

АДАПТИВНА ЛИ ЭВОЛЮЦИЯ И ЧТО ТАКОЕ ВИДОВЫЕ ПРИЗНАКИ?

Д. Н. К а ш к а р о в

Кафедра зоологии позвоночных ЛГУ

Мы представляем себе эволюцию, как процесс адаптивной дивергенции. Филогенетическое развитие, эволюция — это процесс приспособления видов и более крупных групп к изменяющейся среде с вымиранием менее приспособленных. «Причем приспособлением мы обозначаем такие изменения структуры и функций органов, которые оказываются полезными для их обладателей при происходящих изменениях внешней среды [Северцов (Sewertzow, 1931)]. С нашей точки зрения, адаптация универсальна. Организм, не приспособленный к среде обитания, не может существовать. Факт процветания вида в тех или иных условиях есть показатель его приспособленности к этим условиям. Создается приспособленность путем естественного отбора. Таковы представления у дарвинистов.

Однако имеется и иное мнение. В книге Шелла «Evolution» (Shull, 1936) мы читаем: «Несомненно существовало и существует преувеличенное представление о приспособленности животных и растений; многие признаки, считавшиеся некоторыми натуралистами за адаптивные, вероятно, вовсе не имеют полезного значения; другие черты, являющиеся полезными, не имеют существенного значения для процветания их обладателей». Шелл считает, что приспособительными являются признаки некоторых крупных групп — классов (рыб, птиц). Но уже другие классы позвоночных не обнаруживают столь явной приспособленности, а среди беспозвоночных приспособленности не обнаруживают даже типы. Среди отрядов млекопитающих (более изученной группы) рукокрылые, ластоногие, киты, сирены хорошо приспособлены к их среде обитания; имеются приспособительные черты и в других отрядах. Яркие примеры приспособленности можно найти среди семейств. Но для родов труднее доказать приспособительное значение отличительных признаков. Так, например, пантеры и ягуары образуют род *Felis*, а рыси род *Lynx*. Одно из различий между ними состоит в том, что первая группа имеет одним верхним ложнокоренным зубом больше, нежели последняя. «Почти непостижимо, — говорит Шелл, — чтобы это различие имело какое-либо функциональное значение в жизни этих животных». Приспособительное значение других отличий между ними, например, в размерах, мало в сравнении со значением характерных черт семейства, к которому принадлежат оба рода.

«В различиях между двумя видами того же рода обычно невозможно видеть какой-либо адаптации», — продолжает Шелл. Обычно эти различия касаются размеров и окраски. Различия обычно бывают небольшими. Например, различия в размерах между бурндуками (род *Eutamias*) не превышают 10% их величины, и полосы на теле у одного вида менее бросаются в глаза, чем у другого. Но все они

легко заметны благодаря этим полосам [см. табл. XXIV, Энтони (H. E. Anthony, 1929)]. Различия между видами дикообразов заключаются в различиях цвета волос, ширины светлых и темных колец на них. Эти признаки не могут являться адаптивными. «Является исключением,— говорит Шелл,— если различие между двумя видами того же рода выгодно для того или иного вида». В мнении некоторых, что отсутствие возможности признать такого рода отличия адаптивными объясняется лишь нашим незнанием, Шелл видит намерение «удалить камень преткновения с пути одной из теорий эволюции (particular theory of evolution)».

Раз приспособленность падает от более крупных единиц к меньшим, то «если происхождение разных групп таково, как это рисует система, т. е. сперва возникает вид, который постепенно вырастает в высшие группы, то адаптация отстает от эволюции. Это имеет важное значение по крайней мере для двух теорий эволюции».

Если бы это было так, то наше вышеуказанное представление об эволюции было бы неправильным, так как, согласно этому представлению, вид распадается на новые виды, более приспособленные к существующим условиям или соответствующие иным условиям, в которые вид попадает благодаря переселению или изменению среды на месте.

У Шелла, хотя он прямо этого не говорит, имеется определенная тенденция против указанного дарвинистического представления об эволюции. Он начинает свои сомнения с адаптивности, а затем переходит на естественный отбор как фактор эволюции. А без естественного отбора дарвинистическое представление об эволюции рушится.

«История эволюционной теории,— говорит Шелл,— находилась под господством желания объяснить адаптацию... Быстрое принятие дарвиновского учения об отборе явилось отчасти следствием очевидного отношения ее к проблеме полезности. Многие модификации учения об естественном отборе, как теория полового подбора, теория предохраняющей окраски, учение о мимикрии и т. д.,— все это результаты господствовавшего убеждения, что все в живой природе каким-то способом полезно для обладателя» (стр. 233). Шелл приводит целый ряд примеров, с его точки зрения, совершенно бесполезных и даже вредных признаков: шипы, рога, другие выросты на теле мезозойских рептилий, вымерших млекопитающих, чудесные формы радиоларий, скульптура и окраска раковин моллюсков, лежащих в илу, обнаруживающиеся часто лишь после полировки, черный peritoneum многих позвоночных и т. д. Говоря о том, что Дарвин и Ромэнс много спорили о том, что уже малые отличия могут служить успехом и что некоторые черты, казавшиеся бесполезными, оказались потом полезными, Шелл продолжает: «Оптимист или тот, кто желал бы любой ценой считать естественный подбор руководящим эволюцией, может ожидать, что раз столь многие незначительные признаки оказались полезными, то и все будут со временем таковыми. В настоящее время, однако, эту позицию могут разделять лишь два разряда людей: оптимисты и те, кто закрывает свои глаза» (стр. 235.—Разрядка моя). Таким образом, возражения против адаптивности видовых признаков переходят в критику естественного отбора и борьбы за существование, т. е. в критику дарвинизма. Шелл ссылается на работу Пирля (1930).

Нападки на естественный отбор как фактор эволюции встречаются, особенно в последнее время, у зарубежных биологов очень часто. Робсон (Robson) и Ричардс (Richards) (1936) прямо говорят: «Коротко говоря, мы не думаем, чтобы естественный отбор можно было оставить без рассмотрения как возможный фактор эволюции. Однако в пользу его столь мало положительных доказательств, так много говорит про-

тив него, и так много еще недоказанного, что мы не имеем никакого права приписывать ему главную причинную роль в эволюции» (стр. 316). Признаки, отличающие близкие виды, по мнению этих двух авторов, адаптивны лишь при усиленном воображении.

Таким образом, вопрос о видовых признаках, о том, адаптивны они или нет, приобретает самое актуальное значение. От того, как мы сумеем на него ответить, зависит, признаем ли мы эволюцию адаптивным процессом, осуществляемым на основе естественного отбора, или должны будем искать какое-либо другое объяснение.

Возьмем примеры, приводимые Шеллом. Было бы действительно странно, если бы мы диагностические признаки различных близких видов и подвидов бурундуков (рода *Eutamias*) сочли за адаптивные. Чем отличаются между собою виды и подвиды бурундуков? Немного меньшими, немного большими размерами. Окрашен посветлее или темнее. Несколько иной цвет полосок на спине и боках, на лице. Иного оттенка уши. Хвост подлиннее или покороче; то же и стопа. Эти признаки нельзя считать такими, которые могут дать перевес в борьбе за существование, могут иметь значение на весах, когда идет речь о жизни и смерти, о выживании приспособленного или гибели неприспособленного.

То же самое следует сказать и об американских дикообразах рода *Erethizon*. Вот, например, отличия *Erethizon epixanthum* от *Erethizon dorsatum*: «походит на *E. dorsatum*, но иначе окрашен; длинные волосы с зеленовато-желтыми кончиками. Вся длина 32 дюйма, хвост 6,5 дюймов; стопа 4,2 дюйма».

Если мы возьмем наших полевок (*Microtinae*), то виды одного рода, помимо окраски меха (причем отличия эти не слишком резки), отличаются размерами, относительной длиной хвоста, числом «мозолей» на стопе, самыми тонкими отличиями в числе петель входящих и выходящих углов на коренных зубах. Более чем сомнительно адаптивное значение этих признаков. И даже отличия между родами в большинстве случаев не могут иметь веса при решении вопроса: жизнь или смерть. Например у рода *Phaiomys*: «Третий верхний коренной зуб имеет с наружной и внутренней стороны лишь по 3 выдающихся угла. Первый нижний коренной зуб обыкновенно имеет 5 замкнутых эмалевых пространств». У рода *Pityomys*: «Третий верхний коренной зуб имеет с внутренней стороны 4 выдающихся угла. Первый нижний коренной зуб имеет 6 замкнутых эмалевых пространств» (Виноградов, Млекопитающие СССР, 1933).

