

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ

1959

№ 1



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА

ВЕРА ГРОМОВА

К ВОПРОСУ О ВИДЕ В ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Вопрос о том, каково значение видовой категории в палеонтологии, в каком отношении находятся содержание и объем этой категории к тому, как понимается вид в систематике современных животных, в настоящее время остро интересует палеонтологов всего мира. Палеонтолог в своей ежедневной исследовательской работе встречается со сложным кругом вопросов, связанных с указанной проблемой. Неоднократно обращались к ним и наши отечественные палеонтологи.

Одним из показателей повышенного интереса к проблеме вида в палеонтологии за рубежом являются материалы симпозиума, недавно опубликованного Английским обществом систематиков¹. Семнадцать палеонтологов и биологов изложили свои взгляды на чрезвычайно сложные вопросы палеонтологической систематики. Ввиду важности проблемы представляется небесполезным рассмотреть содержание указанного симпозиума; попутно мы выскажем некоторые соображения по затронутым в нем вопросам.

Симпозиум показал, что выявились две резко различные и непримиримые точки зрения на существо палеонтологического вида. Первая точка зрения, которой придерживаются очень многие систематики ископаемых беспозвоночных животных, принимает принцип выделения видов, называемый различно; более удачными можно считать названия типологический и морфотипический. Называют его также просто морфологическим методом, однако это не точно: все методы, которыми пользуется палеонтолог-систематик, морфологические, других возможностей у него нет. Сторонники типологического метода кладут в основу вида ископаемых животных тип (типичный экземпляр, голотип). К тому же виду относят «тождественные» типу экземпляры или очень близкие к нему; при этом степень близости остается неясной и субъективной. Если имеется одновозрастная популяция, из нее выделяются два или несколько «видов»: один включает в себе наиболее часто встречающихся вариантов, другой — крайних особей вариационного ряда из одного его конца, третий — из другого, и т. д. Промежуточные особи той же популяции обозначаются как *cf.* или *aff.* Такие «виды» прослеживаются и в вертикальном направлении, в других горизонтах. Они статичны: или они есть, или их нет; изменению они не подлежат.

Ясно, что такие «виды» не имеют ничего общего с видами, как они понимаются в современной неонтологии — как совокупность популяций, члены которых способны к плодовитому скрещиванию друг с другом; если скрещивание невозможно фактически, то оно предполагается возможным потенциально.

Согласно второй точке зрения, появившейся сравнительно недавно и связанной с новым течением в биологии и систематике современных организмов, вид должен основываться на всей одновозрастной популяции, доступной палеонтологу. По существу желательно, чтобы он включал в себя

¹ The species concept in palaeontology. The Systematics Association, publ. N 2, London, 1956.

и популяции из других мест того же возраста, в которых мы на тех или иных основаниях можем предполагать способность к плодovитому скрещиванию с исходной популяцией и между собой. Мало того, вид как целое может существовать и более или менее продолжительное время, изменяясь или не изменяясь на определенном отрезке времени, т. е. представлять собой совокупность популяций, протяженную и в пространстве, и во времени. Хотя «типичный» экземпляр вида, как носитель его имени, необходим и при этом методе, но характеристика вида должна основываться на размахе изменчивости признаков всех входящих в него особей, доступных исследователю. Согласно этой точке зрения, многолетним и убежденным защитником которой является, в числе других, известный американский палеонтолог млекопитающих Дм. Симпсон, такие близкие, родственные дисциплины, как систематика современных организмов и систематика ископаемых, должны строиться на единой основе и говорить на одном языке. Несмотря на все трудности, с которыми приходится иметь дело палеонтологу (о них мы подробно скажем ниже), нужно стремиться к объединению понимания вида в нео- и палеонтологии. Изложенный принцип понимания и выделения видов можно назвать популяционным. Н. Д. Ньюэлл (9) сообщает, что в настоящее время все большее число палеонтологов приходит к признанию этого принципа; одним из первых применил его А. Е. Трумен в 1922—1924 гг. (16) к изучению ископаемых устриц (род *Gryphaea*).

