А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

Вып. 11 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1959

С. С. ШВАРЦ

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ПРОБЛЕМЫ ВИДА У НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

СВЕРДЛОВСК

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

Вып. 11 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1959

С. С. ШВАРЦ

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ПРОБЛЕМЫ ВИДА У НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

СВЕРДЛОВСК

Печатается по постановлению
Редакционно-Издательского Совета
Уральского филиала АН СССР

Ответственный редактор
канд. биол. наук В. Н. ПАВЛИНИН
Редактор *Т. С. Потапова*
Технический редактор *Н. Ф. Середкина*, Корректор *П. В. Винокурова*

РИСО УФАН СССР № 40/1 (19) НС 25745. Подписано к печати 23/IX 1959 г.
Формат 70×108¹/₁₆ Объём 8,25 печ. л. Уч.-изд. л. 11,86
Тираж 1000 экз. Заказ 43 Цена 8 р. 30.

Типография издательства «Уральский рабочий», Свердловск, ул. имени Ленина, 49.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Изучая в течение ряда лет интерьерные особенности различных видов наземных позвоночных, автор пришел к заключению, что один из важных путей к познанию специфики вида как основной категории животного мира лежит через познание морфо-физиологических особенностей отдельных конкретных видов.

Обратившись к литературе, мы убедились в том, что именно этой стороне уделено наименьшее внимание. Еще хуже, пожалуй, положение с морфо-физиологической характеристикой разновидностей (подвидов).

Указанное обстоятельство объясняется прежде всего тем, что вопросами микроэволюции занимались преимущественно зоологи-систематики. Это и понятно, ибо систематик в большей степени, чем кто-либо иной сталкивается с огромным разнообразием различных форм животных.

Зоологи, изучающие вопросы функциональной морфологии, экологической физиологии и биохимии, сравнительной экологии, имеют дело с неизмеримо меньшим кругом форм, часто отдаленных друг от друга в систематическом отношении. Однако материал, характеризующий отдельные виды и даже более мелкие систематические единицы с этой стороны, в настоящее время уже получен. Использование его для решения вопросов вида и видообразования кажется естественным. Настоящая работа представляет собой попытку обсуждения некоторых вопросов проблемы вида на основе анализа морфо-функциональных, эколого-физиологических и биохимических различий близких видов и внутривидовых групп наземных позвоночных животных.

При этом учитывается, что хотя общие законы формо- и видообразования едины во всем органическом мире, конкретное проявление этих единых законов в различных группах различно. Отсюда ясно, что и конкретная биологическая характеристика категорий «вид» и «подвид» * не только может, но и должна различаться в некоторых существенных деталях, когда речь идет о различных группах живых организмов.

Таким образом, мы видим задачу настоящей книги в анализе вопроса о биологической сущности вида и подвида, результаты которого могли бы служить удовлетворительной основой для формулирования определения этих важнейших биологических понятий применительно к наземным позвоночным. Подчеркнем: речь идет не о практическом критерии для определения видов и подвидов, а об определении сущности понятий.

Эта работа является необходимым этапом решения центральной биологической проблемы — проблемы видообразования.

Целесообразность всестороннего обсуждения проблемы вида определяется не только исключительным теоретическим интересом рассматриваемого вопроса, но и немалым его практическим значением. Мы вполне присоединяемся к мнению Г. П. Дементьева (1954), что «познание процесса в природных условиях видообразования дает нам ключ к управлению организмом».

---

* Термины «подвид» и «разновидность» рассматриваются автором как синонимы.

ГЛАВА I

О БИОХИМИЧЕСКИХ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЯХ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ

Многочисленные исследования растительных и животных организмов, проведенные рядом авторов, показали, что у различных видов существуют глубокие биохимические отличия, отражающие специфичность их обмена веществ. Так, А. В. Благовещенский (1945) считает, что самые разнообразные морфологические особенности растений имеют в своей основе изменение энергетического уровня их ферментов. Однако «достаточно приспособленными к внешней среде по их конечному эффекту в отношении обмена веществ оказываются многие сочетания биохимических признаков» (А. М. Голдовский, 1948). Это объясняет нам почему в одних и тех же условиях мы встречаем организмы с различным сочетанием биохимических механизмов. Биохимическая специфика разных групп и видов животных справедливо рассматривается как показатель специфичности их обмена веществ (А. В. Благовещенский [Blagoveschenski], 1929; А. Р. Кизель, 1941).

Все эти соображения, основанные на разнообразном материале, приводят некоторых исследователей к заключению, что в основе специфичности животных и растительных организмов в значительной мере лежат их биохимические особенности. «Во всяком случае мысль об охранении специфичности своего состава и состава своего белка со стороны живого организма должна лежать в основе представления о специфичности состава, как основе специфичности организма» (А. Р. Кизель, 1940). «Вариации в построении белка, безусловно, являются материальной причиной выдающейся специфичности, а в то же время и типичным признаком этой специфичности для различных видов животных и растений». (Там же).

Не менее определенно высказывание академика В. Л. Комарова (1944) о том, что многочисленные разобранные им примеры позволяют думать: «в основе всех, даже чисто морфологических признаков, на основании которых мы классифицируем растения и устанавливаем виды, лежат биохимические различия».

Весьма важно выяснить, наблюдаются ли у позвоночных животных биохимические различия видов, каков их характер и биологическое значение, а, следовательно, и возможная роль в процессе видообразования.

Наше рассмотрение мы начнем с примеров, демонстрирующих самый факт существования несомненных биохимических отличий видов одной систематической группы (рода или семейства), а затем перейдем к анализу таких биохимических различий, которые уже в настоящее время могут получить естественное биологическое объяснение.

О биохимических отличиях близких видов животных свидетельствует прежде всего химический элементарный состав их организмов. Констатируемая разница подчеркивает неодинаковую способность видов концентрировать в тканях определенные химические элементы, а также различную потребность их в этих элементах. «Больше того, химический элементарный состав организмов является их видовым признаком, среди организмов есть виды, роды, которые преимущественно концентрируют тот или иной химический элемент. Подобные организмы-концентраторы известны ныне для: Li, B, F, Al, Si, Mg, S, Cl, K, Ca, V, Mo, Fe, Co, Cu, Zn, As, Br, Sr, Ba, и вероятны для ряда других так называемых циклических химических элементов» (А. П. Виноградов, 1950). Для того, чтобы показать сколь многогранными могут быть различия в химическом элементарном составе близких видов, сравним два вида рода Salmo (табл. 1).

Таблица 1

Химический элементарный состав тела близких видов рыб (по Н. М. Сканави-Григорьевой, 1944), вес. %

Вид	Зола	Cl	Na	K	Mg	Ca
Salmo fontinalis	1,51	0,163	0,025	0,218	0,060	0,047
Salmo salar	1,57	0,119	0,118	0,239	0,045	0,103

О большой специфичности биохимических свойств близких форм (в том числе видов и подвидов) говорят исследования, проведенные с помощью серологической методики. Успехи, полученные в этой области, в значительной степени связаны с усовершенствованием самой методики, основанной на том, что чем ближе в филогенетическом отношении животное, продуцирующее антитела, к тому животному, против которого эти тела вырабатываются, тем специфичнее получаемая антисыворотка.

Установлено, что близкие виды обладают специфическими особенностями белковых молекул. Это доказывается наличием у них серологических различий.

Следует отметить, что биохимические отличия близких видов обнаружены при помощи серологической методики во всех классах позвоночных: у рыб (Д. Н. Талиев 1935, 1938, 1941); земноводных (A. A. Boyden & G. K. Noble, 1933); пресмыкающихся (E. Grosset & A. Zoutendyk, 1929); птиц (M. K. Irwin & L. J. Cole, 1936, M. K. Irwin, 1953).

Особенно интенсивно шло изучение серологических отличий у млекопитающих. Полученные при этом данные позволили уточнить существующие представления о родственных отношениях различных видов и групп животных (В. В. Аврех и Н. И. Калабухов, 1937; R. Nicks, 1929; H. Wolfe, 1939; H. Levine & P. Moody, 1939; I. Bair & H. Wolfe, 1942; P. Moody, V. Cochran, H. Drugg, 1949; W. Stallcup, 1954; Ch. Leone & A. Wiens, 1956).

В ряде случаев удается доказать, что констатируемые отличия не зависят от того, на какой стадии онтогенетического развития находятся сравниваемые виды (R. Cooper, 1946).