Такого же порядка и отличия между видами птиц. Возьмем, например, пеночек (род *Phylloscopus*). К чему сводятся у них так называемые видовые признаки? Наличие или отсутствие желтой полосы поперек поясницы, окраска внутренних опахал некоторых рулевых перьев, окраска полосы, идущей поперек крыла, полоска на темени, есть окраска брови или нет, каемки вершин на наружных опахалах третьестепенных маховых, относительная длина отдельных маховых перьев (обычно очень незначительные различия), цвет ног, различия в размерах тоже незначительные. Такого же порядка отличия будут и между жаворонками (*Alaudidae*). Среди рептилий, например, видовые отличия видов рода *Ablepharus* сводятся к тому, один или два лоботемных щитка, цельный или разбитый на группы ряд верхнересничных щитков, число чешуй вокруг середины туловища, наличие или отсутствие продольных белых черточек на спине.

Как будто Шелл прав: видовые признаки не имеют адаптивного значения. На самом же деле здесь имеется глубокое недоразумение, заключающееся в том, что смешиваются подлинные видовые отличия, важные для вида, те, которые дали ему возможность определиться как виду, дали ему возможность распространиться в области,

не занятой исходной родоначальной формой, дали возможность процветать, и те признаки, которые являются для нас отличительными признаками, но не имеют, может быть, особого значения для самого их обладателя.

Настоящие видовые признаки — это те, которые дают виду преимущество в борьбе за существование, делают его победителем в жизненной борьбе, позволяют ему расселяться в новые зоны, отдают в его обладание территорию, которой не может завладеть другой вид, или позволяют двум видам, живущим рядом, не вступать друг с другом в борьбу, а каждому занимать свою «нишу» в природном комплексе.

Такие признаки сравнительно редко бывают морфологическими, чаще всего они физиологические или психологические, выражающиеся в поведении, в реакциях вида на те или иные условия, в отношении к физическим факторам среды, в выборе местообитания, мест для размножения, в питании и т. д.

Для классификации видов, для системы, эти признаки, точнее свойства вида, неудобны; основываясь на них, более чем трудно построить систему, и вовсе невозможно — определительные таблицы. А потому для классификации мы берем внешние заметные признаки: размеры, цвет, морфологические отличия.

Однако не следует думать, что создаваемая нами система является искусственной на том основании, что мы берем для ее построения не те признаки, которые являлись ведущими в процессе видообразования или в эволюции других систематических групп: невозможная вещь, чтобы организм, изменяясь физиологически, не изменялся так или иначе внешне, так как физиологические отличия всегда коррелятивно связаны с морфологическими. Два вида, возникшие из одного корня, адаптировавшиеся к различным условиям, наверняка будут отличаться какими-либо и внешними признаками, иногда совсем мелкими, иногда более значительными. Это признаки — сопутствующие, сопровождающие. Они могут быть полезными. Тогда отбор будет действовать вдвойне, закрепляя и физиологические отличия и морфологические. Сопутствующие признаки могут быть вредными, тогда вопрос будет идти о том, что перевесит: физиологический полезный признак или вредный морфологический, его сопровождающий, или же внешние сопровождающие признаки; признаки-попутчики могут быть индифферентными, не подлежащими действию отбора, например, слабые отличия в окраске, какие-либо изменения в рисунке на теле, волоски и т. п. Таковыми в подавляющем большинстве случаев и являются так называемые видовые признаки, примеры которых мы приводили выше, лишь редко являющиеся адаптивными.

Различая виды или другие мелкие систематические единицы по признакам-попутчикам, мы в большинстве случаев независимо от нас самих выделяем формы, различные и экологически. Так как, однако, между степенью адаптивности физиологического признака и размерами морфологических отличий пропорциональной зависимости нет, то, строя систему по признакам-попутчикам, мы нередко можем и ошибиться, отнеся к одному виду формы экологически различные или расчленив единый вид на несколько подвидов. Этим и объясняются разногласия авторов относительно числа видов в роде, относительно монолитности вида или состава его из ряда подвидов. Чтобы этого избежать, при установлении видов или подвидов (рас) мы должны учитывать и экологию исследуемых форм, проверять систему экологией. Следует признать совершенно правильным мнение Кендлера (Kändler, 1932) о том, что для определения расы рыб одних морфологических признаков недостаточно, что необходимо учитывать и такие биологические данные, как место и время нереста, распределение яиц и личинок и т. д. Лишь в этом случае мы сумеем выделить

в нашей системе формы, вычленившиеся в природе, как особые подвиды или даже виды. Материал для эволюции давали неиндифферентные признаки-попутчики.

Этот вопрос правильно освещает А. Н. Северцов. Говоря о возражениях, сделанных против дарвиновского учения на том основании, что будто бы и теория естественного отбора не в состоянии объяснить возникновение индифферентных признаков, Северцов пишет: «Мы могли бы поставить вопрос иначе и спросить, действительно ли направление дивергентной эволюции маленьких систематических групп было обусловлено теми биологическими «индифферентными» признаками, которые мы используем для целей нашей классификации, действительно ли дивергентная эволюция происходила по нашим систематическим признакам, а не по другим, которых систематики не принимают во внимание? Мы должны были бы ответить на вопрос утвердительно, если бы животные, принадлежащие к малым систематическим группам, подвидам, видам и родам, различались лишь индифферентными признаками, которые используются систематиками. Но мы знаем, что это не так: в организации животных, принадлежащих к различным видам любого рода, существуют совершенно константные различия, оставляемые систематиками в стороне, так как эти признаки неудобны для целей классификации. Систематика, само собою разумеется, выбирает такие признаки, которые подходят для целей диагностики, и рассматривает главным образом те внешние признаки и отличия, по которым виды легко могут быть определены без анатомического или экологического исследования» (А. Н. Северцов, 1931). И далее: «Виды животных отличаются друг от друга не только теми признаками, которые мы используем для целей наших классификаций, но также большим количеством других морфологических и физиологических признаков, которых наши классификационные и определительные таблицы не рассматривают в своих целях... Зоологи знают, что виды отличаются друг от друга инстинктами, привычками, местом обитания». Приведя несколько примеров биологически (экологически. — Д. К.) отличающихся видов и проводя параллель их с породами домашних животных, различаемых по экстерьеру, но отличающихся важными для человека и оправдывающими отбор внутренними морфологическими и физиологическими признаками, Северцов говорит: «Мы имеем право сделать отсюда вывод, что видообразование было обусловлено в большинстве случаев не индифферентными признаками, на которых мы основываем наши систематические категории, но теми биологически важными при данных условиях существования отличиями, о которых мы говорили».

Точку зрения Северцова на видовые отличия и систематические признаки надо признать совершенно правильной. Лишь такого взгляда может держаться биолог, стоящий на эволюционной точке зрения. Отличия, служившие материалом для отбора в борьбе за существование, и приведение к дивергенции некоей формы на два подвида или вида — это одно, а мелкие систематические признаки, дающие возможность различать последние, — другое.

Сходную мысль высказал и Люндегорд (1937). «Невероятно, чтобы отбор был направлен исключительно или даже главным образом на морфологические признаки, с которыми до сих пор работает генетик, и лишь отчасти — на физиологические, которые мы еще не в состоянии ясно понять. Задача экспериментальной экологии — найти признаки, имеющие решающее значение при отборе, т. е. обуславливающие «приспособления», и исследовать их количественно. В предшествующих главах мы показали, какое значение имеют такие признаки, как специфическая интенсивность ассимиляции, положение

оптимума ассимиляции, интенсивность дыхания, осмотическое давление клеточного сока, сопротивление увяданию, объем корневой системы и т. д. Можно, конечно, предположить существование корреляции между физиологическими и определенными морфологическими признаками и в связи с этим сохранение последних, хотя первоначально в борьбе за существование они не подвергаются отбору. Такие признаки, как окраска цветов, форма лепестков венчика, детали формы листьев, волосистой покров и т. д., имеют большую частью небольшое экологическое значение, но могут оказать ценную помощь при распознавании разных экологических форм». Иначе говоря, они могут служить систематическими признаками.

