

## ПОНЯТИЕ О ВИДЕ В ЗООЛОГИИ<sup>1</sup>

В. Б. ДУБИНИН

Зоологический институт Академии наук СССР

До настоящего времени в зоологии некоторые исследователи продолжают рассматривать вид с позиций эволюционных идей Дарвина с его концепцией непрерывности развития. Одни из них утверждают, что вид реален только в данный момент, но, поскольку он в следующий момент изменится, то во времени вид реально якобы существовать не может (понятие вида заменяется серией подвидов). Наоборот, другие, неправильно восприняв современное представление об изменчивости наследственности организмов, рассматривают любые малейшие изменения особей данного вида в качестве показателя якобы происшедших резких «скачкообразных» преобразований нового вида (подвиды, разновидности или формы вида приравниваются к понятию вида).

Опасность подобного метафизического понимания вида в биологии была со всей остротой отмечена августовской сессией ВАСХНИЛ, которая указала также на необходимость разработки проблемы вида и изучения процессов видообразования, как на одну из основных задач различных дисциплин современной биологии.

Известно, что материалистическое понимание вида и процессов видообразования впервые развил Ч. Дарвин, передовые идеи которого были высоко оценены классиками марксизма-ленинизма, указавшими в то же время на некоторую ограниченность этого учения и на допущенные Дарвином ошибки.

Не разбирая этого, достаточно всем известного эволюционного учения, отмечу, что Дарвин не смог решить ряда важных вопросов развития органической природы, следствием чего явилось признание им только постепенного, эволюционного характера изменения органических форм и отрицание скачкообразного развития в природе — «природа не делает скачков». Именно в этом нашла свое выражение буржуазная ограниченность его мировоззрения.

Эти ошибочные положения Дарвина были без должной критической оценки восприняты некоторыми русскими зоологами, которые, признавая виды реальностью на практике, в теории считали их только условностью, только служебным понятием систематики. Так, например, Семенов-Тянь-Шанский (1910), разбирая вопросы о таксономических границах вида, предпосылки становления видов и многообразие путей видообразования, ошибочно рекомендует каждому серьезному систематику вернуться к формуле Дарвина — «природа не делает скачков». На этих же позициях были основаны представления Шмальгаузена (1947) о «стабилизации» форм, «стабилизирующем отборе», о «текучести эволюции» и оценка внешних условий существования организмов только в качестве

<sup>1</sup> Доклад, прочитанный на теоретическом семинаре Зоологического и Ботанического институтов АН СССР 10 апреля 1952 г. Печатается в дискуссионном порядке.

«первотолчка», «пускового механизма» или «фона», а не причины изменения и развития. Большое число других примеров методологически неверных толкований вида и признания только единственного длительного постепенного эволюционного развития находим мы в «теориях» неизменности видов у паразитических организмов, критически разобранных недавно в статьях Маркова (1948, 1951), Дубинина (1950, 1951) и др.

Развитие подлинно научной теории биологии в нашей стране связано с именами А. О. и В. О. Ковалевских, И. И. Мечникова, И. М. Сеченова, И. П. Павлова, К. А. Тимирязева, И. В. Мичурина, Т. Д. Лысенко и др.

Современная биологическая наука, принимая в критически переработанном виде материалистические основы теории Дарвина и в первую очередь учение об изменяемости видов, дает более глубокое, диалектико-материалистическое объяснение развитию живой природы. При решении проблемы вида советские биологи исходят из диалектико-материалистических основ марксизма-ленинизма и в частности — из учения о развитии природы и общества, с предельной ясностью сформулированного в классических трудах В. И. Ленина и И. В. Сталина.

Развитое в нашей стране мичуринское учение научно доказало и подтвердило на практике, что развитие (эволюция) органического мира совершается по диалектическим законам движения материи, что постепенные количественные изменения, наблюдаемые в процессе жизнедеятельности организмов, приводят к изменениям качественным, что противоречия между старой формой и новым содержанием, складывающиеся в процессе развития органических форм, являются подлинной движущей силой изменения и развития вида, что познание этих противоречий и путей их разрешения дает возможность практически управлять историческим процессом развития (ускорять эволюцию) организмов животных и растений, направляя его в сторону, желательную человеку.

Из материалистического представления, что организм находится в неразрывном единстве с теми условиями, которые ассимилированы им и стали условиями его существования, вытекает, что важнейшие свойства организмов, характеризующие специфическую наследственную природу того или иного вида, проявляются прежде всего в их отношениях к условиям жизни. К этим вполне конкретным и в каждом случае особым условиям приспособлены все экологические, физиологические и морфологические признаки, взаимосвязанное единство которых закреплено наследственностью и проявляется в специфических отправлениях организмов и в их жизненных циклах. Эти отношения организмов со средой складывались исторически, закреплялись в наследственности ряда поколений, определяя степень ее консерватизма и современную эпоху.

Необходимо подчеркнуть существующие в природе принципиальные различия в установлении отношений со средой у растительных и животных организмов. Теперь точно установлено и всеми принято, что причиной появления одних видов из других и причиной появления внутривидового разнообразия форм является изменение условий жизни организмов, изменение типа обмена веществ.

У животных важнейшее значение в установлении единства с условиями существования, с одной стороны, и в степени ответных реакций организма на изменение этих условий, с другой, имеет нервная система, ведущее значение которой в жизни животных так полно было показано акад. И. П. Павловым. Мы можем говорить, что все восприятия воздействий внешней среды животным организмом функционально опосредуются через нервную систему. Под ее контролем и регуляцией находится и обмен веществ, определяющий видовую специфику данного организма.

Отсутствие у растений нервной системы делает эти организмы качественно отличными от животных, у них все процессы установления единства с условиями существования, изменения обмена веществ и организации подчинены иным законам.

В связи с установлением ведущего значения нервной системы в жизнедеятельности животного организма стоят вопросы происхождения разноразличности тканей или, как говорит акад. Лысенко (1951), «зарождения в организме данного вида зачатков другого вида, формированию специфики которого более соответствуют новые условия внешней среды». В зоологии эти вопросы еще не нашли должного разрешения. Сделаны лишь первые шаги, которые привели пока к открытию бесклеточного живого вещества (Лепешинская, 1950).

Второе качественное отличие животных организмов от растительных, проявляющееся опять же в их различном отношении к внешней среде, заключается в способности животных активно передвигаться и избирать себе наиболее оптимальные условия существования, отвечающие требованиям их наследственной структуры.