Помимо серологической методики, биохимические отличия видов могут быть легко констатированы при помощи методики, сущность которой заключается в определении скорости свертывания крови одного вида под влиянием протромбокиназы другого.

Применяя эту методику, П. А. Утилина и Б. А. Кудряшов (1951) пришли к выводу, что протромбокиназа и тромботропин имеют специфиче-

скую видовую структуру. Еще ранее другими исследователями (H. Fritsch und G. Studnitz, 1938) установлено, что отмеченная специфичность выявляется при сравнении близких видов, а в некоторых случаях даже пород животных (на курах). Очень интересно, что у более высокоорганизованных животных (млекопитающие, птицы) специфичность указанного фермента проявляется при сравнении очень близких форм, а у рыб — только при сравнении крупных систематических категорий (отрядов, классов). Это может быть истолковано в том смысле, что биохимическая специфичность отдельных форм с высотой организации делается все более четкой.

Отчетливые различия в биохимических особенностях протеинов мышц у видов одного рода удается констатировать методом электрофоретического анализа. Коннель (I. Connel, 1953), например, обнаружил их при изучении ряда рыб: Gadus collaris, G. aeglefinus, G. merlangus, G. virens; Raja batis, R. circularis, R. clavata. Важно отметить, что у сазана и зеркального карпа аналогичных отличий не выявлено.

При исследовании мускульной ткани млекопитающих также констатируются биохимические отличия видов (И. А. Смородинцев, 1952; П. Г. Забоев, 1953; Н. П. Третьяков и С. О. Пельтцер, 1954; J. Zapp und D. Wilson, 1938 и др.). Эти отличия иногда используются в практических целях. Мышцы домашнего буйвола Филиппинских островов («керабоу») настолько богаче каротином по сравнению с мышцами других видов крупного рогатого скота, что это служит критерием для распознавания мяса в сомнительных случаях (Т. Гудвин, 1954).

Важный показатель биохимических различий родственных видов — это характер кристаллизации гемоглобина. Гемоглобины отдельных видов дают кристаллы разных систем (ромбическая, гексагональная, тетрагональная, моноклиническая), которые обладают неодинаковыми оптическими свойствами. Это служит доказательством, что гемоглобин различных видов химически различен. При этом важно отметить, что у видов одного рода наблюдаются изоморфные кристаллы, что свидетельствует об их биохимической близости. Различия между близкими видами характеризуются данными табл. 2.

Таблица 2

Характеристика кристаллов гемоглобина близких видов млекопитающих (отношение осей; по М. Флоркэну, 1947)

Вид	Оси		
	a	b	c
Canis familiaris	0,6745	1	0,2063
Canis dingo	0,6009	1	0,2582

Ф. Гауротвиц (1953), констатируя, что «каждый вид животного имеет специфические белки», указывает, что специфичность гемоглобинов проявляется в их аминокислотном составе.

Не менее характерным, чем химизм глобинов, является соотношение различных органических веществ крови.

М. Флоркэн показал, что отношение суммы щелочных эквивалентов к сумме щелочноземельных $\left(\frac{Na+K}{Ca+Mg}\right)$ резко различно у позвоночных и беспозвоночных. Поскольку между функцией отдельных органов и указанным соотношением существует, как это доказано многочисленными наблюдениями, несомненная зависимость, важно установить, нет ли и в данном случае отличий видов. Оказалось, что в отдельных случаях это

можно считать доказанным. У Raja stabularis соотношение $\frac{Na+K}{Ca+Mg}$ = =48,5, а у другого вида ската (R. diaphenes) — 28,3; у черепахи Emys blandingii — 23,4, а у Pseudemys elegans — 15,0.

В ряде случаев удается констатировать отличия в активности тканевых ферментов и содержании их в отдельных органах и тканях у видов одной систематической группы. Так, мышь, крыса и хомяк резко отличаются друг от друга по активности холинэстеразы (D. Myers, 1953). Активность псевдохолинэстеразы в тканях сердца крысы очень велика, у хомяка значительно ниже, а у белки приближается к нулю (M. Ord & R. Thompson, 1951).

Выдающийся интерес представляет тот факт, что содержание в клетках гомологических тканей нуклеиновых кислот, огромное биологическое значение которых очевидно, для различных видов строго специфично и различия между видами в этом отношении выступают вполне отчетливо (A. Bovin, R. Vendrely, C. Vendrely, 1948; A. Mirsky & H. Ris, 1949).

Специфичность обмена веществ подчеркивается наличием различий в конечных продуктах обмена.

Показано, в частности, что аминокислотный состав мочи даже близких видов млекопитающих неодинаков (S. Datta & H. Harris, 1953.) Так, например, в моче пумы (Felis concolor) имеется таурин, в то время как для других кошачьих характерен цистеин — изопентатол.

Аналогичные данные (табл. 3) получаются и при количественном сопоставлении продуктов обмена веществ, выделяемых с мочой близкими формами.

Таблица 3

Химический состав мочи близких видов млекопитающих, %
(по C, L, Prosser (ed) 1952)

Вид	Аммиак	Мочевина	Мочевая кислота	Аминокислоты
Тигр (Felis tigris)	3,3	89,1	0,06	0,95
Леопард (Felis pardus)	3,2	87,1	0,06	0,86
Бактриан (Camelus bactrianus)	2,4	67,6	1,3	1,7
Дромадер (Camelus dromedarius)	15,7	44,0	0,3	1,0
Лама (Lama glama)	2,0	64,1	0,8	1,4
Альпака (Lama pacos)	4,5	59,6	0,3	—

Примечание. Данные по кошачьим взяты из работ N. Fise, 1925; по верблюдовым — H. Smith a.H. Silvette, 1928.

Приведенные примеры говорят за то, что сам факт наличия у видов одной систематической группы (в том числе и близких) биохимических различий бесспорен. Констатируемые биохимические особенности отдельных видов не менее характерны, чем их особенности морфологические.

Попытаемся теперь показать, что биохимические особенности видов находятся в определенной связи с их экологией. То, что примеров, иллюстрирующих эту закономерность, пока еще не слишком много, не должно нас удивлять, так как сравнительное изучение биохимических особенностей близких форм начато относительно очень недавно и до настоящего времени носит по преимуществу случайный характер.

Наше рассмотрение начнем с анализа особенностей молока различных животных.

Особый интерес представляют данные о разном химическом составе молока родственных видов, свидетельствующие о специфичных потреб-

ностях молодняка различных видов в определенных химических элементах.

Еще более резкие различия обнаруживаются при сравнении количества питательных веществ в молоке близких видов млекопитающих. Общие закономерности в этом отношении сейчас уже выяснены. Поскольку наибольшей теплотворной способностью обладают жиры, то в молоке животных, живущих в холодных водах или в суровых климатических условиях, выявлено больше жира.

Содержание жира в молоке северного оленя достигает 20—22%, а в молоке некоторых дельфинов — свыше 40% (Г. С. Инихов, 1933). Специфический образ жизни китообразных отражается на химическом составе их молока (Б. А. Зенкович, 1938). Высокий процент жира наблюдается и в молоке животных, рождающихся голыми, беспомощными и нуждающимися в высококалорийной пище.

В молоке нутрии — крупного грызуна, ведущего водный образ жизни (охлаждение!) — имеется около 30% жира, что почти в 3 раза превышает количество его в молоке крольчихи, которое также характеризуется высокой жирностью. (S. Wojcik i Z. Zdybicki, 1954).

Насколько своеобразными могут быть особенности молока отдельных видов, показывает исследование молока антилопы-канны (Taurotragus oryx), проведенное Г. А. Успенским и А. А. Салганским (1952). Оказалось, что молоко канны обладает активными антигнилостными свойствами, которые предохраняют его от разложения при 38° в течение 8 месяцев.

Имеются основания полагать, что в молоке быстрорастущих животных есть вещества, стимулирующие рост молодняка. Так, если молодых крысят кормить молоком коровы и свиньи, уравняв в нем процент белков и витаминов, а также общую калорийность рационов, то оказывается, что на молоке свиньи крысята растут быстрее, причем на каждый грамм привеса тела используется меньшее число калорий (Nutr. Rev., 1952).

Особое значение в определении биохимических отличий видов имеет содержание витаминов в различных тканях. Как известно, витамины, наряду с определенными специальными функциями, ускоряют процесс роста, а также поддерживают и возбуждают обмен веществ в клетках. Р. Вильямс (R. Williams, 1943) показал, что между концентрацией витаминов в тканях и энергией их дыхания существует четко выраженная положительная корреляция.