Иллюстрацией различного понимания вида по двум изложенным концепциям может служить рис. 1 (Newell, 1956). В основе его лежит эволюция во времени коралла *Zaphrentis delanoueii*. В 1910 г. Р. Кэррузерс (4) изучил остатки этого коралла из четырех горизонтов и установил четыре «вариетета» (на рисунке они обозначены прерывистой чертой и надписи их названий расположены вертикально). В 1951 г. П. Сильвестер-Брэдди (13) заново исследовал материал Кэррузерса и описал из тех же четырех горизонтов четыре подвида, охарактеризованных широтой изменчивости каждой из популяций. На рисунке они представлены для каждого горизонта кривой изменчивости характерного признака. По первому толкованию, «вариететы» появляются в определенных горизонтах, проходят через 2—3 из них и затем исчезают; в каждом из горизонтов этих вариететов имеется от одного до трех, никакой эволюции они не претерпевают. По второму толкованию, в каждом из горизонтов имеется один подвид *Zaphrentis delanoueii*; во времени он изменяется, вариационные кривые сдвигаются вправо, однако даже последняя из них едва изолирована морфологически от первой, что, видимо, и заставило автора отнести все четыре формы к одному виду. Глубокое различие двух точек зрения здесь очень ясно. Правда, Кэррузерс дал для этого случая не виды, а «вариететы» (с тройным наименованием), но это не всегда делается, другие сторонники типологического принципа называют выделенные им формы видами.

Из чертежа ясно, что при таком толковании вид для сторонников популяционного принципа — всего лишь индивидуальное отклонение одной естественной популяции или, что еще хуже, сходные отклонения, объединенные вместе из разновозрастных популяций и из разных форм, так как крайние и средние величины изменчивости их признаков смещены.

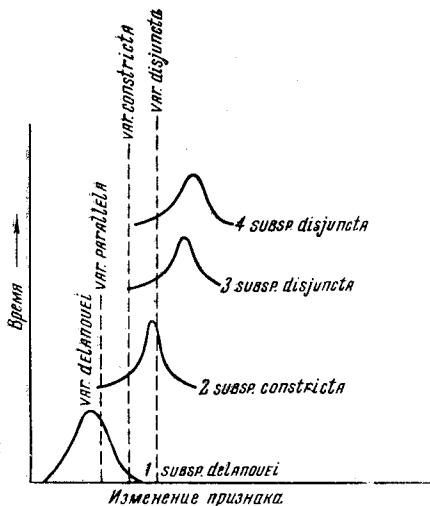


Рис. 1

Защитники типологического метода в палеонтологической систематике приводят своим теоретическим противникам ряд возражений, которые мы и рассмотрим.

Отметим прежде всего, что сторонники этого метода сами считают свои виды условными — фикциями, созданными для удобства (3, 5, 6). Зато, утверждают они, такие виды могут оказать существенную помощь стратиграфии. Они точно охарактеризованы и допускают определенные списки видов для каждого горизонта. Преимущество перед видами, выделенными при помощи популяционного метода, заключается в том, что он дает возможность определить видовую принадлежность отдельной находки, а, следовательно, и возраст слоя, ее заключавшего. Такой возможности популяционный метод якобы не дает; между тем помощь стратиграфии и геологии — главная цель палеонтологии. Они выставляют также следующее возражение своим теоретическим противникам. Все равно палеонтологический вид нельзя приравнять к современному: в неонтологии основным критерием вида в современном понимании признается способность к скрещиванию между его особями, с образованием плодового потомства, и отсутствие такой способности с особями других, даже самых близких видов. Для ископаемых форм этого выяснить нельзя. Наконец, очень серьезным считают сторонники типологического метода и следующее обстоятельство. В палеонтологии уже описано множество видов именно этим методом, который был первоначальным. Введение нового способа описания целыми популяциями создало бы хаос в существующей систематике. Переописание видов под новым углом зрения вступило бы в многочисленные противоречия с законом приоритета. Поэтому оставим уже установленные виды неизменными, а новые будем описывать так, как каждому больше нравится (8).

