, отличия в размерах геномов хвостатых и бесхвостых амфибий разительны. Эти данные нуждаются в тщательном анализе специалистов по низшим позвоночным, к каковым не относит себя автор. Отметим лишь некоторые бесспорные факты.

У истоков ствола (или стволов) наземных позвоночных стоит форма, претерпевшая умеренную (кистеперые) или резкую (двоякодышащие) полимеризацию количества ДНК. Все амфибии отличаются от амниот повышенным количеством ДНК. Переход от амфибийного уровня на рептилийный был связан, в частности, с денолиплоидизацией, т. е. с олигомеризацией количества ДНК. Полимеризация ДНК создавала предпосылки для возникновения новых генов, возникновения новых биохимических процессов, новых белков.

Мы можем высказать две гипотезы относительно происхождения наземных позвоночных в свете сравнительно-генетических данных.

1. Мы должны вернуться к представлениям о том, что двоякодышащие или близкие к ним формы были предками наземных позвоночных. Хвостатые амфибии до наших дней сохранили высокое количество ДНК, свойственное двоякодышащим (и, предположительно, стегоцефалам). При эволюции от хвостатых к безногим и бесхвостым амфибиям произошла олигомеризация дублированных генов. Дальнейшая олигомеризация ДНК произошла при возникновении амниот. Эта цепь рассуждений позволяет сохранить представления о монофилетичности происхождения наземных позвоночных, но исключает кистеперых из числа предков тетрапод.

2. Резкие различия в размерах генома у разных подклассов амфибий гонорят об их дифилетичности. Хвостатые амфибии происходят от двоякодышащих, а бесхвостые (и предки амниот) ведут свое происхождение от кистеперых. В этой второй линии происходила некоторая олигомеризация количества ДНК.

Хочу подчеркнуть, что данные о размерах генома не дают возможности «сохранить невинность и приобрести капитал», т. е. сохранить и представление о кистеперых как предках всех тетрапод, и держаться монофилетической концепции.

Подвергая на основе данных о количестве ДНК критике систему устоявшихся взглядов о происхождении наземных позвоночных, я хочу напомнить слова Северцова [25] о том, что «никакой филогенез и никакая классификация не могут быть построены на основании изучения структуры... только одного какого-нибудь признака». Сравнительно-генетические данные о количестве ДНК не могут сами по себе привести нас к построению новой системы, но они показывают несовершенство той системы взглядов, которая долгие годы казалась нам привычной.

Принципы общей филогенетики в анализе генетического материала

Покажем на нескольких примерах правомочность использования закономерностей сравнительной морфологии и принципов общей филогенетики для анализа путей преобразования наследственных молекул и филогенезе.

1. Северцов [25] обратил внимание на большую изменчивость экзосоматических органов по сравнению с эндосоматическими. В десятках морфологических исследований показана большая изменчивость малофункционирующих частей организма по сравнению с интенсивно функционирующими. Так, например, у полевок (*Microtinae*), имеющих по 3 коренных зуба в верхней и нижней челюсти, наиболее изменчивыми оказываются последний верхний коренной (M^3), и в особенности его задний отдел, и первый нижний коренной (M_1), в особенности его передний параконидный отдел. Большая изменчивость этих частей зуба по сравнению с другими отделами связана с тем, что при движении зубных рядов именно эти участки коренных в первую очередь перестают функционировать. Функционирующие участки находятся под более

жестким контролем стабилизирующего отбора, нежели слабофункционирующие или временно не функционирующие.

На уровне геном нам известна значительно большая консервативность функционирующих генов по сравнению с «молчащими» или дублированными генами. То же прослеживается и на уровне ближайших генных продуктов—белков. Значительная межтаксонная изменчивость инсулина у млекопитающих захватывает разные участки в α - и β -цепях инсулина, одна аминокислота нередко замещается другой. Однако нам неизвестны случаи замены цистеин-цистеиновых мостиков. Ясно, что такая замена полностью бы нарушила все конформационные свойства молекулы инсулина, и такая мутация была бы немедленно отмечена отбором. По хорошо известному случаю мутантных гемоглобинов человека известно, что в разных позициях могут происходить замены одной моноаминомонокарбоновой аминокислоты на другую или же замена одной моноаминодикарбоновой кислоты на иную, но взаимозамены моноаминодикарбоновых кислот на моноаминокрбоновую ведут к летальному или полумлетальному исходу из-за нарушения третичной структуры всей молекулы гемоглобина.