Витамин С можно рассматривать как фактор, стимулирующий деление клеток, рост, регенерацию и восстановление тканей. Доказано также, что все позвоночные животные для нормальной жизнедеятельности должны иметь в тканях тела определенное количество витамина А. Однако это «определенное количество» у различных видов различно (R. Williams, 1943). Упомянем, наконец, что витамины играют очень важную роль в построении внутриклеточных ферментативных систем.

С другой стороны, различные потребности в витаминах видов одной систематической группы также указывают на резко выраженные биохимические и физиологические особенности их, которые в ряде случаев носят принципиальный характер. Проиллюстрируем это положение сравнением двух наилучше изученных видов: мыши и крысы. При недостатке витамина Е у самцов крыс происходит дегенерация семенников, в то время как самцы мышей переносят недостаток витамина Е безболезненно (K. Mason, 1944) *.

---

* Самки этих видов к недостатку витамина Е одинаково чувствительны.

Недостаток никотиновой кислоты (витамин Р—Р) у всех животных, подвергавшихся исследованию (в том числе и у мыши), ведет к резкому нарушению функции коркового слоя надпочечника; крысы же переносят его безболезненно (Б. А. Кудряшов, 1953).

Недостаток биотина в пище у мышей вызывает расстройство пищеварения, на организме крыс он не отражается: бактериальная флора их кишечника синтезирует биотин (K. Hoffmann, 1943).

Молоко мышей по сравнению с молоком других грызунов очень богато витаминами группы В. В соответствии с этим в период лактации мыши требуют большее количество витаминов (R. Williams, 1943), чем другие грызуны.

Совершенно очевидно, что различная реакция на недостаток витаминов в пище определяет существенные различия в отношениях указанных видов к условиям существования.

Методические трудности, вытекающие из большого колебания содержания витаминов в организме животных, в значительной степени затрудняют проведение межвидовых сравнений. Однако даже полученные отрывочные данные представляют чрезвычайный интерес.

Один из относящихся к этой группе фактов заключается в том, что витаминов группы В, как правило, меньшее количество в тканях более крупных животных, чем в тканях мелких животных. В этом не трудно усмотреть отражение известной связи между размерами животных и интенсивностью их обмена веществ. Наблюдающиеся исключения из этого правила подчеркивают специфичность тканевого обмена различных видов: у крыс, например, витамина группы В больше, чем у мышей.

К сожалению, в большинстве случаев данные о количестве витаминов в тканях различных животных относятся к более или менее отдаленным по своему систематическому положению формам. Тем не менее большое своеобразие в распределении и содержании витаминов в тканях животных, безусловно, свидетельствует о видовой специфичности характера тканевого обмена веществ.

Специфичность отдельных видов в рассматриваемом отношении подчеркивается также следующими наблюдениями: витамина С в тканях крысы и кролика в тех случаях, когда он не является прямым диетическим фактором, а находится под физиологическим контролем, больше, чем витамина С в тканях морских свинок, получающих обильное витаминное питание.

Если содержание витамина в мышечной ткани изучено еще недостаточно, то концентрация некоторых витаминов в печени исследовалась многочисленными авторами; накопленный по этому вопросу материал обширен и позволяет сделать некоторые важные выводы.

Способность животных накапливать в печени витамин А находится в прямой зависимости от условий существования отдельных популяций и, в частности, от климатических условий местообитания, а также от кормления. Тем не менее видовая специфика по этому важнейшему физиологическому признаку в преобладающем числе случаев устанавливается вполне отчетливо. И. В. Кизеветтер и Е. А. Лаговская (1951), изучая содержание витаминов в камбалах Дальнего Востока, установили что все холодолюбивые виды обладают большей способностью депонировать в печеночном жире витамин А, чем теплолюбивые. Видовые особенности проявляются и при совместном обитании: северо-бореальные виды в условиях южно-бореальных районов проявляют меньшую способность к аккумуляции витамина. Насколько велики указанные различия, можно иллюстрировать следующими примерами: в печеночном жире

звездчатой камбалы (Pleuronectes stellatus) количество витамина А составляет 16000 *и. е.*, в жире кишечника — 17800 *и. е./г*, в икре — 13500; у палтусовидной камбалы (Hippoglossoides elassodon) в печеночном жире — 500 *и. е.*, в кишечнике — следы, в икре витамин А отсутствует.

Четкие видовые различия были констатированы этими авторами и при анализе представителей других семейств: лососевых, тресковых, бычков, а также у близких видов: Oncorhynchus tschawytscha, O. keta, O. gorbuscha, Salvelinus mana, S. leucomaenius.

Понижение температуры внешней среды ведет у рыб к уменьшению интенсивности питания и замедлению всех жизненных процессов. В этих условиях большое значение должно иметь усиление сопротивляемости организма рыбы воздействиям низких температур. Одним из важнейших факторов, обеспечивающих свойственный виду нормальный темп роста в суровых климатических условиях, и является способность интенсивно накапливать витамин А. Особенно показательно в этом отношении резко повышенное содержание витамина А в икре холодолюбивых рыб.

З. А. Виноградовой (1953) удалось констатировать, что данные виды рыб обладают большей концентрацией витамина А в печени по сравнению с их родственниками, ведущими пелагический образ жизни.

Четкие различия в этом отношении обнаруживаются также у различных видов дельфинов и китов и некоторых других млекопитающих (Р. Р. Переплетчик, 1951; В. Н. Букин и Е. П. Скоробогатова, 1951 и др.).

На основании приведенных данных, делается очевидным, что отдельные, даже близкие, виды отличаются по такому важному признаку, как содержание витаминов в тканях и способность их аккумулировать.

Как видно из изложенного, в ряде случаев особенности отдельных видов находят себе естественное биологическое объяснение.

Не меньший интерес вызывает химический состав жира животных. Рассмотрим один из наиболее важных показателей — так называемое иодное число, представляющее собой наиболее простую и вместе с тем очень важную характеристику жира.

Иодное число показывает содержание в жире непредельных связей. Смена простой связи между углеродными атомами на двойную в жирном ряду сопровождается понижением температуры плавления и увеличением химической активности жира. Этиленовая связь обусловливает большую способность к реакциям присоединения, окисления и синтеза. Не удивительно поэтому, что у животных, находящихся в условиях интенсификации обмена веществ, иодное число высокое. Сопоставление иодного числа диких и домашних животных служит этому превосходной иллюстрацией: кошка домашняя — 54,5, кошка дикая — 67,8; кролик дикий — 99,8; кролик домашний — 67,6; кабан — 76,6; свинья домашняя — 50,60; серый гусь — 99,6; гусь домашний — 66,6.

Широко известно, что химизм жира данного организма находится в определенной связи с химическим составом жира, поступающего с пищей. С другой стороны, условия существования (в частности — температурные) также влияют на химический состав жира. Жир свиньи, выращенной при низкой температуре, имеет больше непредельных кислот, чем жир свиньи, находящейся в теплом помещении. Тем не менее многочисленные наблюдения показали, что жиры различных животных специфичны. Если из диеты исключить жиры, то при кормлении животных разных видов одинаковой пищей у них формируются химически различные жиры. С другой стороны, протоплазматический жир сохраняет постоянство своего состава вне зависимости от питания и, как доказано специальными исследованиями: «каждый орган (печень, почки, легкие)

содержит в протоплазме своих клеток особые жирные кислоты, различные у разных видов...» (И. А. Смородинцев, 1952).

В изменении химического состава жира животных различных групп отмечаются определенные закономерности. Так, при переходе от водного образа жизни к наземному, в ходе эволюции в составе запасных жиров увеличивается количество пальматиновой кислоты и ненасыщенных C_{18} кислот и снижение C_{16} и высоконасыщенных C_{20} и C_{32} кислот.

Иодное число жира крупных наземных млекопитающих (лошадь, бык, баран) равно 80—90, жира ластоногих (моржи, тюлени, сивучи) — от 152 до 198, жира дельфинов — от 130 до 140 (А. Зиновьев, 1952). Важно отметить, что, хотя жиры китообразных обладают рядом общих свойств, но у отдельных видов констатируются четкие различия (J. Cama & M. Meara, 1953). Жиры пресноводных видов рыб (в отличие от морских) характеризуются наличием высоконасыщенных кислот.

Изложенное выше позволяет оценить те различия, которые выявляются при сравнении видов одного семейства или рода: иодное число Citellus fulvus равно 73; C. pygmaeus — 66 (П. Гоосен, 1941); жира соболя (Martes zibellina) — 57; норки (Mustela lutreola) — 65; россомахи (Gulo gulo) — 54,4 (по нашим данным).