Мы считаем безусловно правильной вторую точку зрения. Вид в палеонтологии — не фикция, он отражает объективную реальность. Все упомянутые возражения не представляются существенными. Прежде всего из рис. 1 ясно, что популяционный метод не менее пригоден для целей стратиграфии, чем типологический. Каждому горизонту соответствует кривая одного типа, т. е. вид или подвид с определенной характеристикой. При этом отдельная особь может в наиболее хорошо изученных последовательных линиях относиться к одному — трем и более подвидам. Так, например, коралл, соответствующий по своим признакам модальной части кривой 2, может относиться к двум подвидам — *subsp. disjuncta* и *subsp. constricta*, т. е. может происходить из трех горизонтов — 2, 3 и 4. По типологической классификации тот же коралл относится к «вариетету» *disjuncta* и тоже может происходить из тех же горизонтов. В противоположность мнению К. Джойзея (7) и Г. Томаса (15), можно считать, что для этой особи как показателя возраста типологический метод преимущественно не дает. Зато у популяционного метода имеются большие преимущества: он отражает эволюцию форм, находится в согласии с понятием о виде, принятом в систематике современных организмов, и экономнее с числом описываемых форм и названий, так как из одного горизонта при этом методе описывается, как правило, одна форма (вид или подвид), в то время как при «типологическом» методе их часто описывается несколько.

Совершенно верно, далее, что в палеонтологии неприменим генетический принцип, дающий основной критерий вида в современной систематике, а именно — способность в естественных условиях к плодovитому скрещиванию между особями одного вида и неспособность к этому, или репродуктивная изоляция, у особей разных видов. Однако, как правильно указывают многие участники симпозиума (9, 11), и в современной зоологии этим критерием пользуются очень редко. Для форм с неперекрывающимися ареалами (так называемых аллопатрических) установить генетическую совместимость или несовместимость невозможно, так как искусственное объединение их в эксперименте может нарушить их естествен-

ную совместимость. Поэтому и в систематике современных животных чаще пользуются другим критерием. Принимают, что в процессе расхождения двух форм репродуктивная разобщенность, как правило, наступает параллельно и одновременно с морфологической разобщенностью, т. е. что изменения того и другого порядка идут приблизительно одинаковыми темпами. При этом принимают, что морфологическое расхождение достигает степени видового в том случае, когда ни одна особь одной формы не может быть тождественна какой-либо особи другой формы, или, иначе говоря, когда ряды изменчивости хотя бы одного признака у двух исследуемых форм не перекрывают друг друга. Хотя из указанного правила — одновременности возникновения репродуктивной изоляции и морфологического разобщения — существуют исключения (виды — близнецы, неразличимые морфологически, но не скрещивающиеся; разные по строению виды, но свободно скрещивающиеся в неопределенном числе поколений, как, например, американский бизон и европейский зубр), но их сравнительно немного, и на практике зоологи пользуются именно морфологическим критерием вида, т. е. тем, которым исключительно руководствуются палеонтологи. Наконец, тот «хаос», который может возникнуть при перестройке палеонтологической классификации, рано или поздно придется преодолеть. Вид должен быть, по существу, однозначен для современных и для ископаемых организмов. Ведь виды четвертичных млекопитающих совершенно непрерывно переходят в современные виды, иногда изменяясь, иногда без изменения; где же положить границу между видами, устанавливаемыми по типологическому и по популяционному принципу?

Не можем мы согласиться и с компромиссной позицией, которую занимают некоторые палеонтологи, хотя и отдающие предпочтение популяционному методу, но желающие избежать сильной ломки существующей системы и привычной работы многих палеонтологов; пусть, говорят они, каждый описывает виды так, как ему кажется более удобным (15, 17). Однако нельзя, чтобы в палеонтологии в систематике одних и тех же групп имели хождение видовые названия, имеющие совершенно разный смысл и не сопоставимые друг с другом.