Открытие экзон-интронной структуры гена у эукариот показало, что функционирующие участки гена (экзоны) эволюционно консервативны, тогда как нефункционирующие интроны лабильны.

2. Северцовское представление об ароморфозе и идиоадаптации как основных направлениях изменений, вполне приложимо и к молекулярному уровню. Мы знаем многочисленные примеры постепенного накопления мутаций, ведущих к заменам одних аминокислот на другие в белках, сопоставимые с идиоадаптациями. Но вместе с тем мы знаем случаи коренной перестройки всей молекулярно-биологической организации, сопоставимые с ароморфозами самого высокого ранга. Некоторые из этих ароморфозов столь кардинальны, что трудно представить себе возможные пути преобразования одной структуры в другую. Известно, например, что царство прокариот характеризуется рибосомами типа 70 S (коэффициент седиментации—70 единиц Сведберга), тогда как царству эукариот свойственны рибосомы типа 80 S [11, 27]. Переходов между рибосомами про- и эукариот нет, они имеют совершенно различные планы строения. В царстве архебактерий ДНК-зависимая РНК-полимераза состоит из 9—11 субъединиц, а в царстве эубактерий—из 4 субъединиц и иницирующего фактора [11, 39, 40, 45]. Переходов между этими полимеразам в настоящее время не известно.

3. Разработанная Северцовым [25] классификация принципов филогенетических изменений органов, дополненная впоследствии другими исследователями, с успехом может быть применена и к более элементарным уровням организации живого.

С эволюционной точки зрения интересно, кодируется ли развитие хорды у личинок асцидий и у зародышей млекопитающих одними и теми же генами или нет? Несомненно, что в ряде случаев происходит *субституция генов*, причем, как и в случае субституции органов, возможно *два вида субституции*: 1) замещение одного гена эволюционно близ-

ким к нему геном, возникшим за счет дупликации; 2) замещение старого гена новым, негомологичным.

Принцип смены функций А. Дорна перекликается с эволюцией плеотропии. Можно предположить, что в филогенезе происходит смена функций и на геномном уровне. Мультифункциональность свойственна не только органам, но и биохимическим цепям, белковым молекулам. Рассмотрение эволюции этих молекул с позиций морфологических закономерностей эволюции может оказаться весьма продуктивным и для молекулярной биологии, и для эволюционного учения.

Нетрудно видеть, что развиваемые здесь представления о методологическом значении принципов общей и сравнительной морфологии применительно к более элементарным уровням изучения жизни во многом созвучны с идеями Беклемишева [1], который вместе с тем не всегда четко отделял морфологию от анатомии. Тем не менее, его основное заключение представляется весьма современным и полным: «Наука о форме является более простой и более абстрактной по сравнению с другими биологическими дисциплинами, но именно в силу этого она уже достигла более высокой степени развития и потому может служить для них в известной мере образцом. В этом заключается особый методологический интерес изучения сравнительной анатомии» [1]. Поскольку анатомию Беклемишев, вслед за старыми авторами, определял «как часть общего учения о форме организмов, или морфологии, занимающейся изучением строения взрослого животного, в противоположность эмбриологии, изучающей развитие животного» [1], то эти мысли могут быть отнесены и к методологическому значению принципов морфологии при изучении жизненных явлений и на более элементарных уровнях живого.

Универсальный характер морфологических закономерностей эволюции требует от специалистов в области теоретической морфологии общebiологического образования с достаточным знанием основ современной биологии, в том числе и молекулярной биологии. Когда морфологи осознают методологические принципы своей дисциплины в ее сегодняшнем, а не позавчерашнем объеме, когда мы осознаем границы применимости морфологических закономерностей к разным уровням организации живого, нам вряд ли придется жаловаться на то, что морфология из царицы наук, каковой она была в начале XIX века, превратилась в бедную падчерницу.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 1. Психоморфология, 3-е изд., 432. М., 1964.
2. Берг Л. С. Тр. Зоол. АН СССР, 2 изд., 20, 5—286, М., ГИ, 1955.
3. Блауберг И. В., Юдин Э. Г. Становление и сущность системного подхода, 280, М., 1973.
4. Воробьева Э. Н. Автореф. докт. дисс., 330. М., 1972.
5. Воробьева Е. Н. Палеонтол. журн., 2, 110—116, 1974.
6. Воронцов Н. Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов, 240. Новосибирск, 1967.