Если сопоставить приведенные материалы с теми, которые характеризуют интенсивность газообмена сравниваемых видов, то не трудно будет убедиться, что более высокий уровень метаболизма связан с более высоким иодным числом жира данного вида.

Согласно нашим результатам, полученным при работе в Курганской области, иодные числа жира различных видов уток следующие — у чирка-трескунка (Querquedula querquedula) — 63,4; у чирка-свистунка (Q. crecca) — 60,5; у серой утки (Anas strepera) — 62,4; у шилохвости (Anas acuta) — 71,4.

Не трудно видеть, что из всех уток наиболее высокое иодное число имеет жир шилохвости — северного вида. Специфичность химизма жира полярных видов птиц подчеркивают и другие авторы (Ch. Wilber & X. Musacchia, 1950).

Химический состав жира северного вида суслика (Citellus parryii) существенно отличается от химического состава жира других представителей этого рода. (Для этого вида свойственно также резко повышенное содержание в крови жирных кислот).

Насколько специфичными могут быть химические особенности жира близких форм показывают исследования, проведенные М. Н. Чеченкиным (1946, 1951 а, б), который, изучая состав жиров пресноводных рыб, пришел к выводу, что химический состав жиров двух родственных видов может быть близким (хотя и не тождественным), но может и резко отличаться, особенно общей ненасыщенностью и, в частности, количеством полибромидов. Примером подобного рода являются чудской сиг (Coregonus maraena marenoides) и озерная ряпушка (Coregonus albula albula). Жир тушки чудского сига характеризуется следующими константами: иодное число — 113,6; количество твердых кислот по Твитчелю — 13,5%; количество полибромидов — 14,38; жир же ряпушки соответственно — 142,7, 18,7%, 30,4. Аналогичные данные определены при исследовании жиров копытных и рептилий (F. Gunstone & R. Paton, 1953). Они свидетельствуют о том, что видовая специфика захватывает и химический состав резервных веществ.

Есть основания полагать, что специфичностью обладают не только жиры, но и другие запасные вещества. Работа Б. М. Степаненко и Е. М. Афанасьевой (1953) делают это вероятным в отношении гликогена.

На резкие различия видов указывают также различия в составе и распределении питательных веществ в ооцитах. Это констатировано, например, у двух видов летучих мышей: Rhinolopus ferrum equinum и Miniopterus schreibersi (N. Skreb, 1953).

Результаты ряда исследований говорят о том, что содержание в мышцах животных веществ, играющих существенную роль в поддержании работоспособности мышц, находится в определенном соответствии с их экологическими особенностями.

Гейдерманс (C. Heidermanns, 1927, 1929, 1930) сравнивал количество фосфорной кислоты в икроножной мышце у семи видов Anura и установил, что для видов, образ жизни которых требует большой затраты энергии, характерно большое количество фосфорной кислоты: наибольшее ее содержание обнаружено, в частности, у чесночницы (Pelobates fuscus), что находится в явном соответствии с ее образом жизни. Четкие различия обнаруживаются и между несомненно близкими видами, как например: Bufo bufo, B. calamita, Bombinator igneus, B. pachypes и др. Точными физиологическими экспериментами доказано, что утомляемость мышц сравниваемых видов действительно различна, и различие это находится в соответствии с указанными биохимическими отличиями. При этом выяснилось, что процессы, обусловливающие различную функциональную способность мышц, протекают по-разному, что подчеркивает их видовую специфичность.

На млекопитающих показано, что отдельные виды отличаются по содержанию фосфагена в мышцах, играющего большую роль в поддержании и восстановлении работоспособности мышц. Более подвижные животные обладают повышенным количеством фосфагена (Н. Н. Яковлев, 1950). Так, у крысы его больше, чем у кролика, а у кролика больше, чем у морской свинки. Констатированы и четкие различия у видов одного подсемейства: у мыши содержание фосфагена в икроножной мышце выше, чем у крысы.

Тем же автором показано, что у различных видов грызунов, принадлежащих, правда, к различным систематическим группам, обнаруживаются стойкие отличия в содержании глютатиона в мышцах.

Опыты Б. П. Ушакова (1955, 1956) показали, что более теплолюбивые виды земноводных (Rana ridibunda) по сравнению с R. temporaria обладают большей теплоустойчивостью мышечных волокон: «Одновременно было выяснено, что большая устойчивость менее теплолюбивых видов к перегреванию не совпадает с большей стойкостью их к этиловому спирту. Это говорит о том, что различие в теплоустойчивости мускулатуры не является простым показателем большей или меньшей стойкости к любому повреждающему воздействию, но объясняется приспособляемостью клеток организма к определенному температурному режиму». (Б. П. Ушаков, 1955).

А. И. Комкова и Б. П. Ушаков (1955) изучали теплоустойчивость белков мышечной ткани биохимическими методами. «Как и следовало ожидать, исследованием теплоустойчивости аденозинтрифосфатазной активности мышц также установлена большая теплоустойчивость ферментативной активности мышц озерной лягушки. Следовательно, видовое различие в тканевой чувствительности мускулатуры действительно объясняется различием в теплоустойчивости белков мышечного волокна». (Б. П. Ушаков, 1956).

Большое значение имеют данные, указывающие на различия в сродстве гемоглобина различных видов к кислороду; в своем большинстве констатируемые отличия биологически понятны. Так, например, для водных видов амфибий кривая диссоциации кислорода лежит левее, чем у

форм, ведущих более сухопутный образ жизни (F. McCutcheo & F. Hall, 1937).

Аналогичная закономерность отчетливо проявляется и при сравнении различных видов рыб (Н. В. Пучков, 1954).

Выдающийся интерес представляет установление отличий близких видов по биохимической активности ферментов, определяющих энергию жизнедеятельности организма. При этом следует учитывать, что если в отдельных случаях активность ферментов зависит от состава и свойств среды, в которой работает фермент, то во многих других она определяется особенностями самого фермента. Оба случая говорят о глубокой биохимической специфичности отдельных видов.

В работах ряда авторов отмечено, что тканевые ферменты различных видов специфичны. А. А. Смирновым (1953) это установлено в отношении угольной ангидразы и каталазы крови.

Цитохромоксидазная активность изолированного мозга различных видов рыб, земноводных и гомойотермных оказывается специфичной (Н. А. Вержбинская, 1953 а, б). Известны случаи, когда специфичность ферментов выражена настолько отчетливо, что может служить настоящим «видовым признаком». Так, А. В. Благовещенский и А. В. Вадова (1937), изучая активность каталазы крови различных животных, приходят к выводу, что активность каталазы некоторых змей можно рассматривать в качестве видовой константы, тем более, что она заметно не изменяется в зависимости от состояния животного. Четкая зависимость между активностью каталазы крови и экологическими особенностями отдельных видов обнаружена у рыб (Н. В. Пучкова, 1954).

Хюбнер (F. Hübner, 1937), работая с рептилиями, установил, что у близких видов существуют отчетливые различия в активности каталазы и амилазы слюны, находящиеся в явной зависимости от биологических особенностей сравниваемых форм.

Наши данные об активности пищеварительных ферментов многих видов позвоночных различных классов также демонстрируют различия между близкими видами. В качестве иллюстрации приведем активность пищеварительных ферментов поджелудочной железы некоторых видов птиц (табл. 4).

Таблица 4

Активность амилолитических и протеолитических ферментов птиц (по данным автора)

Вид	Амилолитический фермент		Протеолитический фермент	
	lim	M	lim	M
Anas platyrhyncha	12	12	5	5
A. strepera	8—8	8	9—9	9
A. clypeata	8—9	8,5	7—9	8,0
Cerchneis tinnunculus	7—7	7	7—11	8,0
Buteo buteo	7—9	7,5	7—11	7,9
Motacilla alba	7;9	7,6	7—10	8,1
Anthus trivialis	7—10	9,5	7—11	9,0
Luscinia svecica	6—7	6,3	6—9	7,1

Примечание. В таблице указан порядковый номер пробирки с разведенным экстрактом фермента, в которой переваривания уже не происходит. В каждой последующей пробирке разведение экстракта вдвое больше, чем в предыдущей. В первой пробирке экстракт разведен в два раза.

При анализе этой таблицы следует обратить внимание, что у кряквы — наиболее растительноядного вида уток — амилолитические ферменты обладают наивысшей активностью, протеолитические — наименьшей.