У растений, как организмов неподвижных, морфологические, внешние признаки чаще будут отвечать экологическим особенностям. Растение может приспособляться, изменяясь физиологически, но не может изменять поведения, менять местообитание, как животное. А с физиологическими особенностями у растений чаще связаны структурные, т. е. морфологические. Но несомненно, что ведущими являются физиологические особенности. Это прекрасно можно иллюстрировать на сортах культурных растений, где распознавательными признаками могут служить мелкие и сами по себе, быть может, индифферентные в смысле отбора (остистость, форма колоса, окраска колосковой чешуи, форма килевого зубца и т. д.), а ведущим мотивом отбора является то или иное, вообще говоря, физиологическое свойство: продуктивность, засухо- или морозоустойчивость, скороспелость и т. д. Примеров можно и не приводить: их слишком много, и они хорошо известны. А ведь «селекция представляет собой эволюцию, направляемую волей человека» (Н. И. Вавилов, 1934).

В растениеводстве и в ботанике меньше возможности, выделяя виды, просто отличные по внешним признакам, ошибиться и разделить экологически тождественные формы. Эта возможность больше в зоологии. Поэтому здесь еще более необходимо, выделяя виды или подвиды, проверять результаты просмотром экологических или физиологических особенностей выделяемых форм. С уверенностью говорить о том, что перед нами две различные систематические формы, мы можем лишь в том случае, если между ними имеются какие-либо экологические отличия: различия в выборе местообитания, различия в питании, в сроках размножения, в постройках нор или гнезд и т. д.

Современная систематика, часто пренебрегающая этим важнейшим контролем, ограничиваясь чисто внешним рассмотрением музейных экземпляров, шкурок и спиртовых экземпляров, как бы тщательно она их ни изучала, хотя бы биометрически, идет по неверному пути. Безусловно, минусом является то обстоятельство, что этикетки музейных экземпляров, как общее правило, имеют указание на географический пункт нахождения особи, но не имеют указания хотя бы на биотоп, в котором данный экземпляр найден.

На этот недостаток систематики указывал П. В. Серебровский на заседании Экологического комитета Ленинградского общества естествоиспытателей (8. III. 1934 г.). Он подчеркивал, что «вид» представляет нечто большее, чем отличительные морфологические особенности самца и самки. Серебровский приводит в качестве примера характеристику семейства вороновых птиц из книги Гартера (Harter), «Die Vögel der Palaeolithischen Fauna». Характеристика дана чисто внешне морфологическая. Серебровский считает, что вороновые характеризуются еще целым рядом экологических признаков, которые заставляют отнести их к числу наиболее совершенных птиц (максимальная приспособляемость, развитая психика, малая специализация, к числу признаков которой относится всеядность). Это дает заметно

более богатую характеристику, чем щетинки над ноздрями, щитки на плюснах и чем десять маховых, как укороченных, так и неукороченных. В конце концов маховых могло бы быть, вероятно, и одиннадцать и девять.

Серебровский подчеркивает разницу между методом познания и методикой распознавания и характеристики группы с определенной таблицей. Это совершенно правильно. А ведь наша систематика в нашем современном понимании — это путь познания естественных отношений между группами животных, познание их филогенеза, а вовсе не каталог и не ключ для определения. Поэтому экологической характеристики вида никогда не следует забывать.

Обратимся к конкретным примерам. Рассматривая подвиды и виды с морфологической и экологической точек зрения, мы найдем среди них целую градацию случаев.

В ряде случаев мы сможем констатировать наличие экологических отличий без каких бы то ни было морфологических, или эти последние будут настолько малы и заходить друг за друга, что их можно будет установить лишь биометрическим путем.

В других случаях при наличии явных экологических отличий, как обитание в разных зонах (а следовательно, иное отношение к климатическим факторам или к ландшафту), в разных биотопах, различное питание, иной суточный ритм и т. д., мы найдем и выраженные морфологические отличия. Но отличия эти такого рода, что ни в коем случае не могут служить сами по себе шапсом в жизненной борьбе, являясь лишь сопутствующими отличительными признаками. В третьем ряде случаев отличия морфологические будут иметь приспособительное значение, но суть не в них, а в более важных экологических отличиях. Наконец, есть и такие видовые морфологические отличия, которые могут иметь существенное значение.

Как правило, начало дивергенции идет с физиологии, с изменения психологии, отношения вида к среде. Потом появляются отличия морфологические. Но это, конечно, лишь правило, а не закон: могут и сразу появляться морфологические отличия, дающие преимущество в борьбе.

Мысль о первоначальном изменении поведения, о примате экологического обособления высказал Промптов (1933). Но он почему-то считает эти изменения фенотипическими, называя подобные случаи экоизолятами, лишь впоследствии переходящими в экогенотипы. Сходную мысль о первоначальности изменения поведения высказывает и Шелфорд в работе о сем. *Cicindellidae* (он считает, что раньше всего появляются *moges*, т. е. группы, отличающиеся экологически) и Станчинский в статье об экологическом формировании фаун.

В качестве примера экологического изменения без морфологического можно привести зяблика *Fringilla coelebs* (Промптов), который в Московской области разбился на две формы: одна гнездится в лесу таежного типа, смешанном со значительной примесью ели, другая — в невысоких и редких, с полянками, еловых и сосново-еловых рощах (более новая стадия). Эти две формы зяблика, «формы настоящего леса и светлой молодой рощи, по-иному строят гнезда, что указывает на их расхождение как форм». Промптов за неимением точных данных не утверждает, что здесь уже имеется генетическая изоляция, но во всяком случае здесь имеется начало дифференциации вида.

Другой пример, в котором при явном экологическом отличии между двумя формами морфологические отличия могут быть уловлены лишь биометрически, представляют формы *Chermes*, описанные Н. С. Холодковским, а затем Ю. А. Филиппенко (1916). Два вида хермесов (*Chermes abietis* L. и *Ch. strobilobius* Kalt.), согласно Холод-

ковскому, «представляют собою каждый не один вид или ряд форм, а два совершенно раздельных и нигде не соприкасающихся вида или ряда форм, два совершенно независимых цикла развития, один с миграцией, а другой без нее». Холодковский разделил ввиду этого *Chermes abietis* L. на два вида: *Ch. viridis* Ratz. (с миграцией) и *Ch. abietis* Kalt. (без миграции), точно так же и прежний *Ch. strobilobius* Kalt. на вид того же имени (с миграцией) и *Ch. lapponicus* Cholodk. (без миграции). Каждая пара видов мало отличается морфологическими признаками, так что на основании только последних подобные виды друг от друга почти неразличимы; они резко различаются по циклу развития: *Ch. viridis* Ratz. и *Ch. strobilobius* Kalt. имеют двухлетний цикл развития, у них имеется миграция с ели на лиственницу, и партеногенез чередуется с существованием самцов и самок; у *Ch. abietis* Kalt. и у *Ch. lapponicus* Cholodk. наблюдается исключительный партеногенез, цикл развития однолетний и миграций нет.

Холодковский называет указанные виды «биологическими видами» или видами-братьями. Филиппенко склонен считать их подвидами. Некоторые авторы рассматривают их, как параллельные ряды одного и того же вида. Но дело не в том, «формы» ли это, «подвиды», или «виды». А суть в том, что между ними есть совершенно определенные различия, что различия эти экологического порядка таковы, что могут давать известный «шанс» в борьбе за существование, служить той добавкой, которая увеличивает стойкость формы в данных условиях и ведет к ее выживанию, и что морфологические отличия между ними настолько малы, что с помощью обычных систематических приемов различия между этими формами установить нельзя.

Другой пример резких экологических отличий при ничтожных, заходящих, лишь биометрически устанавливаемых отличиях морфологических мы видим в сельдях северной части Атлантики.