Прежде чем говорить о содержании понятия вида в зоологии и давать определение вида, необходимо уточнить некоторую терминологию, в частности применяемые нами термины при классификации среды обитания животных. Мы различаем две категории условий обитания организмов, каждая из которых, однако, не представляет собой нечто самостоятельное, изолированное от другой:

1) условия внешней среды, или среда обитания,— общие природно-исторические условия, в которых развивались и осуществляются закономерные связи видов животных со средой, включающие и взаимообусловленные факторы биотического характера;

2) условия существования, или условия жизни,— непосредственные условия, в которых осуществляется жизнедеятельность организма, которые ассимилируются и являются дифференцирующим материалом организма, превращаются в свойство наследственности данного организма. Следовательно, та или иная среда обитания только тогда становится условиями существования того или иного организма, когда она будет ассимилирована им.

При характеристике конкретных условий существования данного животного могут быть еще выделены условия развития, т. е. непосредственные условия, соответствующие наследственным требованиям отдельных фаз и стадий развивающегося организма, ассимилируемые этими стадиями и делающие ту или иную стадию (фазу) развития качественно отличной от предшествующей и последующей.

Длительное развитие организмов в данных условиях приводит к закреплению в их наследственности вполне определенных свойств, выражающихся в его, в той или иной степени узкой, морфо-физиологической специализации. Подобное узкое приспособление того или иного вида к определенным условиям существования будет иметь место только в том случае, когда данное направление в историческом развитии данного организма будет закреплено естественным отбором, повышающим жизнеспособность вида в целом. Следовательно, приспособление вида к определенным условиям существования неизбежно связано с адекватными этой экологической обстановке изменениями и специализацией в его биологических, физиологических, морфологических и тому подобных качествах, что и приводит к невозможности его существования в других условиях.

Степень приспособленности того или иного животного к данным конкретным условиям среды определяется длительностью времени формирования того или иного вида, количеством поколений, развивающихся за тот или иной промежуток времени в определенных условиях среды.

Следовательно, чем более неустойчивыми были условия жизни и развития организмов на протяжении истории данного вида, тем пластичнее являются эти организмы, обладающие большей способностью изменяться и приспосабливаться к качественно иным условиям существования. Среди этих животных мы наблюдаем большое число видов, обладающих

широким диапазоном приспособляемости, с различной степенью легкости заселяющих новые территории. В этих новых для них условиях, хотя и близких экологически, происходит изменение наследственных свойств животных, приводящее к образованию новых форм, разновидностей или даже качественно отличных видов.

Видимо, этим можно объяснить хорошо известные факты наличия более обширных ареалов у палеарктических наземных животных (насекомые, птицы, млекопитающие), виды которых представлены здесь крупными, как правило, сериями разновидностей, по сравнению с узкими ареалами наземных видов в тропических странах, где наблюдается относительная стабильность условий существования, которая и привела к развитию организмов с устойчивыми морфо-физиологическими свойствами и к большой консервативности этих свойств. Об этом же свидетельствует присутствие в тропиках большого количества монотипических родов наземных животных, а также мономорфных или олигоморфных видов с узкими, как правило, ареалами.

Подобная закономерность характерна и для фауны рыб континентальных видов и фауны рыб континентальной ступени моря. Никольский (1950) указывает, что большая стенобионтность видов, слагающих фаунистические комплексы низких широт, обусловлена большей стабильностью и разнообразием сред обитания в низких широтах. Таким образом, ареалы видов рыб континентальных водоемов в высоких широтах, как правило, много шире, чем в тропиках. Однако наличие в тропических водах большего разнообразия сред обитания приводит к появлению внутри видов, населяющих эти области, большего разнообразия форм, чем в континентальных водах высоких широт.

Иная картина представляется нам при рассмотрении видового состава рыб пелагиали морей. В морях тропической и экваториальной зон условия существования оказываются настолько единообразными, что многие представители фауны пелагиали морей этих зон (рыбы, ракообразные и др.) обладают громадными ареалами и оказываются распространенными в этих водах почти повсеместно (тунцы, меч-рыба, пелагида и др.). Подобное весьма широкое распространение наблюдается также у большинства глубоководных рыб. Наоборот, в умеренных и высоких широтах области распространения видов пелагических рыб обычно значительно меньше.

Отмеченные общие закономерности развития видов и сложения фаунистических комплексов, обусловленные особенностями развития внешней среды в различных природно-ландшафтных зонах земного шара, должны быть дополнены указанием на развивающиеся одновременно видовые приспособления в размножении, регуляции численности видов, в отношениях хищника и жертвы и т. п. Все эти отношения данных видов, являющиеся отражением приспособленности этих видов к определенным абиотическим и биотическим факторам среды, неразрывно связаны друг с другом и представляют собой диалектическое единство. В настоящем сообщении удастся только частично рассмотреть некоторые из них.

Весьма интересные взгляды, тождественные во многих отношениях с разбираемыми нами положениями, высказал в одной из последних своих работ Васнецов (1953), который на примере филогенеза рыб подсемейства *Schizothoracinae* показал, что в жизни животных первенствующее значение имеют те компоненты среды обитания (условия жизни — в моем понимании), с которыми устанавливаются непосредственные отношения. Эти отношения вида к среде объединены закономерными связями, которые Васнецов предлагает именовать «экологическими корреляциями». На конкретных примерах изучаемых объектов Васнецов показал, что каждому виду, роду и другой систематической единице свойственны только такие специфические отношения со средой, которые закономерно обуславливают его морфо-физиологические особенности, и эти последние

в свою очередь обуславливают конкретные отношения со средой. Существование в природе подобных систем отношений видов обусловлено предшествующей историей данных видов, т. е. всеми фазами эволюции, в процессе которой складывались и развивались конкретные и специфичные только для данного вида системы отношений со средой.

Прежде всего следует отметить, что при рассмотрении проблемы вида и видообразования необходимо учитывать стадийность развития организмов и разнокачественность этапов развития видов.

Животные, переселившиеся или попавшие в новые условия, неизбежно изменяются сообразно воздействию этих новых условий, но сохраняют при этом некоторое время все свойства данного вида. Эта особенность, видимо свойственная всем видам животных и растений, направлена не только к сохранению единства и целостности данного вида. Она одновременно ведет к появлению внутри вида большого числа разнокачественных популяций, а внутри особей их достигается развитие разнокачественности тканей. Наличие последних является свойством более совершенного приспособления данного вида к сложным и меняющимся условиям существования и ведет к увеличению шансов на его сохранение и возможность широкого распространения. Таким образом, способность видов к частичной перестройке в процессе жизнедеятельности в меняющихся условиях среды исключает необходимость перехода к узкой специализации или к упрощенным условиям существования. Отсюда должны вытекать наши представления о сроках и темпах эволюции, которые, естественно, могут быть весьма различны.