Иное дело, что установление вида популяционным методом встречает в палеонтологии многочисленные затруднения, которые предстоит преодолеть. Мы рассмотрим эти затруднения последовательно. Однако предварительно мне хочется указать на неудачность обозначения видов, выделяемых на основании разных сторон видовых систематических единиц, такими названиями, как *biospecies*, *morphospecies*, *palaeospecies*, *holomorphospecies* и др. Пожалуй, еще неудачнее входящие в обиход в русской биологии переведенные термины — биологический вид, морфологический вид, палеонтологический вид и т. д. Все эти названия создают впечатление, что в природе существуют различные типы видов; между тем виды, как они понимаются в современной биологии, это естественные группировки особей всегда одного и того же типа, но, в силу сложности и многогранности своих свойств, эти группировки могут изучаться в разных аспектах и разные их стороны могут быть положены в основу специальных исследований.

Как уже сказано, в палеонтологии имеются значительные затруднения для видовой систематики. Почти все участники симпозиума останавливаются на тех или иных из них.

1. Хорошо известны недочеты, присущие ископаемому материалу: ограничение его одними скелетными частями организма; для более сложных животных, как позвоночные, — находки лишь некоторых, возможно нехарактерных, частей скелета; часто неодновременность изучаемых остатков, связанная или с длительностью отложения породы, или переотложением остатков из горизонтов разного возраста. Все эти затруднения некажутся нам непреодолимыми. Отсутствие мягких частей организма может

повести к занижению ранга изучаемой формы. Возможно, что на скелете отличия не так резко выражены, как были бы, например, у некоторых млекопитающих в длине ушей, характере шерстного покрова и т. д., и то, что было видом, будет принято за подвид или даже вообще не будет признано отличающимся от другой близкой формы. Занижение ранга может произойти и в случае, если найденные части скелета не диагностичны. Так, например, два вида полорогих, прекрасно отличающиеся по черепу и по рогам, оказываются неразличимыми по строению зубов; это возможно даже с разными родами, не говоря уже о видах. Так обстоит, по-видимому, дело

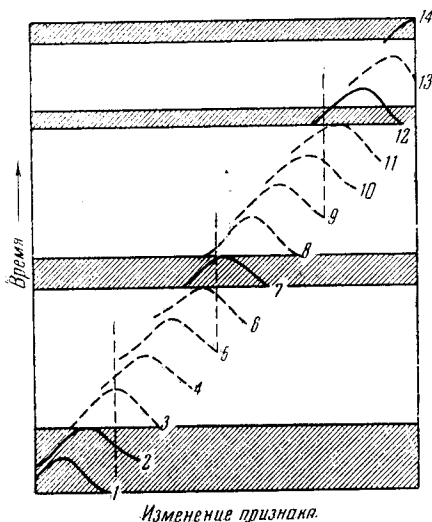


Рис. 2

с козлами и баранами (роды *Capra* и *Ovis*), с быками и зубрами (*Bos* и *Bison*). Второй случай явно имеет временный характер: будут найдены более обильные одновозрастные остатки того же животного, и истина будет восстановлена. Первый случай кажется непоправимым, однако, кто знает, какие возможности еще будут открыты наукой для распознавания родов и видов! Во всяком случае указанные затруднения не создадут существенных ошибок ни в филогенетической, ни в стратиграфической оценке материала; они могут оказаться лишь недостаточными для более тонких построений.

Серьезные затруднения представляет возможная неоднородность материала: исследователь может думать, что он имеет дело с однородной естественной популяцией, в то

время как она может оказаться смешанной. Однако длительности отложения остатков можно избежать при достаточно тонком слое породы, их вмещающей; что касается возможности переотложения текучей водой из слоев разного возраста, то при достаточном опыте материал может быть расчленен по сохранности. Кроме того, если он настолько велик, что допускает статистическую обработку, то одновышинные кривые изменчивости признаков будут показателями его однородности. Наконец, есть случаи, когда материал заведомо относится к короткому промежутку времени: кости из стоянок доисторического человека, пещерные скопления, результат массовой катастрофической гибели и т. д.