Вдоль берегов Северного моря, в Скагерраке, Каттегате, живет так называемая северная сельдь *Clupea harengus* L. Рыболовы-практики давно различали сельдей с Доггер Банка и от берегов Шотландии, из Скагеррака и от берегов Норвегии. Среди последних различали несколько различных форм: весеннюю, крупную, жирную и т. д. Но с точки зрения обычной систематической все эти формы представляют один единственный вид. При помощи биометрического метода Гейнке (Heincke), как известно, удалось установить, что здесь мы имеем дело с вполне различными местными расами, с точно определенной областью обитания, в пределах которой данная раса ежедневно совершает правильные миграции (переселения). Морфологические отличия между этими расами, например, в величине, числе позвонков настолько незначительны, что установить эти расы на основе обычных отличительных признаков систематики было нельзя. Это можно было сделать только путем применения методов вариационной статистики (Гейнке, 1898), путем изучения варьирования более чем 60 отдельных признаков, характеризуя каждую расу комбинацией всех средних величин различных признаков.

Мельчайшие отличия в этих признаках сами по себе не имеют, конечно, адаптивного значения и не могли служить базой для дивергенции форм. Дивергенция эта могла иметь место только на основе общих биологических условий существования и размножения этой рыбы. В самом деле, гидрологические условия оказываются чрезвычайно существенными для рас сельдей. Каждая из них имеет иное отношение к температуре и солености морской воды. Одна раса живет в Немецком море, к востоку от берегов Англии, заходя в южную часть Скагеррака и в Каттегат. Нерестится эта раса осенью при температуре в 10—13° и при солености в 3,4—3,5‰. Другая раса

держится в северной части Северного моря, у берегов Шотландии и Шотландских островов, размножается в июле и августе в атлантической воде 3,5‰ солености. Третья раса (норвежская сельдь) живет восточнее шотландской, у берегов юго-западной Норвегии, нерестится вдоль последних весной, в феврале-марте, при температуре 4—6° и в воде солености 3,4—3,3‰.

Каждая из этих рас имеет точно определенные места нереста с определенными свойствами воды и дна. Косяки их могут быть с полной точностью найдены в определенное время года в определенных местах, так как они совершают свои миграции не беспорядочно, а в соответствии с перемещениями водных масс, имеющих подходящие гидрологические условия (Н. М. Книпович, 1938). Каждая раса держится, следовательно, в воде с определенными свойствами.

Чем определяется эта приуроченность? Ответ на этот вопрос дают, мне кажется, исследования ряда американских авторов, показавших, что концентрация водородных ионов в воде является фактором, в своем распределении совпадающим с распределением животных.

Шелфорд и Пауэрс (Shelford и Powers, 1915) показали, что изучавшиеся ими рыбы являются крайне чувствительными к малейшим отклонениям в сторону щелочности или кислотности, к различиям в температуре воды до 0,2° С, к ничтожным примесям сероводорода. Эти авторы считают, что этой чувствительностью рыб в значительной мере объясняются миграции рыб, а также и то обстоятельство, что многие расы являются локальными. Шелфорд (1923), основываясь и на своих работах, на работах Уэллса (M. M. Wells, 1915) и данных работы с Олли (Shelford V. S. и W. E. Allee, 1919), показал, что у 10 видов Centrarchidae и Cyprinidae оптимум содержания водородных ионов лежит между 7,1—8,4, т. е. наилучшая для них вода — щелочная и что такая именно вода — в наиболее излюбленных этими видами местах.

Пауэрс (1921) показал, что некоторые виды морских рыб как в природе, так и в лабораторных условиях обнаруживали явное предпочтение воде с низким содержанием водородных ионов, тогда как другие вели себя индифферентно к колебаниям этого фактора в широких пределах.

Пауэрс (1922 и 1922а) в более поздних работах показал, что чувствительность морских рыб к содержанию водородных ионов в большей или меньшей степени обуславливается тем, что от содержания последних зависит способность поглощать кислород из воды, при малом его содержании; те рыбы, которые наиболее устойчивы к колебаниям концентрации водородных ионов, являются наиболее космополитичными. А способность рыбы поглощать при малом содержании кислород при данном рН зависит от резервной щелочности крови. Крог и Литч (Krogh and Leitch, 1919) еще раньше установили значительные отличия в способности изменять напряжения кислорода в крови у карпа, угря и щуки, с одной стороны, и у некоторых морских рыб, с другой — и показали, что у рыб наблюдается различная степень приспособленности для жизни в условиях низкого давления кислорода. Те же авторы нашли, что низкая температура снижает способность чистого гемоглобина (вероятно, и крови) переносить кислород. Этим объясняется то, что форель при низкой температуре поглощает во вполне насыщенной воде меньше кислорода.

С атлантической сельдью таких исследований не сделано, но можно быть совершенно уверенным в том, что на примере трех названных рас этой сельди мы имеем пример распада вида на мелкие систематические единицы, основой которого являются не морфологические различия, а физиологические особенности крови, на которых

базируются уже отличия в процессе дыхания и отличия экологические, т. е. отношения форм к среде, их миграции и т. д.

Я остановился на этом примере подробно потому, что здесь можно было конкретизировать мысль, что истинными признаками вида, определяющими его успех в борьбе за жизнь, являются не морфологические отличия, а другие, которых систематик не может учесть в своих определительных таблицах.

Мне думается, что такого же рода отличия физиологического прежде всего и на базе их создающегося экологического порядка существуют и между гокинскими форелями, возводимыми в разряд подвидов, хотя географически они не дифференцированы. Будучи трудно различимы морфологически, будучи связаны переходами, формы эти хорошо обособлены экологически. Среди них имеются две озерных формы, занимающих разные зоны в озере — *Salmo ischchan ischchan* и *Salmo ischchan danilewskii*; одна — полупроходная (*S. i. aestialis*) и две проходных, из которых одна мечет икру в среднем течении рек (*S. i. gergarkuni*), другая — в верховьях (*S. i. jalam*). У них разное время нереста, разная пища. Здесь, мне кажется, не может быть сомнения в том, что такое разделение площади и производительных сил озера, его кормовых ресурсов и нерестилищ между различными формами (подвидами) одного вида ведет к тому, что каждая из них находится в более благоприятных условиях, нежели в том случае, если бы вид был вполне однороден. Занимая различные ниши в ценозе озера, эти формы полнее используют производительные (кормовые, нерестилища и т. д.) силы водоема.

Такое же адаптивное значение имеют и расы рыб, названные Л. С. Бергом (1934) озимыми и яровыми. У целого ряда видов рыб имеются эти расы, обособившиеся экологически и отчасти морфологически, но не разошедшиеся географически, занимающие один географический ареал. Одни из них размножаются весной, проводя в водоеме, где мечут икру, зиму; другие размножаются летом, не проводя здесь зимы. Л. С. Берг указывает на физиологическую подкладку этого явления: «Озимые расы рыб требуют для созревания икры и молок пребывания в более или менее холодной речной воде в течение нескольких месяцев. Яровые расы нуждаются в пребывании не в такой холодной речной воде». Конечно, и смысл этого явления тот же самый — занятие видом большей площади (в итоге), лучшее использование производительных сил водоема; и причина развития рас — в появлении физиологических различий, связанных, возможно, также с дыханием, температурой, питанием и т. д.

В других случаях, в которых дивергенция может быть и более древней и не быть таковой, видовые отличия явственны и без биометрии, виды легко различимы; но отличия эти такого рода, что они не могут «дать шанса». Следовательно, не по этим признакам шла дивергенция. А виды эти занимают разные зоны, т. е. являются адаптированными к разным климатическим условиям, занимают иные биотипы (адаптация к иным эдафическим условиям, к иной растительности), обладают различной физиологией, поведением. В качестве первого примера, правда, с изложенной выше точки зрения не исследованного, можно привести различные виды ящериц.