Д. А. Четвериков (1948) выяснил, что в сетчатке и хрусталике глаза имеется большое количество карбоангидразы, роль которой заключается в ускорении выведения из тканей углекислоты, образующейся в больших количествах в результате интенсивного обмена веществ. Эти данные позволяют оценить исследования (H. Kauth und H. Sommer, 1953), показавшие, что содержание карбоангидразы в различных тканях глаза некоторых птиц и млекопитающих различно и соответствует их биологическим особенностям: чем раньше молодое животное переходит к самостоятельному образу жизни, тем выше у данного вида концентрация фермента в тканях глаза. Так как сетчатка у позвоночных васкуляризирована скудно, а хрусталик вовсе лишен кровеносных сосудов, то облегчение процесса удаления углекислоты имеет исключительно важное значение для обеспечения нормальной жизнедеятельности глаза. Отсюда понятно, какое биологическое значение имеют обнаруженные различия различных видов.

Х. С. Коштоянц и Г. А. Бузников (1953) констатировали четкие различия у рыб разных видов в активности энзима гиалуронидазы, определяющего проницаемость поверхностных структур эмбрионов. Каспийскому лососю (Salmo salar caspias), молодь которого после вылупления долгое время находится в гнезде (плохие условия аэрации), присуща более активная гиалуронидаза, чем белорыбице (Stenodus caspius), молодь которой немедленно после вылупления выходит на пелагиаль.

Наблюдения ряда авторов указывают на то, что ферменты теплолюбивых видов пойкилотермных позвоночных обладают повышенной теплоустойчивостью. Это оказалось справедливым как в отношении рыб (П. А. Коржуев, Х. С. Коштоянц, 1934; П. А. Коржуев, 1936 и др.), так и земноводных (А. И. Комкова и Б. П. Ушаков, 1955 а, б). Следует подчеркнуть, что указанное положение сохраняет свое значение и в том случае, когда речь идет о внутриклеточных ферментативных системах (Т. И. Привольнев, 1953).

Наша попытка собрать воедино разбросанные в литературе данные, касающиеся физиолого-биохимических отличий видов, показывает, что различия эти несравненно более глубоки и разнообразны, чем это часто нам кажется. Не менее показательные материалы получены и при изучении собственно физиологических особенностей животных.

Нашими знаниями о физиологических отличиях близких форм мы обязаны главным образом Н. И. Калабухову, который в ряде своих работ утверждает, что различия эти весьма многосторонни (Н. И. Калабухов, 1937, 1938, 1939а, 1939б, 1940а, б, 1941, 1946). Результаты своих многочисленных исследований Н. И. Калабухов обобщил в книге «Эколого-физиологические особенности животных и условия среды» (1950а).

Два очень близких вида лесных мышей — Apodemus sylvaticus и A. flavicollis — отличаются, согласно данным Н. И. Калабухова, следующими физиологическими признаками, которые, как подчеркивает автор, полностью сохраняются и в районах их совместного обитания.

«При равных условиях температуры интенсивность потребления кислорода у лесных мышей выше, чем у желтогорлых, причем эта разница особенно возрастает при низких температурах». Соответственно с большими размерами, желтогорлая мышь требует больше корма, чем объясняется другая ее особенность — повышенная активность. Это, в свою очередь, приводит к существенным сдвигам и в реакции на свет: чувст-

вительность этого вида к свету меньше, чем у лесной мыши (необходимость использовать и светлое время суток для поисков корма).

Н. И. Калабуховым констатированы также существенные физиологические отличия лесной мыши от полевой (A. sylvaticus, A. agrarius). Среди этих отличий должна быть отмечена различная реакция газообмена на изменение температуры и атмосферного давления.

При изучении физиологических особенностей малого и крапчатого сусликов (Citellus pygmaeus, C. suslica), Н. И. Калабухов выявил у них следующие различия. У малого суслика ниже: средняя предпочитаемая температура, указывающая на критическую точку, и температура тела в равных условиях существования; способность сопротивляться охлаждению у малого суслика больше, чем у крапчатого; потребность в корме (на единицу веса в калориях) у крапчатого суслика меньше, что влечет за собой различие в накоплении жировых резервов; реакция на понижение температуры у сравниваемых видов различна.

Черный и светлый хорьки (Putorius putorius, Putorius eversmanni) отличаются по следующим показателям: предпочитаемая температура, зависимость темпа дыхания от температуры, чувствительность к голоданию, общая активность в зависимости от температуры, изменение числа эритроцитов и темпа дыхания при изменении атмосферного давления.

Материалы наблюдений Н. И. Калабухова следует дополнить некоторыми сведениями, касающимися отличий видов по отдельным наиболее важным и, вместе с тем, наилучше изученным признакам.

Пожалуй, наибольшее число замеченных различий касается физиологии терморегуляции и газообмена, которые особенно подробно исследовались в лабораториях А. Д. Слонима и Н. И. Калабухова.

А. Д. Слоним (1952) указывает, что у ежа ушастого (Erinaceus auritus), южного вида, температура тела менее устойчивая и менее развитая терморегуляция, чем у европейского ежа (E. europaeus).

Многочисленные данные ряда авторов показывают, что у северных видов грызунов и некоторых других животных критическая точка (температура, при которой констатируется наиболее низкий обмен веществ) лежит ниже, чем у родственных видов южного происхождения (Л. Л. Пономарев 1944, Н. И. Калабухов, 1939 а, А. Д. Слоним, 1952 и др.). Сводка соответствующих данных приведена А. Д. Слонимом (1952).

А. Д. Слоним и О. П. Щербакова (1938) отмечают, что в отличие от остальных представителей семейства псовых (Canidae), у енотовидной собаки (Nyctereutes procyonoides) при средних температурах химическая терморегуляция не развита и четких изменений обмена под влиянием различных температур у нее не обнаружено.

Собака (Canis familiaris), шакал (C. aureus) и динго (C. dingo) одинаковых размеров резко отличаются друг от друга по характеру терморегуляции (А. Д. Слоним, 1952).

Р. П. Ольнянская и А. Д. Слоним (1947) указывают на то, что благодаря ряду морфо-физиологических приспособлений песец (Alopex lagopus) и заяц-беляк (Lepus timidus), даже при очень низких температурах почти не увеличивают потребления кислорода, то есть, не используют химическую терморегуляцию, чем они отличаются от близких видов более южного происхождения.

Примеров подобного рода можно было бы привести очень большое число, но указанная выше сводка А. Д. Слонима освобождает нас от необходимости подобного обзора.

Следует только подчеркнуть, что различные виды отличаются и скоростью реакции на изменение внешних температурных условий.

Р. П. Ольнянская и А. Д. Слоним (1947) установили, что у песца, в связи с приспособлением к полярному климату, временные связи на воздействие относительно более высокой температуры образуются несравненно быстрее, чем у собаки, что указывает на различия у них в кортикальных механизмах терморегуляции.

Все сказанное свидетельствует о том, что близкие виды отличаются по такому важнейшему физиологическому признаку как регуляция теплообмена — признаку, который охватывает самые различные системы физиологических функций. Этот вывод подтверждается большой группой исследований и может считаться твердо доказанным (И. Д. Стрельников, 1933; Н. И. Калабухов, 1934, 1950а; А. Д. Слоним и О. П. Щербакова, 1935 а, б и 1940; А. Д. Слоним, 1937 а, б; А. Д. Слоним, Р. Я. Безуевская, Е. С. Жила, 1940; Н. В. Минин, 1939; Т. В. Попова, 1939; Е. С. Жила, 1940; Т. В. Попова-Царева, 1946; А. Г. Филатова, 1945, 1949; А. Г. Понугаева, 1948; Л. А. Исаакян, 1948; А. И. Щеглова, 1949; R. Stigler, 1930; G. Reeder & R. Cowles, 1951; K. Herter, 1952 и многие другие).

Следует отметить, что данные, аналогичные приведенным, получены не только на млекопитающих; они известны для всех классов наземных позвоночных (В. М. Родионов, 1938; А. М. Сергеев, 1939; Я. М. Кабак и С. И. Тереза, 1939; А. В. Рюмин, 1939 а и б; В. В. Черномордиков, 1943; И. В. Кожанчиков, 1948; С. Н. Мацко, 1948; В. В. Рольник, 1948; В. О. Локотко, 1949; F. Groebbels, 1932; S. Baldwin & Ch. Kendeigh, 1932; M. Lutfi, 1936; K. Herter, 1940; K. Mazek-Fialla, 1941; L. Birch, 1947; H. Stribling, 1954 и многие другие).