2. Больше всего создает затруднений для палеонтолога длительность вида во времени. Вид неизбежно существовал более или менее длительное время — или не изменяясь или изменяясь лишь незначительно, так что мы, исходя из современного представления о виде, не можем считать это изменение за превращение в другой вид. Правда, и в этом отношении нет принципиального расхождения с неонтологической систематикой, как полагают некоторые, считая, что система современных организмов не учитывает их временной протяженности и представляет собой лишь классификацию форм в сечении эволюционного потока одним моментом. На самом деле виды современных млекопитающих уходят корнями в плейстоценовую эпоху; некоторые существовали в течение всего четвертичного периода, т. е. около миллиона, а по новейшим взглядам — около пяти миллионов лет; иногда мы можем проследить изменение видового или подвидового порядка от раннего плейстоцена к среднему, и т. д. Еще дольше существовали современные виды более примитивных животных. Верно все же, что момент времени играет в палеонтологии значительно большую роль, чем в неонтологии, и с этим связаны большие трудности.

Представим себе, что кривые изменчивости какого-либо признака постепенно сдвигаются во времени в одном направлении (рис. 2; Newell, 1956). Допустим тот идеальный случай, когда известны все промежуточные стадии этого процесса, изображенные на рисунке под цифрами 1—14. Принимая принцип морфологического перерыва (хиатуса) в качестве показателя видового различия, мы должны считать, что формы 1, 5, 9 и 13 представляют собою разные виды, так как ряды их признаков не трансгрессируют. Ну, а как быть с формами 2—4, которые трансгрессируют как с 1, так и с 5, к какому из этих видов их отнести? То же с формами 6—8, трансгрессирующими с 5 и 9? Приведенная схема Н. Н. Ньюэлла изображает процесс так, как если бы эволюция шла непрерывно и равномерно, в чем, кстати сказать, не выражают сомнения все авторы симпозиума. На самом деле, по-видимому, нередко дело происходило иначе: более или менее длительное стабильное состояние вида чередовалось с периодами относительно быстрого его преобразования. Можно думать, что превращение видов происходило как быстрым «скачкообразным» путем, так и более медленным, постепенным, — в зависимости от быстроты смены жизненных условий. Но и в первом случае изменение не могло быть внезапным, и, при достаточно больших масштабах времени, как, например, в четвертичном периоде, может быть разложено на отдельные этапы, так что вопрос о границе между видами одной эволюционной линии сохраняет свою трудность. Все авторы признают, что эта граница неизбежно будет условной. Однако она необходима, так как иначе в один вид сольются резко различные виды, а в конечном счете — даже формы, различия между которыми не уступают различиям между современными родами. Проведение границы облегчается при дивергенции вида. В идеальном случае при достаточно полных сведениях о виде во времени и в пространстве может быть уловлен момент расхождения и появления морфологического разрыва между двумя образовавшимися видами. Однако вопрос о границе между видом общим предком и двумя дочерними видами и в этом случае сохраняет свою трудность. Необходимо указать, что и в отношении условности границы нет коренного различия с неонтологической систематикой. Хорошо известны случаи, когда широко распространенные виды с большим числом разновидностей в своих географически крайних формах достигают абсолютных морфологических различий и даже, при случайном схождении в одном месте крайних форм, последние ведут себя как безусловные виды, так как не скрещиваются друг с другом. Это известно для синиц, чаек, лягушек, тритонов и др. (10, 14). Границу между видами, в данном случае географическую, и здесь можно провести только условно. Здесь имеется полная аналогия с изменением вида во времени, тем более, что изменения разновидностей современного вида также происходили постепенно во времени, нарастая в процессе расселения вида. Разница лишь в том, что для современных форм такие случаи редки, для ископаемых, очевидно, были правилом. Заметим, что условность границы не значит нереальность самих форм и их различий, иначе нам пришлось бы не считать реальным различия между ребенком и взрослым, между человеком средних лет и стариком и т. д. Того же мнения придерживаются Н. Д. Ньюэлл (9) и П. Сильвестер-Брэдли (14).

Что касается проведения границы, то очевидно, что необходимо условиться о том, как ее проводить, чтобы это делалось всеми единообразно. Можно было бы, например, вести ее примерно на середине между двумя видами в смысле степени изменения дифференциального признака. Во всяком случае, нет сомнения, что если палеонтологи всего мира коллективно займутся этим вопросом, соглашение о единообразном проведении границ будет достигнуто.