Быстрая ящурка *Eremias velox* Pall. — обитатель среднеазиатских пустынь — широко в них распространена. В горах северо-западной Ферганы и юго-западного Семиречья ее заменяет очень к ней близкая форма, которая одним считается за подвид, большинством же специалистов — за особый вид — *Eremias nikolskii* Bedriaga. Морфологические отличия, заставляющие выделить эту форму, заключаются в различии числа бедренных пор и в том, что нижний носовой щиток у *E. velox* обычно касается междучелюстного, а у *E. nikolskii* не касается. Сюда

еще надо присоединить признак, ставящий, по Шнитникову, вне сомнения видовую самостоятельность *E. nikolskii*. Признак этот — окраска молодых, которые у *E. nikolskii* очень резко отличаются как от молодых *E. velox*, так и от молодых *E. multiocellata*. А именно, у *E. velox* молодые экземпляры имеют отчетливо выраженную продольную полосчатость, у *E. multiocellata* обнаруживают в окраске ясную пятнистость, у *E. nikolskii* имеют рисунок переходного характера.

Если бы мы сочли за видовые признаки указанные отличительные признаки близких видов *E. velox* и *E. nikolskii*, то не могли бы признать их адаптивными, не могли понять их значения как «шанса»; но, с другой стороны, *E. velox* — обитатель пустынных равнин, *E. nikolskii* живет в горах на высоте 1600—1800 м в лесной зоне и в каменистых биотопах. Не отличия в окраске молодых особей, не число бедренных пор и не отношение носового щитка к межчелюстному дали возможность *E. nikolskii* выйти из условий пустынного комплекса и войти в другую зону, а какие-то физиологические отличия (*E. nikolskii* имеет одно происхождение с *E. velox*). Их никто не исследовал, но в существовании их можно не сомневаться.

То же самое, конечно, имеет место и в случае с *Ablepharus pannonicus* Licht. (ранее *Abl. deserti* Str.) и *Abl. alaicus* Elpatiewsky, из которых один является видом пустынным, другой — горным.

Citellus suslicus Güld. и *C. rufescens* Keys. et Blas. представляют два прекрасно обособленных вида, отличающихся, например, тем, что у рыжевато-голубого суслика задняя ступня голая, с волосами лишь по бокам ее и у самой пятки, а у крапчатого она покрыта волосами почти до основания пальцев; далее, эти виды значительно разнятся по величине, по окраске. Различия очень явные. Но и они такого рода, что вряд ли могли служить признаками, по которым отбор создавал эти виды. Эти различия тоже являются лишь отличительными признаками, настоящими же видовыми (в эволюционном, дарвиновском смысле понимания вида) признаками являются экологические отличия между этими двумя видами, базирующиеся, конечно, на физиологических отличиях.

Приводим выдержку находящейся в печати работы В. И. Тихвинского и Е. Ф. Сосниной. «Опыт исследования экологии *Citellus suslicus* методом экологических индикаторов» (1939). Сравнивая экологию двух видов суслика — *C. suslicus* и *C. rufescens* Keys. et Blas., авторы отмечают, что «фенологические явления у *C. rufescens* идут интенсивнее и дружнее, отдельные индивиды жиреют быстрее, биотический потенциал воспроизведения больше, но и сопротивления среды в период утробного развития больше, в связи с чем коэффициент интенсивности размножения равен и даже несколько меньше, чем у *C. suslicus*. Для изменения суточной активности *C. suslicus* характерна одновершинная кривая, для *C. rufescens* — двухвершинная. Эти различия отражают различия климатических условий ареалов обоих видов. *C. rufescens* обитает восточнее, в подверженных засухам завожских степях, *C. suslicus* населяет лесостепную зону средней полосы Европейской части СССР с более мягким и влажным климатом. Особенности экологии *C. rufescens* — приспособление к засушливому климату. Сжатый период размножения и большая быстрота накопления жира связаны с краткостью времени, благоприятного для жизни суслика; большее сопротивление среды в период утробного развития вполне понятно, если мы учтем, что рыжеватый суслик начинает и заканчивает спаривание уже в течение двух-трех недель по пробуждении и многие суслики недостаточно упитаны для того, чтобы довести до конца развитие всех закладывающихся эмбрионов. Двухвершинная кривая суточной деятельности — также приспособление к климату. Рыжеватый суслик избегает жаркого и сухого полудня засушливого климата».

Из приводимой выдержки следует, что между указанными двумя видами сусликов существуют экологические отличия явно адаптивного характера.

К сожалению, у нас мало работ, которые трактовали бы поставленный нами вопрос. В тех же случаях, когда были поставлены соответствующие исследования, мы видим, что суть заключается в дивергенции видов или подвидов не только в морфологических отличиях, но и в физиологии и базисной на ней экологии.

Здесь вполне уместно сослаться на прекрасные экспериментальные исследования Н. И. Калабухова (1938) над экологическими различиями у близких видов. Автор исследовал несколько сотен особей четырех видов *Citellus suslicus* Güld., *C. pygmaeus* Pall., *Apodemus flavicollis* Melch. и *A. sylvaticus* L.).

Между близкими видами первой и второй пары, отличающихся незначительными морфологическими особенностями, оказались значительные экологические различия, имеющие адаптивный характер. Например, *A. sylvaticus* оказалась значительно более чувствительной к воздействию света и температуры, чем *A. flavicollis*, температурный оптимум у нее выше, нежели у последней. Эти особенности понятны, если принять во внимание, что лесная мышь ведет ночной образ жизни, что само собой является адаптацией к жизни в открытых биотопах, где постоянно угрожает опасность от хищников, а *A. flavicollis* живет в лесу. Почему лесная мышь живет и на открытых местах? Возможно, благодаря своему ночному образу жизни. Оба вида сусликов также оказались отличными в отношении реакций их на температуру. Эти различия помогают *C. pygmaeus* Pall. распространяться в жаркие засушливые районы юга и юго-востока.

Если мы обратимся к тому примеру, который взят в начале настоящей статьи, — к видам рода *Eutamias*, бурундуков, то морфологические отличия между ними вряд ли могут иметь какое-либо адаптивное значение. Но это значение опять-таки могут иметь другие признаки характера экологического и физиологического, дающие им возможность жить в разных зонах, в разных климатах. В Йоземитском национальном парке [Гринелл (Grinnell I., 1924)] живет семь видов рода *Eutamias*. Каждый из них, кроме *E. frater*, занимающего две зоны, приурочен к одной из вертикальных зон, начиная от Верхней Соноры и до нижних частей альпийской зоны. Уже это предполагает между ними значительные отличия в физиологии, в отношении к температуре, так как температурные отличия Верхне-Сонорской зоны, где живет *E. merriami mariposae*, имеет климат, существенно отличный от климата гудзоновой зоны с *E. alpinus*.

Отличия между видами имеются в выборе биотопа. *E. frater*, например, живет в лесу (канадская и гудзонова зона), устраивая склады в деревьях, отыскивая убежище на деревьях же, на которые лазает до 12,5 м вверх. *E. alpinus* (гудзонова зона) держится в скалах, редко лазая на деревья очень невысоко. *E. senex* (канадская зона западного склона) обитает в густом кустарнике, около пней и упавших деревьев. *E. pictus* (переходная зона на восточном склоне) держится только в зарослях полыни *Artemisia tridentata*, бегая по земле. *E. merriami mariposae* (в.-сонорская и нижняя часть переходной зоны) живет среди кустарников и на деревьях, особенно на дубах, на которые лазает редко выше 8 м. Между прочим морфологических приспособлений для лазания ни у *E. frater*, ни у *E. merriami* нет. Могут лазать и другие виды. Здесь отличия в психологии. Лазает же *E. frater* изумительно, и по деревьям с гладкой корой, вниз головой, и быстро, и медленно. Разнятся у перечисленных видов и пища, что вполне естественно, так как пищевые ресурсы в каждой зоне иные. Здесь имеется определен-

ная адаптация. У *E. alpinus* адаптация к условиям кормления видна еще в том, что хотя запас семян в гудзоновой зоне и велик (семена осины, ковыля, осоки и т. д.), но запасов надо делать много, а сезон, когда можно собирать запасы, очень короток. Поэтому у этого бурундучка, как отмечают наблюдатели, особенно велика активность в собирании семян, имеется особенно эффективная нервная и мускульная организация. Иной у перечисленных видов и цикл жизни: у одних есть спячка, у других ее нет, различны и периоды размножения в соответствии с фенологией данной зоны. Различно и поведение. Например, оба вида открытых мест, *E. merriami mariposae* из Соноры и *E. alpinus* из Альпы, молчаливы, тогда как другие виды очень много издают звуков (звуки различны у разных видов).