Ошибка Дарвина при изучении этого процесса заключалась в том, что он, следуя своему принципу постепенности (текучести) эволюции, не увидел принципиальной разницы между видом и разновидностью и считал, что «разновидность — есть зачинающийся вид». Вид у Дарвина, таким образом, перестал быть реальностью и механически распался на серию отдельных — разновидностей или подвидов, а целость вида как низшей биологической категории перестала существовать. Такое неправильное понимание вида привело к утверждению о том, что во времени вид реально якобы существовать не может.

Ошибочность подобного понимания вида недавно была отмечена Лысенко, который показал, что «вид — это реально существующие отдельные, качественно особенные формы органической природы» (Лысенко, 1948, 1949, 1950).

Из сказанного вытекает, что советские биологи не могут совмещать в своем сознании концепцию эволюционной равноценности этапов развития с фактом объективного существования видов в природе.

Анализ имеющихся в зоологии фактов позволяет считать, что в процессе жизнедеятельности каждого вида внутри него и после его возникновения, вследствие расширения ареала и приспособления отдельных популяций к сложным и меняющимся условиям существования, образуются многообразные формы вида, наличие которых приводит к повышению устойчивости вида. Такое многообразие форм внутри вида является одним из характерных выражений приспособленности его к разнообразным и меняющимся условиям существования. Следовательно, мы можем говорить о том, что каждый вид существует в форме многочисленных разновидностей, обозначаемых нами для целей систематизации терминами «морфа», «форма», «варьетет», «подвид» и т. п. Этот процесс закономерен и ведет к повышению устойчивости вида, к сохранению его целостности. Каждая такая разновидность является частью вида, и, как всякая составная часть, она сохраняет и отражает специфические черты и свойства данного вида.

Ошибка Дарвина в этом вопросе заключалась в том, что он считал разновидности за самостоятельные категории, а поэтому сводил видовые отличия организмов к индивидуальным отличиям особей.

Зоологическая литература содержит многочисленные примеры, показывающие, что жизнедеятельность одного вида на территории обширного ареала, представляющего в отдельных его точках в той или иной степени отличные среды обитания, ведет к обильному расообразованию, частичному ослаблению или расшатыванию наследственности у отдельных популяций или особей вида и изменению их органов в различных, но адекватных среде направлениях. В области энтомологии хорошо изучена внутривидовая изменчивость у домашних и диких пчел (Алпатов, Попов); Зверева (1950) сообщила весьма интересные материалы по изменчивости морфологических признаков у личинок тендипедид, обитающих в различных водоемах или в отдельных участках одного водоема; Рубцов (1952) указал на резкие изменения в форме тела и количестве откладываемых яиц у червецов при перемене этими насекомыми кормовых растений; Бей-Биенко (1951) провел анализ внутривидовой изменчивости морфологических и биологических признаков у азиатской саранчи и у других видов саранчовых; Штакельберг, Мончадский, Беклемишев и др. приводят интересные сведения по изменчивости малярийных комаров, зоофилии и антропофилии отдельных подвидов их и т. п.; Куренцов (1950) отмечает обильное образование экологических рас и других внутривидовых форм у большого числа лесных вредителей Уссурийской тайги, и т. п.

В области гидробиологии большой интерес представляют исследования Кузнецова (1947, 1951) над изменчивостью моллюсков Баренцова моря в зависимости от солености воды, исследования Гурьяновой (1946) по видообразованию у морского таракана, экспериментальное исследование Гаевской (1916, 1938) над изменчивостью ракообразных — артемий, дафний, босмин и др.

В области протистологии особенно должны быть отмечены экспериментальные исследования Догеля (1929—1951), Полянского и Стрелкова (1938), Стрелкова (1939), Киль (1940) и др. над изучением изменчивости и выяснением причин ее у инфузорий из рубца жвачных и кишечника лошадей, работы Стрелкова (1951) над изменчивостью морских тинтинидея и обобщения Догеля (1951) по вопросам вида и видообразования, сделанные им в монографии по общей протистологии.

Громадное число примеров находим мы в литературе по ихтиологии [процесс «снеткования» корюшки, изменение рыб при пересадке в новые водоемы (например, при пересадке кефали из Черного моря в Каспийское и т. п.)], а также в литературе по систематике млекопитающих, птиц и пресмыкающихся (подвиды и кряжи белок, домовый мыши, прыткой ящерицы, различных птиц и др.).

Большое число примеров по паразитическим животным приведены в работах Павловского, Догеля, Быховского, Дубинина и др.

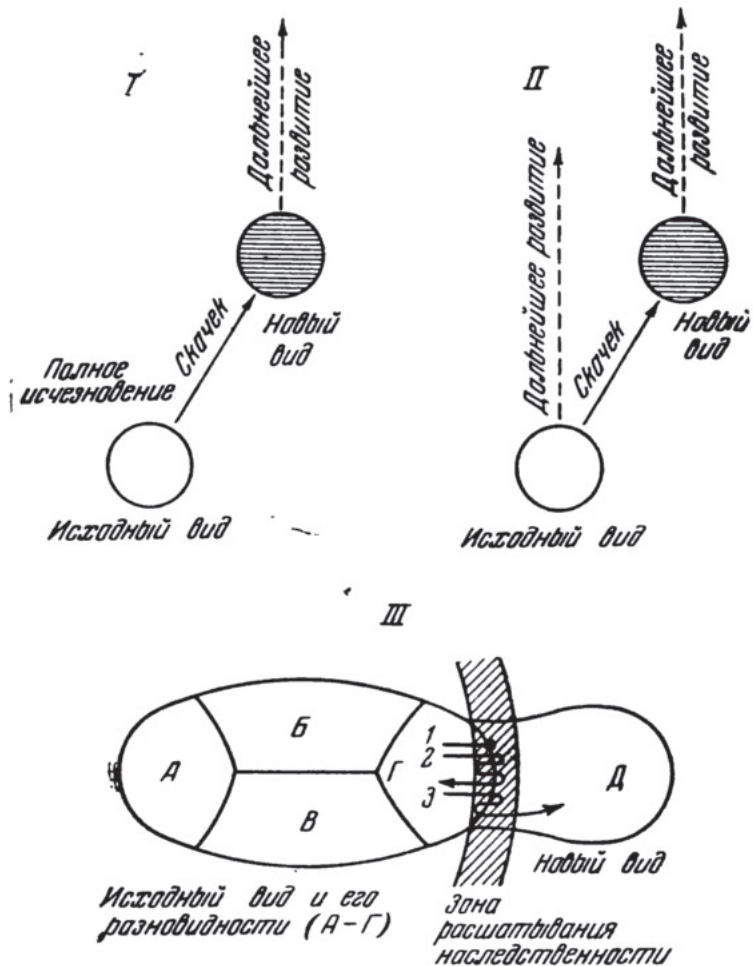
Все эти примеры, а также многочисленные другие материалы, которые невозможно даже перечислить в одном сообщении, наглядно иллюстрируют высказанные положения о том, что разновидности являются формой существования вида, определяющими его жизненность и возможность широкого расселения. Благодаря наличию и относительной нестойкости приобретаемых признаков организмы получают возможность быстро адаптироваться к различным изменениям среды обитания посредством образования в разной степени устойчивых вариаций, не обуславливающих, как правило, коренной перестройки наследственной структуры организмов. Если бы все приобретаемые признаки и свойства быстро закреплялись в наследственности и коренным образом меняли природу организмов, то за очень короткое время наследственная структура их оказалась бы настолько изломанной и перегруженной, избыточной множеством подчас противоречивых приспособлений к временным мелким изменениям среды, то это не способствовало бы сохранению целостности вида и его повышенной жизнеспособности.