В связи с этим возникает еще следующий вопрос. В сущности каждая из форм, обозначенных на рис. 2 цифрами 1—14, может претендовать на

видовое название. Если первой будет исследована форма 3, а не 1, как мы предполагали вначале, то получит видовое название она, а также, согласно правилу перерыва, формы 7 и 11; остальные, в том числе и 5, 9, 13, окажутся подвидами того или другого из этих видов. Не означает ли это субъективность и нереальность видов? И здесь следует обратиться к систематике современных форм. Типичным подвигом вида считается его форма, которая случайно была описана первой, она получает подвиговое название, тождественное видовому, все остальные подвиды получают другие подвиговые названия. Разве это мешает признанию всех подвигов равно реальными? И если в палеонтологии первое видовое название закрепится за первым из описанных видов, а другие формы той же эволюционной линии будут равняться по этому первому виду, то в этом ничего страшного: ни филогенетические представления, ни стратиграфическая приуроченность отдельных форм не будут искажать действительной картины.

3. Описанный случай, когда можно проследить все стадии развития какой-либо линии, очень редок; в палеонтологии позвоночных он почти никогда не встречается. Большей частью мы имеем дело с отдельными звеньями ряда. Так, в случае, изображенном на рис. 2, могут быть доступны исследователям, например, только формы 1, 2, 7, 12; в званиях о формах промежуточных звеньев имеются пробелы (из отложений, соответствующих незаштрихованным на рисунке отрезкам). Фактически дело обстоит даже еще сложнее: большей частью эти изолированные формы происходят из разных мест, и мы не знаем, относятся ли они к одной эволюционной линии или к разным, хотя и близким ветвям группы; часто не знаем и точной синхронизации их. Во всяком случае, следует всегда придерживаться в качестве критерия вида правила морфологического разрыва (хиатуса) и формы (1 + 2) 7 и 12 нашего примера считать разными видами. Эта отрывочность даже облегчает систематику задачи, так как исключает трудный вопрос о проведении границ. Однако нельзя считать такую неполноту летописи положительной для палеонтологии, как это делает А. Кэйн (2, стр. 134—135). Она препятствует как детальному восстановлению филогенезов, так и точной стратиграфической оценке форм. Все пробелы в пространстве и во времени необходимо всеми силами заполнять.

4. Для популяционного метода является большим затруднением часто малое число найденных однородных остатков (для млекопитающих — число одноименных костей). Это не дает возможности точно вычислить полный размах изменчивости признаков, а следовательно, выяснить, является ли новая форма видом или подвигом относительно известных ранее. Правда, существуют простые способы вычисления изменчивости на основании найденной серии (12), однако если эта серия очень мала, то результат получается настолько неточный, что реальный разрыв может не выявиться. В таких случаях остается описывать вид так, как это делают сторонники типологического метода: класть в основу его «типичный» экземпляр и указывать его отличия от других, часто таких же неполноценных видов. Принять ли его за вид или за подвид ранее известного вида — зависит от предположительной оценки специалиста на основании известных ему ранее, более полно описанных близких видов. При этом имеется большая разница в точке зрения сторонников типологического и популяционного методов: если для первых описанный вид представляется раз навсегда фиксированным и ограниченным признаками описанных экземпляров, то для вторых естественно считать его видом лишь в первом приближении; при нахождении большего материала из одновозрастного близкого местонахождения или из первоначального следует быть готовым к изменению ранга формы — замене видового названия подвиговым или наоборот, а также к расширению диагноза в смысле увеличения размаха характерных признаков. Как правильно отмечают

многие участники симпозиума, и в неонтологии нередко виды по необходимости описываются первоначально на основании одного — немногих экземпляров, причем подробно описывается только «тип».

Мы коснулись только основных, по нашему мнению, затруднений, с которыми встречается палеонтолог в систематической работе и которые рассматриваются в симпозиуме. Имеется и ряд других, о которых упоминают авторы. Так, в идеале палеонтологический вид должен охватывать не только все этапы одной эволюционной линии, но и все его подвиды из каждого горизонта, так что в схеме он должен быть изображен не отрезком прямой линии, а некоторым трехмерным телом. При отграничении его от других, также трехмерных видов, естественно возникнут дополнительные затруднения, не говоря уже о том, что иметь полные материалы для характеристики такого полного пространственно-временного вида почти невозможно. Недаром Ф. Родес пишет (11), что ему не известно ни одного полного описания ископаемого вида во времени и в пространстве.