Поскольку терморегуляторные реакции захватывают целый ряд физиологических функций, включая и корковую регуляцию их, приведенные примеры показывают, что между различными видами существуют глубокие и разнообразные физиологические отличия *.

О том же говорят межвидовые различия по основному обмену, которые наилучше изучены у пушных зверей (Е. А. Соколов, 1941, 1951; Н. Ш. Перельдик, М. И. Титова, 1950; А. А. Фирстов, 1952 и многие другие). Эти авторы демонстрируют различный уровень энергетических процессов у животных различных видов.

Близкие виды земноводных весьма существенно отличаются по физиологии дыхания. Так, например, установлено, что горная Bombina variegata обладает более интенсивным газообменом по сравнению с B. bombina, что связано с большим развитием у нее легочных капилляров; кожное дыхание у этого вида развито слабее (Г. Чопек и Ю. Чопек, 1955). Аналогичные данные получены и для других видов земноводных (J. Czopek, H. Pugaczewska, J. Sopock, 1954).

Физиологические отличия близких видов подтверждаются также данными, характеризующими развитие важнейших желез внутренней секреции (B. Diepen, 1948; B. Oboussier, 1948; H. Herlant, 1951; R. Goslar, 1952; B. Hanström, 1953).

Листоядные сумчатые — лисий кузу (Trichosurus vulpecula) и сумчатый медведь (Phascolarctos cinereus) — имеют рудиментарные надпочечники (относительный вес их около 0,008%, против 0,01—0,02% у других млекопитающих). Ранее предполагалось, что это связано с присутствием в листьях эвкалиптов веществ, компенсирующих недостаточность надпочечников. Однако в настоящее время показано (A. Bolliger, 1953),

---

* Существуют данные, которые делают вероятным предположение о том, что различие в чувствительности различных видов к колебаниям температурных условий определяется неодинаковой степенью стабильности протоплазматической структуры (C. Schlieper, 1952).

что листья эвкалиптов не содержат адреналиноподобных веществ и, что они не обязательны для нормального существования указанных видов. Тем самым подчеркивается специфика физиологии эндокринной системы упомянутых видов, по сравнению с родственными.

Менее значительные, но существенные и статистически достоверные различия в размерах желез внутренней секреции наблюдаются и между близкими видами. Так, по нашим данным относительный вес надпочечников (*мг/кг* веса тела) в равных условиях существования у самцов равного возраста и физиологического состояния равен: у Microtus oeconomus — 229, M. agrestis — 178, M. gregalis — 207 и M. middendorffi — 171.

Индекс щитовидной железы (в‰) у этих видов оказался равным — 0,873; 1,355; 1,810 и 1,54.

Еще более показательна различная реакция видов одного рода на сезонные изменения внешней среды. В районах Крайнего Севера наступление осенних заморозков вызывает у M. gregalis резкое увеличение размеров надпочечников и щитовидной железы. У M. middendorffi также наблюдается значительная, но менее длительная гипертрофия надпочечников, а размеры щитовидной железы остаются практически неизменными (С. С. Шварц, 1959).

Представляет большой интерес различная чувствительность некоторых вторично-половых признаков животных, развитие которых находится под гормональным воздействием к нарушению нормального функционирования половой системы у различных видов. Как известно, у большинства оленей рога имеют только самцы. Исключением является северный олень, у которого рога у самцов и у самок. У других оленей появление рогов у самок связано с нарушением функций половой и эндокринной системы. У самок косуль (Capreolus capreolus) рога появляются только в случаях явного нарушения функций половой системы, а более или менее полно развитые рога имеются только у настоящих гермафродитов (A. Rörig, 1899). У оленей рода Odocoileus отмечаются случаи развития рогов у самок с нормальной половой системой и ненарушенной способностью к размножению (C. Wislocki, 1954). Развитие рогов у оленей находится под контролем гормонов передней доли гипофиза и семенников. Очевидно, что у самок аналогичное действие оказывает гормон желтого тела, в отношении которого доказано, что он стимулирует развитие простаты и семенных пузырьков у кастрированных самцов подопытных животных.

Напрашивается вывод, что у одних оленей (Rangifer) нормальная для самок данного вида доза гормона желтых тел является достаточной для стимуляции развития рогов, у других — (Odocoileus) рога у самок развиваются только в редких случаях, когда по каким-либо причинам продукция гормона желтых тел повышается, но не связана еще с патологическими изменениями в половой системе.

Наконец, у Capreolus развитие рогов у самок имеет место только при резком изменении генеративной системы.

Мы подробно остановились на этом примере потому, что он указывает на четкие различия в физиологии эндокринной системы у близких видов, которые связаны с одной из наиболее резко бросающихся в глаза особенностей сравниваемых форм. Однако пример этот далеко не единственный из тех, которыми можно было бы иллюстрировать указанную закономерность. Укажем на некоторые важные видовые особенности животных, связанные с деятельностью их эндокринной системы. Так, например, А. И. Ирихимович (1940) отмечает, что отличия травяной лягушки (Rana temporaria) от зеленой (R. esculenta) проявляются во второй период метаморфоза, что находится в связи с началом функциониро-

вания щитовидной железы. Установлено, что у указанных близких видов развитие щитовидной железы происходит с различной скоростью и порог чувствительности отдельных органов к ее гормону различен.

В поджелудочной железе зеленой жабы (Bufo viridis) хорошо развиты островки эндокринной ткани, а в поджелудочной железе обыкновенной жабы (Bufo bufo) эндокринная ткань отсутствует (R. Farraggiona, 1935).

Наконец, говоря о видовой специфичности гормональной деятельности нельзя не отметить, что различные животные, принадлежащие к одному отряду (сравнение более близких форм проведено не было), отличаются своей реакцией на различные гонадостимулирующие вещества (R. Borasky & J. Bradbury, 1942).

Даже такое свойство организма, как скорость передачи нервного раздражения в зависимости от температуры, находится в связи с экологическими особенностями сравниваемых видов, что превосходно доказывается постановкой соответствующих наблюдений над зимоспящими и не впадающими в спячку грызунами (P. Chatfield, A. Battista, Ch. Lyman, J. Garcia, 1948).

Еще более четкие различия животных разных видов констатируются в том случае, когда изучению подвергаются такие их интерьерные признаки, как относительные размеры важнейших внутренних органов и гематологические показатели. Однако обсудить этот вопрос нам удобнее будет в отдельной главе, в которой разобраны соответствующие данные, касающиеся как видов, так и внутривидовых категорий.

Заканчивая настоящий обзор, необходимо отметить, что различия в размерах — признак, по которому отличается огромное количество близких видов, определяет очень существенные физиологические особенности животных. С ними связаны различия в гематологических показателях, относительных размерах важнейших внутренних органов (подробно смотри ниже), функциональная способность органов, обусловленная различиями в числе и размерах отдельных клеток (C. Keller, 1933; B. Rensch, 1948 b.); величина тела в значительной степени определяет интенсивность тканевого дыхания (H. Krebs, 1950), гистологическую структуру головного мозга (A. Nolte, 1953); глаз (A. Möller, 1950), желез внутренней секреции (L. Padour, 1950) и других важнейших органов. С различиями в размерах связана различная абсолютная скорость передвижения, физическая сила, способность использовать различные корма, избегать различных врагов и т. д. Наконец, более крупные размеры тела, оказывается, связаны с относительно более крупными размерами переднего мозга (особенно лобных долей), что определяет большую легкость образования условных связей (B. Rensch, 1954б).

Материал настоящей главы показывает, что близкие виды обладают отчетливыми биохимическими и физиологическими отличиями, во многих случаях не менее ясными, чем соответствующие отличия морфологические.

Наиболее хорошо изученными примерами удается показать, что биохимические и физиологические особенности животных находятся в определенной связи с их особенностями экологическими и, что наиболее важно, определяют отношение животного к окружающей его среде обитания. Особое значение этого положения мы попытаемся раскрыть в последующих главах данной работы.

ГЛАВА II

О БИОХИМИЧЕСКИХ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЯХ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ ОДНОГО ВИДА

Как в подвидовой диагностике, так и при характеристике подвидов наибольшее значение имеют внешние морфологические признаки (общие размеры животных, пропорции тела и отдельных его частей, размеры и пропорции черепа, окраска и некоторые другие признаки).

Однако уже в настоящее время имеются данные, говорящие о том, что формы одного вида отличаются рядом существенных биохимических и физиологических признаков, связанных с их экологическими особенностями.