Мне кажется, можно не сомневаться в том, что эволюция бурундучков шла не по признаку окраски и т. д., а по экологическим особенностям, которые одни только и могли давать преимущество в борьбе за существование. Морфологические отличия здесь не адаптивны. Упомянутые бурундучки представляют большой интерес с точки зрения вопроса об адаптивности эволюции. Было бы исключительно интересно посмотреть их с физиологической стороны, посмотреть кровь, дыхание, определить температурный оптимум и т. д.

Есть, конечно, и такие виды, морфологические отличия которых являются адаптивными. В качестве примера можно привести сетчатую ящурку *Eremias grammica* Lichtenst., одним из видовых признаков которой служит наличие по бокам пальцев длинных треугольной формы пластинок («песчаные лыжи»). У других видов рода *Eremias* этих пластинок нет. У вида *E. scripta* Strauch., раньше объединявшегося с предыдущим видом в род *Scapteira*, имеется лишь очень слабое развитее пластинки. Обычно считается, что эти пластинки являются на самом деле «песчаными лыжами». Но тогда становится непонятным, почему *E. scripta*, местообитанием которой являются более открытые, а следовательно, более сыпучие пески, этих «лыж» не имеют. По наблюдениям и экспериментам Чернова (устное сообщение) «лыжи» являются приспособлением не для бегания по песку, а для рытья, вид этот — роющий. Признак во всяком случае адаптивный. Возможно, что эти два вида, живущие бок о бок в одной зоне, дивергировали и по этому признаку.

Прекрасный пример адаптивности внешних видовых отличий представляют явления покровительственной окраски в тех случаях, когда это явление было изучено экологически. Я имею в виду работы ряда американских авторов над окраской грызунов в бассейне Тулароза.

Хорошо известно, что животные пустыни бывают бледнее окрашены, нежели их родичи из более влажных областей пустыни. Большинство биологов считает эту бледную окраску за покровительственную. Некоторые [Бэкстон (Buxton, 1923)] в этом сомневаются, считая ее результатом действия какого-то общего физического фактора, действующего в пустыне.

В последнее время окраска пустынных грызунов была предметом ряда исследований. Объектами исследования являлись грызуны юго-запада США. Оказалось, что не все млекопитающие пустыни окрашены бледно. Рядом авторов [Мэрриам (Merriam, 1890); Семнер и Сворт (Sumner и Swarth, 1924); Дайс (Dice, 1929—1930); Брэйт (Bradt, 1932); Бенсон (Benson, 1933) и др.] описаны из пустынь юго-запада много рас грызунов, темноокрашенных. Эти темные расы оказались живущими на темноокрашенных лавах. Темные расы были обнаружены на темных скалах и из других, более влажных частей США. Принадлежат они к различным родам (*Citellus*, *Neotoma*, *Perognathus*, *Peromyscus*, *Onychomys*, *Dipodomys*, *Ochotona*). Наоборот, на

светлых почвах и во влажных частях США были обнаружены бледные формы родов *Microtus*, *Peromyscus*, *Onychomys*.

Рассмотрением этих темных и светлых рас с лавы и песка с экологической точки зрения занялся Бенсон (1933) в бассейне Тулароза в Новой Мексике. Им изучен был ряд грызунов. Среди них оказались и подвиды или не разделенные географически расы, причем одна раса, живущая на темной лаве, была темной, другая с песчаной почвы — светлая.

Приведу несколько примеров. *Geomys agnarius brevirostris*, локальная раса, живущая на белых песках по холму [Хелл (Hall, 1932)], темнее, чем типичная форма того же вида (*G. agnarius agnarius* из El Paso). Это тем более удивительно, что живущая рядом с нею раса *Perognathus* является белой, а гоферы (*Geomys*) к тому же вообще сильно варьируют в окраске, и можно было бы ожидать, что здесь *Geomys* будет еще лучше подходить к цвету песка, нежели *Peromyscus*. Однако исключения лишь подтверждают правило. Причина более темной окраски заключается в следующем. *G. agnarius brevirostris* наиболее обилен у краев водоема. Ходы их располагаются близко от уровня грунтовых вод. Выбрасываемый из ходов песок насыщен водой, и в таком виде он не белый, а желтый. С цветом мокрого песка находится в полном соответствии цвет *G. agnarius brevirostris*. Выбрасывая наружу кучку влажного песка и показываясь в это время наружу, названный гофер оказывается покровительственно окрашенным. А это для него может быть важным, так как, несмотря на свой подземный образ жизни, гофер нередко становится добычей хищных птиц. Уподобление почве отличает один подвид от другого и могло быть предметом отбора при наличии отбирающего фактора. По Энтони (1928), таковыми являются дневные хищники, совы, хорьки, койоты, лисы, барсуки и кошки. Наиболее деятельными гоферы являются в послеобеденные часы и в начале вечера.

Следующим примером являются расы и виды *Perognathus*.

Подвид *Perognathus arache gypsi* держится только на песках; представлен большим количеством особей, следовательно, процветает. Встречается и среди травянистой растительности и на открытых дюнах. Поведение его тут и там весьма различно. Среди растительности грызун движется очень медленно, на открытых местах, как показывает изучение следов, движется быстро и по прямой линии и редко останавливается, как будто кусты, в которые следы уводят, являлись его прямой целью с начала путешествия. Окраска зверьков не однотипна, но варьирует от чисто белой до желтой, нормально свойственной *Perognathus arache arache*. Большинство почти белы и хорошо соответствуют окраске фона. Бенсон добавляет: «Тот факт, что окраска скрывает животных, трудно было бы отрицать тому, кто побывал в Белых Песках в яркую лунную ночь».

P. arache arache из восточной Аризоны, к западу от Новой Мексики и в южной Юта, очень близок к указанному выше подвиду, но темнее: самые темные представители *P. arache gypsi* лишь немного бледнее *P. arache arache*; известен еще третий подвид — *P. arache cleomorphila*, найденный на лавовых слоях к востоку от горы Сан-Франциско в Аризоне. Этот подвид значительно темнее и цветистее, нежели предыдущий: цвет его — от охристо-бурого до темнобурого с черными волосами.

Бенсон считает, что разнообразие окраски *P. arache gypsi* зависит от того, что форма, живущая на белом песке и соответствующая грунту, не изолирована вполне и скрещивается с особями из соседних популяций.

Сходную картину представляют расы *Peromyscus* рода *Neotoma*.

Темная окраска рас, живущих на лавах, не могла быть создана климатом, так как и темные расы на лавах и светлые на песке живут в одном климате. Не может играть роли и эоклимат, так как на лавах суше, но цвет темнее, что противоречит общеизвестным фактам потемнения окраски в более влажных условиях. Сомнительно и влияние света, так как зверьки эти большей частью животные ночные. Пища тоже исключается, так как при содержании зверьков в неволе, при кормлении иной пищей, цвет сохранялся в ряде поколений в течение трех лет.

Только цвет почвы находится в корреляции с цветом грызунов. Окраска эта является наследственной, как показали Семнер и Дайс. Причину корреляции мы можем видеть только в естественном отборе.

Дайс и Блоссом (L. R. Dice и Ph. M. Blossom, 1937) собрали материал об окраске большого числа животных пустынь юго-западной части Северной Америки и исследовали окраску меха и окраску фона, на котором живут многие виды, при помощи фотометра (tint photometer). Названные авторы в результате своего тщательного исследования пришли к выводу, что в окраске меха верхней стороны тела у наземных млекопитающих имеется тенденция походить на цвет почвы их местообитаний. Многие локальные расы отличаются между собой по цвету меха, и окраска каждой обнаруживает тенденцию походить на цвет фона, на котором она живет. Это наблюдается параллельно у многих различных видов, родов и семейств. «Весьма возможно, что тенденция меха млекопитающих походить по цвету на цвет окружающей почвы является адаптацией, делающей млекопитающее незаметным. Такое приспособление могло возникнуть благодаря действию естественного отбора, действующего через хищников, как это было указано Бенсоном (1933)». Материала для действия естественного отбора в популяциях млекопитающих достаточно в виде широкой изменчивости (Бенсон, 1933; Дайс 1933).