Следовательно, наследственность уменьшает возможность более широкой приспособляемости организмов к изменяющимся условиям среды, что ведет к сохранению целостности природы вида. Но одновременно организмы могут частично изменяться, давать наследственно относительно неустойчивые вариации, что повышает пластичность вида.

К сожалению, многие исследователи, занимающиеся систематикой различных групп животных, не учитывают этой особенности изменчивости видов и часто, не проводя достаточного анализа наблюдаемых морфологических изменений, описывают большое число «новых видов», которые фактически являются только разновидностями одного вида.

Схема образования новых видов

*I*—непосредственное скачкообразное превращение исходного вида в новый, продолжающий дальнейшее развитие; все особи исходного вида погибают; *II*—непосредственное скачкообразное превращение исходного вида в новый, при котором особи обоих видов продолжают дальнейшее (в значительной степени параллельное, но самобытное) развитие; *III*—образование нового вида (*Д*) из особей исходного вида (*Г*), существующего в форме четырех разновидностей (*А—Г*). Зона наступления резких изменений условий существования в области распространения разновидности *Г*, приводящих к расшатыванию наследственности особей исходного вида, заштрихована. Стрелками показаны три возможных пути изменений особей исходного вида под воздействием наступивших резких изменений обычных условий их обитания: *1* — особи исходного вида (разновидности *Г*), попав в новые условия, не могут к ним приспособиться и погибают; *2* — особи исходного вида (разновидности *Г*), попав в новые условия, изменяются, наследственность их ослабляется, но при снятии этих новых условий и установлении прежних, они возвращаются к исходному типу; *3* — особи исходного вида (разновидности *Г*), попав в новые условия, изменяются, наследственность их расшатывается, наступает качественный скачок — образование нового вида *Д*.



Очевидно, что количественные изменения у животных, приводящие к появлению внутри вида определенных группировок форм при обитании в различных условиях существования, находят выражение в весьма различных их морфо-физиологических особенностях. У таких организмов при поселении в несходных условиях жизни происходящие изменения могут трактоваться как направленная изменчивость, длящаяся в очень многих поколениях. Однако до тех пор, пока наследственность этих особей остается типичной для вида в целом, хотя и несколько ослабленной, и имеет место появление большого числа разнокачественных особей, обратимость наблюдаемых явлений, вероятно, возможна.

Только при определенных условиях воздействия среды обитания может возникнуть и возникает закрепление в наследственности новых норм требований, свойств и признаков, что и приводит к скачкообразному, необратимому процессу образования нового вида, обладающего новой консервативной наследственностью (см. рисунок). Условия, при которых наступает образование нового вида, могут быть весьма различны, но это всегда те условия, которые изменяют обмен веществ животного. Схематично эти отношения можно представить себе в следующем виде (см. рисунок). В случае, когда исходный вид на ранних этапах своего существо-

вания (но уже после окончательного формирования и установления всех присущих ему общевидовых свойств) не расширил своего ареала, а, следовательно, не существует еще в форме многочисленных разновидностей, он может, при резком изменении условий целиком перейти в новый вид. В этом случае от старого (исходного) вида может не остаться живых особей; исходный вид исчезает. Подобный процесс, видимо, очень редко наблюдается в природе, но возможность подобного течения процесса видообразования вполне допустима (см. рисунок, I).

Значительно чаще, но тоже не часто, при подобном процессе превращения из вида в вид удается наблюдать одновременное существование наряду с исходным видом и его формами нового вида с его формами (разновидностями, подвидами и т. п.). Важно при этом, что первоначальный качественный скачек (взрыв) произошел в период, когда у исходного вида не было еще разновидностей, как форм существования данного вида (он был еще монолитен). О том, что процесс совершался именно в этот момент, говорит изучение всей последующей (параллельной в значительной степени, но самобытной) эволюции данных двух видов. К этой категории фактов относится, например, происхождение перьевых клещей *Freyaana anatina* (Koch) от *F. largifolia* W. Dub., происхождение видов рода *Sulanysus* W. Dub. и т. п. (так называемые, «сопряженные виды» по Догелю, 1948; В. Дубинин, 1951). Схемы описанных процессов видообразования изображены на рисунке (II).

Совершенно иным путем идет образование нового вида, когда исходный вид существует в форме многочисленных разновидностей (полиморфный вид с широким ареалом), возникших в связи и под влиянием расселения особей его в новые отличные друг от друга среды обитания. В таких случаях, которые мы весьма часто можем наблюдать в природе, схема процесса видообразования будет иметь следующий вид (рисунок, III). Если в одной из точек общего ареала вида происходят резкие изменения условий существования, то популяции вида, находящиеся в сфере влияния этих изменившихся условий, вынуждены так или иначе на них реагировать. Возможны при этом три основные направления ответных реакций. В случае, когда популяции вида не могут приспособиться к этим новым измененным условиям, не могут их ассимилировать и соответственно измениться, они погибают. С другой стороны, при изменении условий популяции могут начать приспосабливаться к этим измененным условиям, под влиянием которых они изменяются в своих морфо-физиологических свойствах. В этих случаях мы наблюдаем ослабление наследственности у слагающих их особей, которые при длительном воздействии новых факторов среды могут обособиться в самостоятельную разновидность данного вида. Однако при возврате к прежним условиям, характерным для исходной разновидности вида, наблюдается возврат начавших изменяться популяций к прежнему состоянию. Наконец, когда особи популяций исходной разновидности вида попадают под воздействие новых измененных условий и видоизменяются адекватно этой среде, может наблюдаться расшатывание их наследственности, накопление новых количественных и качественных особенностей и скачкообразное образование нового, качественно обособленного вида (см. рисунок).