Прежде всего необходимо отметить, что о существовании биохимических и физиологических отличий у различных форм, принадлежащих к одному виду, свидетельствуют особенности отдельных пород домашних животных, а также отличие одомашненных форм от их диких предков.

Породные различия домашних животных изучены очень полно. Установлено, что различные породы отличаются комплексом разнообразных признаков, среди которых видное место занимают признаки биохимические и физиологические (Г. Домрачев, 1930; М. Авдеева, К. Проворотова, Н. Савич и Е. Терентьева, 1932; В. Зайцев, 1934, 1938; К. А. Акопян, 1937; В. И. Патрушев, 1938 а, б, 1939 а, б; Х. Кушнер, 1938 а, б; С. В. Миропольский, 1939; Л. П. Никольский, 1946; М. Ф. Томме, 1949; А. А. Кудрявцев, 1949; А. В. Люданов, 1949).

Нет нужды вдаваться в детали этих исследований. Подчеркнем лишь один из важнейших моментов: наиболее существенной характеристикой большинства пород домашних животных является различная способность их к использованию кормов, что основывается, как известно, на глубоких особенностях их обмена веществ.

Глубокие различия отдельных форм одного и того же вида подтверждаются неодинаковой продолжительностью беременности, что доказано для различных пород кроликов (P. Rosahn, H. Green & C. Hu, 1934), собак (Ч. Дарвин, 1941), лошадей (F. Bibek, 1928), коров (V. Jacubek, 1941), коз (А. И. Лопырин, 1953) и некоторых других животных.

Не менее характерна и различная продолжительность охоты у пород одного вида. Так, например, у овец-мериносов охота продолжается 24—36, а у каракульских овец от 36 до 48 часов.

Очень интересно указание М. Е. Лобашева (1956) о том, что различным породам кур свойственна различная подвижность нервных процессов.

Различия в уровне основного обмена у форм одного вида с особой ясностью демонстрируются на крысах. Дикие пасюки в равных условиях содержания и кормления и при строго одинаковых затратах энергии потреб-

ляют на 10% больше пищи и на 25% больше воды, чем одомашненные крысы того же вида (C. Richter & K. Rice, 1954).

Другую сторону этой проблемы освещают наблюдения за переваримостью кормов дикими и домашними кроликами (L. Csik, 1953). Дикие кролики, воспитанные одинаково с домашними, обладают заметно меньшей способностью переваривать клетчатку.

Понижение температуры внешней среды вызывает у кроликов увеличение содержания в коже некоторых специфических ферментов.

При равном охлаждении кролики различных пород образуют различное количество фермента (R. Danneel und K. Schaumann, 1938).

У кроликов различных пород обнаружены четкие различия в развитии желчного пузыря: у одних он очень мал, у других, наоборот, исключительно велик, превышая по размерам лопасть печени (P. Savin & D. Dorcas, 1951).

Породы кроликов характеризуются также различным содержанием глютатиона в крови (Л. А. Филиппова, 1937). У дикого и домашнего кроликов наблюдается неодинаковое содержание фосфолипидов в мышечной ткани (W. Bloor & R. Snider, 1934).

Многочисленные исследования, проведенные Абдергальденом (E. Abderhalden, 1931 а, б; 1939 а, б и др.), с применением специально разработанной методики, показывают, что различные породы свиней и некоторых других домашних животных имеют различие в тонкой структуре эритроцитов и плазме крови.

Большой интерес представляют данные, показывающие, что породы домашних животных отличаются по такому признаку, как количество миоглобина. П. А. Верболович (1951) отмечает, что мышцы быстробегающих охотничьих пород собак содержат около 3 *г*% миоглобина, а пуделя только — 1,18. Поскольку с миоглобином связан значительный процент общего запаса кислорода в организме, он имеет большое значение для животных, ведущих активный образ жизни. Поэтому приведенные различия между породами собак биологически понятны.

Биохимические особенности мяса (мускульной ткани) у домашних животных разных пород, принадлежащих к одному виду, различны (Г. Мамедов, 1951; И. А. Смородинцев, 1952 и др.). Это дает основание полагать, что аналогичные отличия имеются и у подвидов диких животных.

Породы домашних животных отличаются специфическими анатомическими особенностями, связанными со спецификой их условий жизни. Так, например, согласно данным Н. Г. Лебедевой (1954), высокогорным породам овец присуще мощное развитие легких, большой диаметр бронхов, сильно развитая бронхиальная мускулатура и т. д.

Необходимо отметить, что различия у форм одного вида проявляются уже на очень ранних стадиях развития. Размеры эмбрионов разных пород кур и скорость их роста на определенных этапах развития оказываются различными (W. Castle & P. Gregory, 1931). Череп эмбрионов короткомордых пород свиней хорошо отличается от черепа эмбрионов длинномордых пород (B. Kim, 1933). Зародышевое развитие вымени происходит значительно интенсивнее у высокомолочных пород по сравнению с коровами мясного направления. Описаны различия в развитии скелета и мышц у крупного рогатого скота, зачатков шерстного покрова у овец, зачатков различных органов у птиц (А. Н. Студитский, 1955). Естественно, что данных, иллюстрирующих специфику физиологии различных пород на стадии эмбрионального развития, известно меньше, однако отдельные примеры этого порядка имеются. Установлено, например, что у некоторых пород рысаков сердце уже у новорожденных отличается

исключительно большой величиной и обладает повышенной способностью к гипертрофии (G. Hermann, 1929).

Приведенные примеры показывают, что различные породы домашних животных, помимо морфологических отличий, характеризуются комплексом физиологических и биохимических особенностей. Это говорит о том, что различные формы, принадлежащие к одному виду, специфичны не только в морфологическом, но и в физиологическом отношении и дает основание полагать, что аналогичные особенности являются характерными и для различных подвидов. Факты, подтверждающие это положение, в настоящее время уже имеются. Их немного, но это не может казаться удивительным, так как с физиологической и биохимической стороны огромное большинство даже наилучше известных видов совершенно не изучено.

Прежде всего необходимо отметить, что важнейший в подвидовой диагностике признак — общие размеры тела животного — теснейшим образом связан с его обменом веществ, так как изменение в размерах связано с изменением условий поддержания энергетического баланса *. Это дает основание полагать, что подвиды, существенно отличающиеся по размерам тела, обладают рядом существенных физиологических особенностей.

С другой стороны, представляется важным подчеркнуть следующее обстоятельство. С изменением массы тела животного изменяется его потребность в кормах: более крупное животное потребляет относительно меньше корма. При этом на единицу массы его тела поступает относительно меньше витаминов, что в ряде случаев (вероятно, в большинстве) отрицательно отражается на состоянии животного (H. Hickman & P. Harris, 1946). Выход из этого противоречия может заключаться в изменении естественного рациона. Это предложение подтверждается наблюдениями, проведенными на крысах, которые показывают, что недостаток определенного витамина ведет к изменению предпочитаемости кормов (Nutr. Rev., 1954). Становится очевидным, что различия в размерах животных связаны с определенными отличиями и в режиме их питания, влияние которого на физиологические особенности животного несомненно.

Другой важнейший диагностический признак — окраска — также связан с обменом веществ. Для понимания этого вопроса большое значение имеют работы Г. П. Дементьева и В. Ф. Ларионова (1944), которые пришли к выводу, что разнообразие меланиновых окрасок птиц может быть сведено к различной степени окисления единого пропигмента меланогена. Оттенки окраски определяются интенсивностью окислительных процессов, а рисунок — его неравномерностью. Окраска в целом, согласно авторам, отражает особенности окислительных процессов в организме птицы.

Так, различия в окраске различных форм кречетов можно понять следующим образом: низшая степень окисления меланогена наблюдается у бурых алтайских птиц, следующая степень окисления — у серых

---

* Хотя в настоящее время механизм взаимосвязи интенсивности обмена веществ с размерами животных представляется в несравненно более сложном виде, чем во времена Рубнера, но сам факт наличия этой связи подтверждается многочисленными точными исследованиями, проведенными на представителях самых различных групп животных (O. Kestner und R. Plaut, 1924; D. Hatfield, 1935; G. Kramer, 1932; F. Benedict, 1932, 1936; F. Weymounth, Crismon, J. M., Hall V. E., Belding H. S., Field J., 1944; M. Kleiber, 1947; H. Krebs, 1950; Г. Г. Винберг, 1950 и многие другие).