Далее, при описании вида необходимо учитывать так называемую аллометрию — явление, по которому при увеличении размеров животного происходит во многих случаях закономерное изменение ряда пропорций его тела и отдельных органов, — будь это в онтогенезе, в филогенезе или при индивидуальных различиях в величине. Закономерности эти в разных группах животных и для разных пропорций нередко различны. Это далеко не всегда учитывается систематиками, в результате чего чисто аллометрические различия принимаются за систематические (7, 9). Во избежание ошибок следует класть в основу видовых и подвидовых различий признаки, не связанные с величиной, что требует особого выяснения, или сравнивать серии костей (или особей) равной величины (17), что, конечно, не всегда возможно.

Все эти, а также и другие затруднения требуют подробного рассмотрения на конкретном материале. При этом неизбежна специфика их решения в палеонтологии беспозвоночных и позвоночных.

Подведем итоги. В палеонтологической систематике противостоят друг другу две различные, непримиримые точки зрения на существо вида и на методы его выделения. Необходимо преодолеть старый типологический принцип и приложить усилия для максимального приближения объема и содержания вида ископаемых животных к представлению о виде, существующему в современной биологии и, в частности, в неонтологической систематике. На этом пути имеются значительные и многообразные затруднения, но они, без сомнения, будут преодолены при дружной и коллективной работе палеонтологов мира. При этом следует не упускать из виду две цели, для которых существует палеонтологическая наука: помощь стратиграфии и восстановление истории органического мира.

ЛИТЕРАТУРА

1. Верещагин Н. К. и Громов И. М. Сбор остатков высших позвоночных четвертичного периода. В помощь работам на полезащитных лесных полосах и на великих стройках коммунизма, вып. 20. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1953.
2. Кэйн А. Вид и его эволюция. Изд. ин. лит., 1958.
3. Arkell W. I. Species and species. The species concept in palaeontology. The Systematics Assoc., publ. 2, London, pp. 97—100, 1956.
4. Carruthers R. G. On the evolution of *Zaphrentis delanouei* in Lower carboniferous times. Quart. Journ. Geol. Soc., v. 66, pp. 523—538, 1910.
5. George T. N. Biospecies, Chronospecies and Morphospecies. The Systematics Assoc., publ. 2, London, pp. 123—128, 1956.
6. Haldane J. B. S. Can a species concept be justified? The Systematics Assoc., publ. 2, London, pp. 95—96, 1956.
7. Joysey K. A. The Nomenclature and comparison of fossil communities. The Systematics Assoc., publ. 2, London, pp. 83—94, 1956.
8. McKerrow W. S. Fossil species and the rules of Nomenclature. The Systematics Assoc., publ. 2, London, pp. 125—138, 1956.

9. Newell N. D. Fossil populations. The species concept in palaeontology. The Systematics Assoc., publ. 2, London, pp. 63—82, 1956.
10. Parker H. W. Species transgressions in one horizon. The species concept in palaeontology. The Systematics Assoc., publ. 2, London, pp. 9—16, 1956.
11. Rhodes F. H. The time factor in taxonomy. The Systematics Assoc., publ. 2, London, pp. 33—52, 1956.
12. Simpson G. G. Range as a zoological character. Amer. J. Sci., v. 239, pp. 785—804, 1941.
13. Sylvester-Bradley P. C. The subspecies in palaeontology. Geol. Mag., v. 88, pp. 88—102, 1952.
14. Sylvester-Bradley P. C. The new palaeontology. The Systematics Assoc., publ. 2, London, pp. 1—8, 1956.
15. Thomas G. The species concept. The Systematics Assoc., publ. 2, London, pp. 17—32, 1956.
16. Trouman A. E. The species concept in palaeontology. Geol. Mag., v. 88, pp. 355—360, 1924.
17. Westoll T. S. The nature of fossil species. The Systematics Assoc., publ. 2, London, pp. 53—62, 1956.

Палеонтологический институт
Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию
15 I 1959