Здесь необходимо специально оговориться, что мы не рассматриваем этот процесс как тождественный «учению о преадаптациях». Таковых нет и не может быть потому, что достигнутый естественным отбором и подбором уровень приспособленности организмов к новым условиям существования не означает невозможности накопления самых различных адаптаций, разнородности направлений в этих приспособлениях. В подобном процессе ясно выражено явление адаптивной радиации форм, при котором некоторые новые изменения у части особей вида вызывают установление новых отношений со средой, что и приводит к скачкообразной реализации возникающих противоречий, к скачкообразному изменению



прежних экологических отношений на новые экологические отношения. Понимание этого процесса значительно облегчается, если проанализировать функции большинства изменяющихся органов животных с точки зрения принципа смены функций, мультифункциональности этих органов, принципа, который был намечен еще Дарвином и нашел столь блестящее развитие в работах В. О. Ковалевского и других русских зоологов-морфологов.

Установление новых экологических отношений со средой обитания, ведущих к образованию новых видов, может достигаться различными путями: 1) видообразование может явиться следствием происшедших резких изменений в среде обитания (например, при изменении существенных элементов среды, изменении питания и т. п.); 2) видообразование может наступить вслед за переселением исходного вида в новую среду обитания; 3) видообразование может наступить под влиянием появления новых биотических факторов; например, при вселении в ареал данного вида нового антагонистического вида — конкурента места, пищи, хищника или паразита. Указанные пути, конечно, не исчерпывают всего многообразия причин видообразования, но являются наиболее распространенными и главнейшими из них.

При этом необходимо особенно подчеркнуть известное указание акад. Лысенко (1950, 1951) о принципиальных различиях во внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях, организмов, являющихся существенным критерием определения видовой самостоятельности той или иной группы животных. Особи разных видов, как правило, живут за счет и в ущерб другим видам. Однако при рассмотрении жизни вида в целом наблюдается, что как межвидовые, так и внутривидовые взаимоотношения организмов претерпевают значительные изменения.

Если взаимоотношения между отдельными видами животных более или менее ясны и не вызывают особых трудностей как при их изучении, так и при выяснении их значения в процессах видообразования, то взаимоотношения между особями одного вида требуют специального изучения и объяснения. Эти внутривидовые взаимоотношения явились камнем преткновения для многих исследователей и служили поводом для ошибочных построений теории видообразования.

После выступления Лысенко (1948), отметившего мальтузианские ошибки в эволюционной теории Дарвина и показавшего, что явления внутривидовой борьбы (как фактора эволюции) в природе имеют весьма ограниченное значение или вообще отсутствуют, многие биологи стали просто говорить об отсутствии явлений внутривидовой борьбы. Мы считаем принципиально неверным решение вопроса путем постановки вопроса — есть или нет внутривидовая борьба, например, среди животных. Этот вопрос должен решаться только в плане изучения значения той или иной степени противоречивых взаимоотношений особей одного вида для жизни вида в целом и роли их в процессе изменения этого вида, т. е. в процессе видообразования. Только при такой постановке вопроса все известные к настоящему времени факты внутривидовых взаимоотношений особей (иногда враждебных) могут найти правильное объяснение.

В ихтиологии известны многие примеры, говорящие о том, что на ранних этапах онтогенеза обеспеченность пищей, например, у пресноводных бентосоядных рыб более велика (мальки питаются планктоном), чем на поздних (переход к питанию бентосом). Поэтому говорить о ведущей роли противоречий внутри вида из-за пищи, приводящих к гибели части особей и дивергенции этих организмов, в данном случае нельзя. Все наблюдаемые у этих рыб приспособления, обеспечивающие выживание потомства и регулирующие численность стада, являются свойствами вида, развившимися в связи с необходимостью сохранить относительную стабильность данного вида, а не увеличить противоречия, приводящие к «элиминации менее приспособленных», как это трактовалось до сих пор.

Например, у многих карповых рыб и сегов при ухудшении условий питания наблюдается резкое замедление темпа роста и запаздывание наступления половой зрелости, что приводит в результате к уменьшению пополнения и, следовательно, к сокращению поголовья стада в соответствии с кормовыми ресурсами данного водоема (измельчание рыб при плотной посадке в водоемы, процесс «снеткования» корюшки и т. п.). Рыбы, обладающие меньшей пластичностью роста (тресковые, окуневые и др.), кроме регуляции численности стада путем замедления роста, в малокормные годы переходят на частичное питание особями младших возрастов того же вида. У некоторых рыб (балхашский окунь) такой способ регуляции популяции вида является вполне закономерным и ведет к процветанию вида без изменения каких-либо морфо-физиологических особенностей, свойственных данному виду (Никольский, 1950).

Подобное явление наблюдается и в других группах животных. Например, уменьшение численности хищных птиц в годы малой численности мышевидных грызунов, когда наблюдается меньшее число откладываемых яиц и большая смертность птенцов в гнездах, задержка в росте и развитии у паразитических ленточных червей при развитии их в кишечнике животного в условиях перенаселенности (опыты Павловского и Гнездилова, 1951) и т. п.

Интересные данные были получены Мончадским (1936) при изучении внутривидовых взаимоотношений у личинок комаров семейства Culicidae. Автор показал, что на определенных этапах развития некоторых личинок комаров развивающаяся внутривидовая борьба между особями одного вида (пожирание себе подобных) имеет прогрессивное значение, определяя выживаемость этих видов и развитие у них целого ряда специальных приспособлений, в целом способствующих повышению жизнеспособности этих видов. Однако дальнейшая эволюция этих группировок идет в направлении уничтожения первоначально возникающих антагонистических внутривидовых взаимоотношений. Так, например, у личинок комаров подсемейства Chaoborinae подвижные и сильно пигментированные личинки рода *Cryophila* Edw. активно нападают и пожирают себе подобных, наряду с личинками комаров других видов. Однако уже в роде *Chaoborus* Licht. эти явления элиминированы путем развития приспособлений к малоподвижному образу жизни, значительной редукции пигмента (максимальная прозрачность тела) и развития специальных гидростатических аппаратов, дающих возможность находиться во взвешенном состоянии в толще воды и изменять удельный вес тела в зависимости от температуры воды, увеличения веса тела при заглатывании пищи и т. п. Благодаря развитию этих приспособлений личинки *Chaoborus* вышли не только из сферы внутривидовой, но в значительной мере и из межвидовой борьбы. У других хищных личинок комаров ликвидация внутривидовой борьбы идет по линии переноса сферы охоты в другую среду обитания, а в роде *Megarhinus* Rob. — Desv. осуществляется за счет развития специальных защитных приспособлений — создание прочного механического панциря у одних видов (преобразование тонких волосков в шипы и развитие толстых хитиновых покровов) или резкое увеличение длины волосков, создающих вокруг тела личинки широкую чувствительную (предупреждающую) зону.