7. (Воронцов Н. Н.), Vorontsov N. N. Evolution of the Alimentary System in Myomorph Rodents. Smithsonian Inst. and National Science Foundation, Washington D. C., 346, New Delhi, 1979.
8. Воронцов Н. Н. Журн. Всесоюз. хим. общ. им. Д. И. Менделеева, 25, 3, 295—315, 1980.
9. Воронцов Н. Н. В кн.: Эволюция материи и ее структурные уровни (тр. III Всесоюз. совещ. по философским вопросам современного естествознания), 295—302, М., 1983.
10. Воронцов Н. Н. Предисловие редактора к кн. Гинатулин А. А. Структура, организация и эволюция геномов позвоночных, 3—5, М., 1984.
11. Воронцов Н. Н. Зоол. журн., 66, 11, 1668—1684, 1987а; там же, 66, 12, 1765—1774.
12. Гете Н. В. Избр. соч. по естествознанию, 553, М., 1957.
13. Гинатулин А. А. Структура, организация и эволюция геномов позвоночных, 294, М., 1984.
14. Догель В. А.) Dogiel V. A. Biologisches Zentralblatt, 49, 8, 451—469, 1929.
15. Догель В. А. Архив анат., гистол. и эмбриол., 15, 3, 101—114, 1936.
16. Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных, 368, Л., 1954.
17. Дорн А. Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций, 195, М., Л., 1937.
18. Забарзин А. А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани, 1, 291, М., 1915.
19. Зинзверев А. А. Основы логической теории научных знаний, 286, М., 1967.
20. Иванова А. В. Происхождение многоклеточных животных, Филогенетический очерк, 287, Л., 1968.
21. Иванова А. В. БСЭ, 3-е изд., 24, 1, 354—355, 1976.
22. Канассе Н. И. Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина. Роль и проблемы морфологического типа в зоологии, 299, М.—Л., 1963.
23. Мельчук Н. А. БСЭ, 3-е изд., 16, 604—605, 1974.
24. Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции, 227, М., 1971.
25. Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции, 1939/1949. В кн.: Северцов А. Н. Собр. соч., 5, М.—Л., 536.
26. Серебряков Т. И. БСЭ, 3-е изд., 16, 605—607, 1974.
27. Спирин А. С., Гаврилова Л. П. Рибосама, 199, М., 1968.
28. Спиркин А. Г., Юдин Э. Г. БСЭ, 3-е изд., 16, 164—166, 1974.
29. Татаринев Л. П. Морфологическая эволюция терзодонтов и общие вопросы филогенетики, 259, М., 1976.
30. Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений, 214, Л., 1964.
31. Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных, 235, М.—Л., 1964.
32. Транковский Д. А. БСЭ, 3-е изд., 1, 577—578, 1970.
33. Шмальгаузен Н. И. Происхождение наземных позвоночных, 272, М., 1964.
34. Ayala F. J. Genetic differentiation during the speciation process. Evolutionary Biology (eds. Th. Dobzhansky, M. K. Hecht and W. C. Steere), 8, Plenum Press, New York, 1—78, 1975.
35. Ayala F. J. (ed.) Molecular Evolution, 1977 Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, 277p.
36. Holmgren N. Acta Zoologica, 14, 1933.
37. Ingram V. Nature, 180, 326—328, 1957.
38. Jarvik E. Zool. Bildrag, Uppsala, 21, 237—675, 1942.
39. Kandler O. Naturwissenschaften, 68, 183—192, 1981.
40. Kandler O. Evolution of Prokaryotes, London, Academic Press, 335—361, 1981.
41. Manfredi—Romanini M. G. The DNA nuclear content and the evolution of Vertebrates. In: A. B. Chiarelli and E. Cignani (eds.) Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution, Academic Press, 39—82, 1971.
42. Ohno S. Evolution by Gene Duplication Springer Verlag, Berlin—Heidelberg—New York, 160, 1970.