Взятая в целом работа Дайс и Блоссом говорит за то, что эволюция адаптивна.

Вопросу о соответствии процесса видообразования (speciation) и окружающей среды, т. е. вопросу адаптивности процесса эволюции, посвящает свою работу о роде *Dipodomys* в Калифорнии Гринелл (1922). Род этот представлен в Калифорнии 33 формами, объединяемыми в 6 групп, представляющих, видимо, естественные, филогенетические группы. Живут эти формы в Нижне-Сонорской, Верхне-Сонорской и Переходной зонах, т. е. различных экологических условиях. Эволюция рода происходила внутри Калифорнии.

Родовые признаки *Dipodomys*, скачущего грызуна пустынь и сухих степей, адаптивны. А видовые и подвидовые отличия? Здесь интересно то, что в разных группах появляются одни и те же изменения в сходных условиях. Некоторые изменения имеют понятное для нас адаптивное значение, другие его, по мнению Гринелла, не имеют.

Так, например, совершенно закономерно изменяется «шелковистость» меха, более шелковистого, тонкого в сухих частях страны и более грубого в более влажных прибрежных районах. Это наблюдается параллельно в разных группах рода *Dipodomys*. Наблюдается еще посветление в каждой секции, в направлении к континенту от берега, притом не только шубки, но и окраски хвоста. Гринелл считает этот признак адаптивным в смысле покровительственной окраски. Величина и экологическое распространение не находятся между собой в корреляции. Но обычно два вида, живущие на одной территории, бывают различной величины (*Dipodomys deserti*, *mohavensis* и *merriami* весят 103, 76 и 40 г) и между собой не конкурируют. Это можно считать адаптацией вида, так как «различие в величине становится фактором для отбора в эволюции группы,

которая как целое находит благоприятную экологическую нишу достаточной «амплитуды», которая может быть занята более, чем одним видом группы».

Длина задних ног хорошо отличает виды. Этот признак находится в явной корреляции с характером среды: они длиннее и стройнее у форм из открытых мест, короче и толще у представителей рода из кустарных зарослей. То же самое и редукция первого пальца на задних конечностях. Среди шерсти групп *Dipodomys* в двух группах (*merriami* и *deserti*) процесс редукции ушел так далеко, что только рудимент первой метатарзальной кости имеется налицо. В двух других группах (*hermanni* и *agilis*) этот процесс редукции продолжается; в некоторых расах появляются особи, у которых когти или фаланги отсутствуют на одном или обоих больших пальцах задней ноги, а у двух рас коготь и несущая его фаланга отсутствуют нормально, лишь иногда встречаясь. У двух рас (*ordii* и *microps*) ни у одной особи фаланга и ее коготь не исчезают хотя бы на одной ноге. Эту редукцию пальца Гринелл считает адаптивным процессом, возникающим хотя бы отчасти благодаря естественному отбору: «Редукция пальца, как бы она ни возникала, улучшает способность *Dipodomys* к бегу, в результате чего область фуражировки особи расширяется, а в то же время относительная безопасность от быстроногих врагов сохраняется или даже повышается».

У видов и подвидов *Dipodomys* имеются отличия в распространении в той или иной зоне. Ограничивающим фактором Гринелл считает температуру, влажность, включая сюда и относительную влажность воздуха, осадки, облачность, влажность почвы.

Мне кажется, что хотя мы и не видим в приведенном примере столько отличий в адаптивности, как у *Clupea harengus*, приводимые Гринеллом, факты все же ясно говорят за адаптивность в расхождении признаков у *Dipodomys*. Это также ясно и у рода *Passerella*, обнаруживающего географическую изменчивость во всем ряде признаков. Ряд *Passerella* представлен одним видом и 16 подвидами. Изучение [(Линсдалем (Lindsdale I., 1928)] 465 скелетов показало, что развитие грудины, плеча, предплечья, коракоида, лопатки и ключицы тем сильнее, чем более северный подвид, чем длиннее пути его миграций к югу. Признак ясно адаптивный.

Вопрос о *speciation* и *subspeciation* представляет исключительно большой интерес. Ему уделяется, однако, далеко не достаточное внимание. Между тем многие случаи распада рода на виды или виды на подвиды напрашиваются на такое изучение при помощи экологических и физиологических методов. Хотя бы упомянуть представителей *Eutamias* в Йоземите или описанные Эмме, Хупером (Emmet T., Hooper, 1938) подвиды *Neotoma fuscipes* и Г. Флетчером Пальмером (Fletcher G. Palmer, 1937) подвиды *Scapanus latimanus*. Одиннадцать подвидов *Neotoma fuscipes* распадаются по морфологическим признакам на три группы. Каждая из этих групп «обнаруживает бросающееся в глаза соответствие с областью распространения одного из трех основных флористических элементов или ассоциаций области». Это не может быть случайным. Или между подвидами *Neotoma* и типами растительности существует прямая зависимость, или, что более вероятно, те и другие зависят от какого-то общего фактора. Поразительно интересным является то обстоятельство, что области распространения нескольких подвидов *N. fuscipes* удивительно сходны с областями распространения подвидов *Sylvilagus bachmani*. Граница ареалов подвидов *N. fuscipes* является границей и рас *S. bachmani*. Должен быть какой-то общий фактор, вызывающий образование подвидов *Neotoma* и *Sylvilagus*, т. е. должен происходить отсев каким-то фактором адаптированных к нему форм. Интересно далее, что «как общее правило,

Neotoma встречается в районах, где имеются дубы, и распространение каждого подвида вполне совпадает с распространением одного или более видов дуба». Автор совершенно справедливо замечает, что «Возможность существования здесь причинной связи не может быть игнорирована, хотя кажется более вероятным, что виновен в совпадении распространения дуба и *Neotoma* какой-то третий фактор, а не дубы определяют распространение *Neotoma*». Автор считает, что температура лишь в крайних своих выражениях является барьером, ограничивающим распространение, так как *N. fuscipes* встречается во всех зонах одновременно, кроме холодной, альпийской и жаркой сухой пустыни. Судя по распространению подвидов, subspeciation может играть роль и влажность воздуха и осадки.

Пальмер (l. c.) прямо ставит вопрос о том, какая связь существует между образованием подвидов *Scapanus latimanus* и факторами среды: общим климатом (зоны жизни), высотой, влажностью, температурой, эдафическими факторами, водными барьерами. Почва, ее влажность и структура, являются, видимо, прямыми факторами, а температура становится фактором через ее влияние на относительную влажность и осадки.

Представляло бы огромный интерес подвергнуть указанные подвиды экспериментальному исследованию для определения их экологических и физиологических особенностей. Можно не сомневаться, что именно последними определяется разница ареалов и те внешние отличия, по которым мы определяем эти подвиды. Шанс же в жизни дают именно экологические и физиологические отличия. Они-то и являются настоящими видовыми признаками, а не диагностические отличия. На такого рода исследования, как работы Калабухова с близкими видами грызунов и работы Пауэрс, Олли и др. с рыбами, должно быть направлено внимание экологов-дарвинистов.

Вышеприведенных примеров достаточно, чтобы показать, что настоящие видовые и подвидовые признаки всегда адаптивны; что принимаемые нами для описания вида для диагноза и определительных таблиц морфологические внешние отличия часто вовсе не являются теми особенностями, которые направляли эволюцию. Они являются или признаками-попутчиками, коррелятивно связанными с физиологическими свойствами, или они появляются, быть может, независимо от физиологических признаков, но являются в большинстве случаев индифферентными, безразличными. Если же они имеют адаптивное значение, то это бывает сравнительно редко, в тех случаях, если данный признак связан с такими условиями среды, как субстрат, расстояние перелетов, или служит механическим орудием для защиты или нападения. Если признак вреден с самого начала или гипертрофируется, то он элиминируется отбором.