Приведенные примеры отчетливо показывают, что даже при наличии явлений внутривидовой борьбы, которой после Дарвина ошибочно приписывалось ведущее значение в процессах видообразования, перестройки морфо-физиологических особенностей вида, выходящих за пределы регуляторных приспособлений данного вида к среде, не происходит. Таким образом, анализ многочисленных зоологических материалов еще раз подтверждает правильность положений мичуринской биологии о том, что только изменение отношений организмов со средой приводит к перестрой-

ке наследственности исходного вида и к скачкообразному становлению качественно нового вида; эти же причины определяют все основные биологические отправления организмов.

В результате большого числа накопленных биологами данных и оценки их с позиций ленинско-сталинской теории развития в настоящее время представляется возможным наметить основные этапы и стороны процесса видообразования.

Общей и единой основой процесса видообразования является смена форм движения, смена эволюционного этапа развития на скачкообразный, революционный. Становление нового вида может происходить как непосредственно «из вида в вид», так и проходить подготовительную фазу эволюционных накоплений новых качеств в разновидности вида. Последняя, однако, является только формой внутривидовой изменчивости исходного вида, не является абсолютно необходимым этапом и при своем возникновении не обязательно должна приводить к скачкообразному процессу перехода данной формы в новое качественное состояние — новый вид (Дубинин, 1951).

Углубленное изучение двойственной природы процесса видообразования стало возможным благодаря развитому И. В. Сталиным в труде «Относительно марксизма в языкознании» учению о законе перехода одного качественного состояния в другое, учению о наличии двух форм скачков в развитии: формы внезапного взрыва и формы постепенного перехода («длительного скачка»).

При сопоставлении закономерностей развитого И. В. Сталиным учения о диалектическом развитии в природе и обществе с явлениями, наблюдаемыми в процессе видообразования, мы далеки от мысли переносить социальные явления в природу. Здесь нами усматриваются только некоторые аналогии, помогающие нам более детально разобраться и понять сущность процесса видообразования.

Еще Дарвином было показано, что новые виды могут возникать в результате борьбы за существование, являющейся одной из движущих сил процесса эволюции, и формирующего влияния условий жизни организмов. Эта мысль получила дальнейшее развитие в трудах Мичурина и Лысенко, которые показали, что «когда новый и старый виды являются конкурентами, что далеко не всегда бывает, одновременно с зарождением нового вида в недрах старого зарождается и конкуренция за условия жизни. Эту конкуренцию, поскольку зарождающийся новый вид еще как бы входит в старый, вернее является как бы разновидностью старого вида, можно назвать внутривидовой, но одновременно она является уже и межвидовой, между старым и новым обособляющимся видом» (Лысенко, 1949).

Возникновение при видообразовании подобной конкуренции неизбежно должно привести к перерыву постепенного развития, к скачкообразному переходу одного качественного состояния старого вида к новому, отличному качественному состоянию нового вида, резко отграничивающего эти два вида друг от друга в смысле их требований к условиям жизни. Известно, что чем более близки по своим потребностям организмы разных видов, тем более жестокая борьба и конкуренция происходит между ними. Следовательно, отсутствие скачкообразного становления нового вида при наличии зародившейся межвидовой борьбы неизбежно приведет к гибели отделившийся, еще жизненно неустойчивый вид.

Примерами образования видов путем взрыва могут служить следующие. В. О. Ковалевский (1873, 1874, 1875) первый обратил внимание на то, что в процессе эволюции (исторического развития) однопалой конечности лошади происходило не укорочение боковых пальцев, а, наоборот, удлинение среднего (III) пальца, которое уже вторично привело к редукции боковых пальцев. Одновременно с этим у предковых форм лошади в процессе приспособления к быстрому бегу в условиях открытой степи

произошло изменение угла постановки всей конечности из более отклоненного назад в более вертикальный. Эти преобразования явились важнейшим условием, определившим всю дальнейшую эволюцию непарнокопытных. Можно предполагать, что подготовленный в процессе жизнедеятельности предковых форм современной лошади усиленный рост костей среднего пальца, поддержанный естественным отбором, привел к резким морфо-физиологическим и биомеханическим изменениям конечностей животных. Эти изменения наступили относительно внезапно (развитие их носило взрывной характер), о чем свидетельствуют расцвет животных с однопалой конечностью и быстрое вымирание форм с тремя пальцами.

Вторым примером крупных морфо-физиологических преобразований животных, происшедших по типу взрыва, может служить происхождение паразитических муравьев рода *Symbiotugma* К. Агп. из муравьев рода *Murgica* L. Исследования К. Арнольди (1933) показали, что «известные виды *Murgica* дали и дают материал для относительно быстрых, разновременных и идущих в разных направлениях процессов преобразования некоторых признаков, очевидно, в тесной связи с переходом к паразитическому или полупаразитическому образу жизни».

Среди других паразитических животных несколько примеров подобного рода приведены в работах В. Дубинина (1950, 1951, 1953): образование обособленного вида *Freyana anatina* (Koch.) и *F. largifolia* W. Dub. в связи с развитием на маховых перьях утиных птиц своеобразной «зоны коридорчиков», так называемые «сопряженные виды и роды» у перьевых клещей *Sulanyssus* W. Dub., *Connivelobus* W. Dub. и т. п.

Интересные данные, характеризующие бурно протекавшее развитие олигоценовых тресковых, получил Данильченко (1951) при изучении ископаемых рыб майкопских отложений Кавказа. Этот автор показал, что наиболее древним представителем этого семейства является род *Palaeogadus* из нижнеолигоценовых отложений Кавказа, Карпат и Швейцарии. Уже в среднем олигоцене рыбы этого рода по морфологическим признакам могут быть разделены на три подрода, впоследствии резко обособляющихся и давших начало трем современным подсемействам тресковых рыб. Одна из этих групп рыб (подрод *Palaeogadus*), по мере перехода к пелагическому образу жизни, дала начало подсемейству тресковых (*Gadinae*), другая (подрод *Lotimorpha*), преимущественно распространенная в прибрежно-литоральной зоне, образовала подсемейство налимов (*Lotinae*), а третья (подрод *Ruppellianus*) имеет непосредственное отношение к возникновению подсемейства *Merluccinae*.

Приведенными примерами не исчерпываются все зоологические материалы, позволяющие установить наличие взрывного характера преобразований в процессе развития животных. К сожалению, огромный арсенал фактов остается еще до настоящего времени непроанализированным под этим углом зрения. В этом процессе, наряду с отмеченными воздействиями изменяющихся условий обитания, важную роль играют возникающие антагонистические отношения между организмами. Развивающиеся при этом острые противоречия и разрешаются в форме взрыва, резко и бурно протекающего процесса видообразования. Эти изменения в некоторых случаях идут настолько далеко, что выходят уже из формальных границ данного рода и могут нами рассматриваться как возникновение признаков новых родов. Тот факт, что мы иногда принимаем возникающие признаки за родовые и наряду с этим считаем их близкими с исходными признаками видов, говорит об отсутствии принципиальных различий между теми и другими. Следовательно, мы не можем искать для развития родовых признаков каких-то особых закономерностей, лежащих вне общей наследственной структуры организмов, а должны исходить при этом из анализа характера и направлений изменения видовых признаков и свойств организмов.

Относительная редкость проявления взрывного характера преобразо-

ваний при развитии организмов, возможно, служит указанием на то, что как ни значительна и разнообразна в процессе исторического развития изменчивость наследственности и как ни велико значение антагонистических отношений организмов, «начальный момент эволюции и первые шаги ее крайне трудны и сложны и, вероятно, из массы возможных случаев удаются лишь очень немногим» (Арнольди, 1933). Однако, как только этот этап в эволюции будет пройден, то дальнейшее развитие может пойти очень далеко и сравнительно быстро, определив совершенно новое направление филогенеза. Несомненно при этом, что темпы преобразований (мера взрыва, мера скачка), так же как характер и глубина изменения свойств и признаков организмов, могут быть весьма различны.

Совершенно иные отношения будут иметь место при образовании нового вида в недрах старого, когда не происходит одновременного зарождения конкуренции за условия жизни. В этих случаях мы будем наблюдать переход от старого качественного состояния к новому не путем взрыва, а путем постепенного накопления в разновидности старого вида элементов нового качества нового вида, путем постепенного отмирания элементов старого качества. Решающими факторами в этом процессе будут воздействия условий внешней среды. Творческая роль естественного отбора и подбора в этом случае проявляется в постоянном усилении, т. е. в создании новых свойств и признаков организма путем длящейся изменчивости. В этом отношении совершенно прав был Дарвин, который указывал, что изменчивость организмов, как правило, идет в направлении отбора.

Сложность и малая изученность этого процесса позволяет в настоящее время только в самой общей форме наметить следующую схему, сгруппировав ориентировочно наблюдаемые явления в три крупных периода (Завадский, 1949; Дубинин, 1951):

1. Период эволюционного накопления внутривидовых изменений, расшатывание наследственности у части особей вида на том или ином участке ареала, возникновение большого разнообразия форм, выраженного в некоторой разнокачественности наследственной природы слагающих вид организмов (предпосылки превращения).

2. Период скачкообразного перехода от прежних экологических отношений к новым (превращение вида). Закрепление в наследственности части особей исходного вида определенных признаков (путем длящейся во многих поколениях изменчивости, усиливающей накопление новых качеств) и революционное разрешение конфликта между новым содержанием и старой формой. Скачкообразное образование нового вида. При этом мы считаем, что до тех пор, пока особи приобрели только экологические либо только физиологические особенности, но они еще не нашли должного морфологического подтверждения, говорить о возникновении нового вида еще нельзя.

3. Период эволюционного становления нового вида, характеризующегося закреплением новой наследственности, усовершенствованием новых морфо-физиологических свойств и признаков соответственно новым экологическим отношениям (консолидация формы и функции), приобретение специфических общевидовых признаков и приспособлений, как плодовитость, численность, длительность жизни, цикл развития и т. д.

Резкость такого скачка может быть различной. Она зависит от конкретных условий развития организмов. В определенных условиях сам скачкообразный переход одного вида в другой может осуществляться и в нескольких поколениях, а в других он подготавливается и протекает на протяжении весьма длительного времени и многих поколений, что, вероятно, зависит от характера и быстроты расшатывания наследственности и степени влияния условий жизни (Дубинин, 1951).

Подводя итог сказанному, мы должны признать, что вид является формой существования живого вещества, этапом исторического развития ор-

ганической материи. Одновременно вид должен рассматриваться и как единица измерения многообразия живого вещества в природе, которое характеризуется вполне определенными и свойственными только данному состоянию живого вещества экологическими, физиологическими, биологическими и морфологическими свойствами и признаками.

Вид, таким образом, есть скачкообразно возникшая, качественно отграниченная группировка организмов, близко родственных по происхождению, характеризующаяся определенным ареалом и нормой требований к условиям жизни, к которым приспособлены все их экологические, физиологические и морфологические особенности, взаимосвязанное единство которых закреплено в наследственности и проявляется в специфических отправлениях организмов и в их жизненном цикле.

К этому необходимо добавить, что скачкообразный переход организмов от одного качественного состояния к другому, новому, качественному состоянию подготавливается собственной жизнедеятельностью организма в результате накопления воздействий условий существования. Последнее ведет к возникновению и обострению противоречия между старой формой и новым содержанием, которое и разрешается благодаря наличию перерывов непрерывного хода развития.

Пользуясь этими критериями определения вида, мы получаем возможность не только дать ему подробную характеристику, но и выявить между видами, даже самыми близкими и родственными, определенный пробел или перерыв (гиатус). Существование этого перерыва в морфологических, физиологических или экологических свойствах и признаках между видами объясняется не вымиранием промежуточных форм в процессе борьбы за существование или внутривидовой борьбы, как это ошибочно трактовал Дарвин, а имевшим место качественным скачком, перерывом в постепенном развитии того или иного вида. Подобного перерыва мы не наблюдаем между разновидностями одного вида именно потому, что здесь наблюдалось только эволюционное развитие.