Шелл и одинаково с ним мыслящие проглядели разницу между настоящими видовыми признаками и теми, по которым мы удобства ради отличаем подвиды и виды. Адаптация не отстает от эволюции. Эволюция с самого начала адаптивна. Но начинается дивергенция, как правило, не только и не столько с морфологических признаков, являющихся нашими диагностическими признаками, а с изменения физиологических особенностей организмов, с их психологии, с поведения, которые приводят новую форму в новое положение. Морфологические отличия первоначально отсутствуют, потом они незначительны, затем становятся все более крупными и, подвергаясь отбору, также становятся адаптивными. И родовые морфологические отличия часто могут быть не адаптивными. Роды *Felis* и *Lynx* отличаются очень сильно между собой рядом глубоко адаптивных признаков поведения, выбором местообитания и т. д., а не только тем, что у одного из:

них одним ложнокоренным зубом в верхней челюсти больше, как это думает Шелл. Вполне понятно, что чем с более высокими систематическими категориями имеем мы дело, тем все более адаптивными становятся и их отличительные признаки.

Позволю себе привести еще один пример из растительного мира. В неопубликованной работе о «Дифференцирующей роли среды» Е. П. Коровин разобрал с этой точки зрения род *Tegula*, род многообразный, включающий 134 вида, занимающий всю область Средиземья, с видами, заходящими в тропики Восточной Африки и в лугостепную Азию, с видами, обитающими в условиях пестрой арены жизни. Коровин разобрал генетические отношения в пределах рода в связи с экологической средой, параллельно изучал ряды развития и экологические изменения видов, прослеживая изменения по местобитаниям видов и их адаптации.

В результате работы указанный автор приходит к следующим выводам.

«Дивергенция, расчленение сходных типов, осуществляется на почве адаптаций организмов к новым условиям в процессе развития последних.

Экологические факторы способны к переделке самых «конструктивных типов» растений: от деревянистой к травянистой форме, от поликарпиков к монокарпикам¹, от мезофитов к ксерофитам. В основе морфо-биологических изменений лежат функциональные изменения организма под влиянием воздействий внешних факторов в их непривычных для организма интенсивностях. Эти изменения вызывают известные сдвиги «норм реакции» организма, а коррелятивно с этим и отклонения морфо-биологического характера» (разрядка моя. — Д. К.).

Современное представление о виде, как о «комплексе биотипов, объединенных общими видовыми признаками и историей возникновения», и об экотипе, как о «группе биотипов одного вида, объединяемой некоторыми общими наследственно константными признаками, специально приспособленной к условиям определенного местобитания» (Синская), учение об экадах, экоэлементах и изореагентах говорит с совершенной определенностью о том, что эволюция, процесс видообразования, идет именно так, как это рисовал Дарвин. Эволюция адаптивна, вид распадается на мелкие систематические единицы благодаря действию естественного отбора, создающего в пределах вида группы биотипов, отвечающих тем или иным климатическим, эдафическим или биотическим условиям местобитания. Стоит только вспомнить климатипы и эдафотипы костра безостого, биотипы мятлика лугового и синэкотипы рыжика рода *Camelina* (З. Жеребинна), экологическую классификацию пшениц (Е. Ф. Пальмова 1935; Вавилов, 1935), чтобы вполне согласиться со словами Синской: «Односторонняя морфологическая систематика, помимо того, что идет вразрез с современным пониманием формообразовательного процесса, является всегда недостаточно практичной».

Например, прежние попытки классификации костра безостого *Brachypodium pinnatifidum* основывались на признаках, сильно изменчивых, не характерных для экотипов и лишенных практического значения.

В результате классификации костра, разработанной ныне на основе эколого-географического принципа, получалась возможность оперировать с формами, характеризующимися не только морфологическими, но и биологическими, экологическими и также хозяйственными особенностями растения, указывающими на стойкость типа

¹ Monos — один, polus — много, karpos — плод.

в тех или иных условиях, кормовое его качество и т. д. (З. Жеребина, 1930).

Однако в отношении усовершенствования, уточнения и детализации методов экологической систематики еще предстоит большая работа» (Синская, 1932).

Еще большая работа предстоит систематикам-зоологам. Синтетические систематические единицы, основанные не только на морфологических данных, но и на экологических и на генетических, особенно необходимы в тех группах, которые являются практически используемыми (в рыбоводстве, в рыбном промысле, в пушном деле и т. д.). Это очень трудная задача, требующая коренной ломки наших представлений и навыков, но зато она единственно приведет нас к правильным результатам, ибо навсегда верно изречение Гёте: «Was fruchtbar ist, allein ist wahr».

Эволюция адаптивна, и естественный отбор является ее основным двигателем.

ЛИТЕРАТУРА

1. Anthony H. E., Field book of North American Mammals, 1928.— 2. Берг Л. С., Изв. АН СССР, отд. мат. и ест. наук, 1934.— 3. Buxton P. A., Animal life in deserts, 1923.— 4. Bradt G. W., Journ. Mammal., vol. 13, 1932.— 5. Benson S. B., Univ. Calif. Publ. Zool., vol. 40, 1933.— 6. Вавилов Н. И., Селекция как наука, 1934.— 7. Он же, Научные основы селекции пшениц, 1935.— 8. Goldman E. A., Proc. Biol. Soc. Wash., vol. 31, 1918.— 9. Он же, J. of Mam., 13, 1932.— 10. Grinnell I., Univ. of Calif. Publ. in Zool., vol. 24, № 1, 1922.— 11. Crinell I. a. Storer T. I., Contr. from the Mus. of Vert. Zool. Univ. of California, 1924.— 12. Dice L. R., Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich., № 202, 1929.— 13. Он же, Occas. Pap. Mus. Zool., Univ. Mich., № 213, 1930.— 14. Dice L. R. a. Blossom Ph. M., Studies of Mammalian Ecology in Southwestern North America with special attention to the colors of desert mammals. Carn. Inst. of Washington, 1937.— 15. Hall E. R., Proc. Biol. Soc. Wash., 45, 1932.— 16. Heinze Fr., Abh. Deutsch. Seefisch. Verein. Berlin, 1898.— 17. Hooper E. T., Univ. of Calif. Press., 1938.— 18. Жеребина З., Тр. по прикл. бот., генет. и сел., т. 25, в. 1.— 19. Калабухов Н. И., «Природа», № 10, 1938.— 20. Kändler R., I. d. Cons. VII, 3, 1932.— 21. Он же, Berichte der Deutschen Kommission für Meeresforsch., N. F., Bd. VII, 4, 1935.— 22. Coker R. E., Ecol., vol. VI, № 1, 1925.— 23. Коровин Е. П., Дифференцирующая роль среды в процессе видообразования, Рукопись, 1939.— 24. Krogh A. a. Leitch I., Journ. of Physiol., 52, 1919.— 25. Merriam C. H., North Amer. Fauna, № 3, 1890.— 26. Люндергорд Г., Влияние климата и почвы на жизнь растений. (Русск. перев.). 1937.— 27. Palmer F. G., Journ. of Mammal., vol. 18, № 3, 1937.— 28. Пальмова Е. Ф., Введение в экологию пшениц, 1935.— 29. Powers E. B., Publ. of the Puget Sound Biol. Station, 3, 57, 1921.— 30. Он же, J. of Gener. Phys., v. 4, 1922.— 31. Он же, J. of Physiol., vol. 61, 1922a.— 32. Промптов А. И., Зоол. журн., XIII, в. 3, 1933.— 33. Robson G. C. a. Richards O. W., The variation of animals in Nature, 1936.— 34. Серебровский П. В., Стеногр. отчет первого заседания экологич. комитета 8. III—1934.— 35. Sewertzow A. N., Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution, Jena, 1931.— 36. Shelford V. E., Nat. Hist. Survey of Illinois, Bull., vol. 14, Art. 9, 1923.— 37. Shelford V. E. a. Allee W. C., J. of Exp. Zool., vol. 14, 1913.— 38. Shelford V. E. a. Power. Biol. Bull., vol. 28, 1915.— 39. Shull A. F., Evolution, N. Y. 1936.— 40. Sumner F. B. a. Swarth H. S., Journ. Mammol., vol. 5, 1924.— 41. Тихвинский и Соснина, Опыт исследования *Citellus suslicus* методом экологических индикаторов, Рукопись.— 42. Филиппченко Ю. А., Зоол. Вестн., т. 1, в. 2, 1916.— 43. Wells M. M., Biolog. Bull., 29, 1915.