### Литература

- Арнольди К. В., 1933. Об одном новом роде муравьев в связи с происхождением родовых признаков муравьев-паразитов, *Энтомол. обозр.* т. XXV, 1—2.
- Бей-Биенко Г. Я. и Мищенко Л. Л., 1951. Саранчевые фауны СССР и сопредельных стран, ч. I и II, *Опред. по фауне СССР*, изд. Зоол. ин-та АН СССР, Л.
- Васнецов В. В., 1953. Целостность экологии вида у рыб (экологические корреляции). *Очерки по общим вопросам ихтиологии*, Изд. АН СССР, Ихтиол. комиссия, М.—Л.
- Виноградов Б. С., 1946. К вопросу о морфологической дивергенции близких форм млекопитающих, *Тр. Зоол. Ин-та АН СССР*, т. VIII, 1.
- Гаевская Н. С., 1916. Изменчивость *Artemia salina*, *Тр. Особ. зоол. лабор. АН*, сер. 2, вып. 3, СПб.
- Гурьянова Е. Ф., 1946. Индивидуальная и возрастная изменчивость морского таракана и ее значение в эволюции рода *Mesidothea* Rich., *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, т. VIII, 1.
- Данильченко П. Г., 1951. Рыбы Майкопских отложений Кавказа, автореф. докт. дисс., изд. Зоол. ин-та АН СССР.
- Дарвин Ч., 1939. Происхождение видов путем естественного отбора, *Соч.*, т. 3, Изд. АН СССР, М.—Л.—1951. Изменения домашних животных и культивируемых растений, *Соч.*, т. 4, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Дмитриев Г. В., 1951. О пищевой специализации и возникновении биологических форм у насекомых, *Агробиология*, 4.
- Догель В. А., 1929. Простейшие, малоресничные инфузории сем. *Ophryoscolecidae*. *Опред. по фауне СССР*, изд. Зоол. ин-та АН СССР, Л.—1949. Явление «сопряженных» видов у паразитов и эволюционное значение этого явления, *АН КазССР*, 74, сер. паразитол., вып. 7.—1951. *Общая протистология*, изд. «Сов. наука», М.
- Дубинин В. Б., 1950. Наблюдения над изменчивостью наследственности у чесоточных клещей, обитающих на различных млекопитающих, *Зоол. журн.*, т. XXX, 1.—1950 а. О специфичности перьевых клещей в связи с эволюцией их хозяев, *Усп. совр. биологии*, т. XXIX, 3.—1951. О видовых критериях у паразитических

- животных, Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, т. XIII.—1953. Перьевые клещи Analgesoidea, ч. II. Сем. Epidermoptidae и Freyanidae, Фауна СССР, Паукообразные, т. VI, 6.
- Зверева О. С., 1950. Новые формы личинок Tendipedidae (Diptera) из рек Печоры и Вычегды, Энтотомол. обозр., т. XXXI, 1-2.
- Киль С. Г., 1940. Экспериментальное исследование изменчивости *Diplodinium dentatum* (Infusoria, Ophryoscolecidae, Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. Герцена, 30).
- Ковалевский В. О., 1873. Osteология *Anchitherium auerelianense* Cuv. как формы, выясняющей генеалогию лошади (*Equus*), Изв. АН, СПб., т. XX, 5.—1874. Монография рода *Anthracotherium* Cuv. и опыт естественной классификации ископаемых копытных, «Palaeontographica», т. XXII, 3.—1875. Osteология двух ископаемых видов из группы копытных, Изв. Об-ва люб. ест., антроп. и этногр., т. XVI, 1.
- Кожанчиков И. В., 1941. Об условиях возникновения биологических форм у *Gastroidea viridula* Dg., Тр. Зоол. ин-та, АН СССР, т. VI, 4.—1946. Биологические формы ивового листоеда (*Lochmaea iargeae* L.), там же, т. VIII, 1.
- Кузнецов В. В., 1947. Популяции некоторых массовых видов морских беспозвоночных восточного Мурмана, Зоол. журн., т. XXVI, 2.—1951. Изменчивость плодовитости и скорости роста у морских беспозвоночных, ДАН СССР, т. LXXXI, 2.
- Кузнецов В. В. и Матвеева Т. А., 1949. Влияние плотности поселений на некоторые биологические процессы в природных популяциях *Balanus balanoides* (L.) на восточном Мурмане, ДАН СССР, т. LXIV, 3.
- Куренцов А. И., 1950. Об экологических формах у некоторых короедов и бабочек уссурийской фауны, Чтения пам. Н. А. Холодковского, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Лепешинская О. Б., 1950. Происхождение клеток из живого вещества и роль живого вещества в организме, Изд. АМН СССР.
- Лысенко Т. Д., 1948. О положении в биологической науке, Сельхозгиз, М.—1949. Естественный отбор и внутривидовая конкуренция, Сельхозгиз, М.—1950. Итоги работы ВАСХНИЛ, Соц. сельск. хоз-во, 11.—1951. Новое в науке о биологическом виде, Философск. вопросы совр. биологии, Изд. АН СССР.
- Марков Г. С., 1948. Против антидарвинистических теорий в паразитологии. Усп. совр. биологии, т. XXV, 2.—1951. Против паразитологических измышлений расистов, Вестн. Ленингр. ун-та, 4.
- Матвеев Б. С., 1945. О соотношении между скелетообразующей и железистой функциями кожи рыб в онтогенезе и филогенезе, ДАН СССР, т. XLIX, 7.
- Мечников И. И., 1950. Очерк вопроса о происхождении видов, Избр. биол. произв., сер. «Классики науки», Изд. АН СССР.
- Мончадский А. С., 1936. Личинки комаров сем. Culicidae СССР и сопредельных стран, Определ. по фауне СССР, изд. Зоол. ин-та АН СССР, 24.
- Никольский Г. В., 1950. Частная ихтиология, изд. «Сов. наука», М.
- Павлов И. П., 1949. Избр. произв., Изд. АН СССР.
- Павловский Е. Н., 1934. Организм как среда обитания, Природа, 1.—1946. Условия и факторы становления организма хозяином в процессе эволюции, Зоол. журн., т. XXV, 4.
- Павловский Е. Н. и Гнездилов В. Г., 1951. Выживаемость лентецов при различной интенсивности заражения ими собак, Чтения пам. Н. А. Холодковского, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Полянский Ю. И. и Стрелков А. А., 1938. Экспериментальные исследования изменчивости некоторых Ophryoscolecidae, Тр. Петергоф. биол. ин-та, 16.
- Рубцов И. А., 1952. О направленной изменчивости в связи с кормовой специализацией у ивовой щитовки, Зоол. журн., т. XXXI, 2.
- Самохвалова Г. В., 1951. Получение наследственных изменений у тлей при перемене кормовых растений, Журн. общей биологии, т. XII, 3.
- Семенов-Тянь-Шанский А. П., 1910. Таксономические границы вида и его подразделения, Зап. АН, т. XXV, 1.
- Смирнов Е. С. и Келейникова С. И., 1950. Изменение жизненности и наследование приобретенных признаков у *Neomyzus circumflexus* Buckt. (Aphididae), Зоол. журн., т. XXIX, 2.
- Сталин И. В., 1950. Марксизм и вопросы языкознания, Госполитиздат, М.—1952. Экономические проблемы социализма в СССР, Госполитиздат, М.
- Стрелков А. А., 1939. Паразитические инфузории из кишечника непарнокопытных сем. Equidae (монография), Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. Герцена, 17.
- Холодковский Н. А., 1910. О биологических видах, Изв. АН, сер. VI.
- Шмальгаузен И. И., 1947. Проблемы дарвинизма, изд. «Сов. наука», М.
- Штегман Б. К., 1948. О функциональном значении подвидовых признаков у тростниковой овсянки (*Emberiza schoeniclus* L.), Зоол. журн., т. XXVII, 3.