Следует подчеркнуть, что здесь нас интересует сам факт наличия определенной связи размеров животных с уровнем их обмена веществ. Направление этой связи в разных группах может не совпадать, причиной чего является различная экология сравниваемых форм. Сложность вопроса подчеркивается тем обстоятельством, что у крупных животных с более экономным типом обмена веществ изменение скорости передвижения или изменение положения тела связано с относительно большими затратами энергии, чем у мелких животных (W. Buddenbrock, 1934).

северных кречетов, наивысшая же степень окисления меланогена вызывает депигментацию — мы имеем белую фазу (Г. П. Дементьев, 1951).

Гипотеза Г. П. Дементьева и В. Ф. Ларионова находится в соответствии с исследованиями, показывающими, что различно окрашенные участки кожи кроликов содержат различное количество специфического фермента (R. Danneel und K. Schaumann, 1938).

Доказана также и физиологическая обусловленность отдельных деталей окраски, рисунка (Б. Г. Новиков, 1949, 1952; Б. Г. Новиков и Г. И. Благодатская, 1948 и др).

Известные опыты П. Каммерера (P. Kammerer, 1910, 1913, 1925, 1926 и др.) и ряда других авторов, установившие, что изменение температурных условий влечет за собой изменение окраски у земноводных, делают очевидным, что и у представителей этого класса различия в окраске и рисунке свидетельствуют об определенных отличиях в их обмене веществ.

Изменение обмена веществ в результате изменения питания часто может влиять на окраску, что с особой ясностью показано на насекомых. Так, кормлением гусениц некоторых пядениц (Selenia bilunaria, Tehrosia bistortata) растениями, отравленными солями свинца, удалось получить меланистические формы этих бабочек. Таким образом было экспериментально доказано, что изменения в обмене веществ вызывают у бабочек вариации в окраске, практически не отличимые от особенностей окраски естественных разновидностей этих видов насекомых, обитающих в крупных промышленных городах (J. Harrison & E. Garret, 1925).

Непосредственной причиной изменения особенностей окраски при изменении питания является изменение физиологических особенностей насекомых, которые удается констатировать в весьма многочисленных случаях (И. А. Рубцов, 1948 и др.).

Изменения обмена веществ, связанные с изменениями в питании, вызывают хорошо известные отклонения в окраске у зерноядных птиц. Общеизвестно, например, действие, которое оказывает на вьюрковых птиц конопля: клесты, щуры, снегири темнеют, и красные тона заменяются у них черно-бурыми. У клестов красный цвет вокруг основания клюва заменяется желтр-бурым, а оперение тела чернеет; у чижей на теле появляются черные пятна, а красные шапочки чечеток становятся оранжевыми. Кормление некоторых ткачиков гидролизированными каротиноидами вызывает у них хорошо заметное пожелтение (A. Adlersparre, 1938).

Известны случаи, когда изменения в питании вызывают столь же резкие изменения в окраске млекопитающих. Так, Свила (A. Svihla, 1931) описывает появление у белки (Sciurus hudsonicus) в неволе многочисленных серых пятен.

Нет сомнения, что характер питания отражается и на окраске млекопитающих в естественных условиях. Удалось констатировать (H. Lereas, 1938), например, определенную связь между естественным кормовым режимом отдельных популяций Peromyscus maniculatus osgoodi и их окраской. На представителях другого подвида того же вида (P. m. gracilis) показано, что у очень старых грызунов (старше 5 лет) наблюдаются изменения в окраске, несомненно, связанные с изменениями в обмене веществ (L. R. Dice, 1936).

Наконец, отличия в окраске связаны с определенными отличиями в поддержании теплового баланса, что доказано рядом авторов для насекомых и мелких позвоночных, и Родом (A. O. Rhoad, 1938) для крупного рогатого скота (Bos taurus, B. indicus).

Многочисленные другие примеры связи особенностей окраски с обменом веществ приводит Н. И. Калабухов (1951). Поэтому мы ограничиваемся лишь немногими.

Таким образом, если различия в размерах можно рассматривать как фактор, в известной степени определяющий различия в уровне обмена веществ подвидов, то различия в окраске являются индикатором этих различий *. И в том и в другом случае мы вправе считать, что сравниваемые подвиды в какой-то степени отличаются и физиологическими особенностями.

Помимо косвенных доказательств различий в обмене веществ подвидов, в настоящее время имеются уже и прямые.

А. Д. Слоним (1950) своими исследованиями показал, что в отдельных случаях у подвидов удается констатировать различия в терморегуляции. Так, характер терморегуляции у черной крысы (Rattus rattus) как вида указывает на ее южное происхождение; у R. r. rattus наблюдаются некоторые особенности, указывающие на частичное приспособление обмена веществ этого подвида к северному климату.

Аналогичные данные получены Н. И. Калабуховым и Н. М.. Ладыгиной (1953) в отношении различных форм лесной мыши (Apodemus sylvaticus).

Опытами Гертера (K. Herter, 1935, 1935a, 1943) и Н. И. Калабухова (1951) доказано, что предпочитаемая температура различных подвидов самых разнообразных видов грызунов различна.

Принципиальные выводы этих исследований согласуются с данными, полученными Гертером (K. Herter, 1940) на рептилиях.

Поскольку общий уровень обмена веществ связан преимущественно с гормональным компонентом терморегуляции, а интенсивность реакции обмена и критическая точка — с рефлекторным (А. Д. Слоним, 1951), есть основания полагать, что в указанных случаях различия подвидов захватывают не только гуморальный, но и нервный механизм терморегуляции.

Наконец, необходимо отметить, что существуют наблюдения показывающие, что подвиды одного вида в равных условиях существования характеризуются различным уровнем основного обмена. Это показано, в частности, на Peromyscus maniculatus (S. Cook & J. Hannon, 1954). Важно подчеркнуть, что разница в потреблении кислорода в состоянии покоя отмечается не только у подвидов, отличающихся размерами или степенью развития волосяного покрова, то есть, не только у тех, которым свойственны различные условия поддержания температуры тела на определенном уровне. Аналогичные различия наблюдаются и при сравнении подвидов одинаковых размеров с одинаково развитым волосяным покровом. Авторы высказывают предположение, что в этом случае констатируемые различия определяются биохимическими («тканевыми») особенностями сравниваемых форм.

Н. И. Калабуховым констатированы серьезные физиологические отличия степной лисицы — караганки (Vulpes vulpes caragana) и северных подвидов того же вида, которые касаются зависимости темпа дыхания от температуры внешней среды, предпочитаемой температуры, влияния температуры на активность животных. Тем же автором (1951) показано, что различные подвиды лесной мыши (Apodemus sylvaticus) отличаются, по крайней мере, следующими показателями: концентрацией красной крови, реакцией на градиент освещения, предпочитаемой температурой, интенсивностью потребления кислорода, реакцией на изменение атмосферного давления.

В соответствии с различиями в интенсивности обмена веществ, различные подвиды обладают различным развитием ряда важнейших интерьер-

* С другой стороны, известны и обратные случаи, когда различия в окраске животных являются прямой причиной отличий в обмене веществ.

ных признаков. В первую очередь это касается размеров внутренних органов и гематологических показателей. В главе, посвященной сопоставлению особенностей видов и внутривидовых групп, мы специально вернемся к этому вопросу. Здесь же отметим лишь, что горные и северные популяции и подвиды обладают относительно большим сердцем, печенью и почками, более длинным кишечником и большей концентрацией красной крови, чем разновидности равнинные и южные (А. А. Машковцев, 1935; Н. И. Калабухов, 1937; С. С. Шварц, 1949; 1951, 1954; R. Hesse, 1921; H. Lovinsohn, 1930; I. Timm, 1937; B. Rensch, 1948 а, б).

Согласно данных Н. Н. Булатовой (1953), горные формы характеризуются относительно большим количеством крови в организме.

Между различными подвидами Peromyscus leucopus (J. Sealander, 1952) существуют четкие различия в потребности корма в зависимости от температуры воздуха.

Серьезные физиологические отличия подвидов обнаружены при изучении их эндокринной системы.

Изучение Peromyscus maniculatus (H. Jocum & R. Huestis, 1928) дает возможность утверждать, что береговые подвиды этого вида отличаются от пустынных большей аккумулятивной способностью щитовидной железы и иным гистологическим строением. По материалам Сэмнера (F. Sumner, 1932), указанные подвиды можно также хорошо различать по строению и физиологии щитовидной железы, как и по окраске. Эти исследования приобретают особый интерес в свете многочисленных данных, показывающих, что щитовидная железа играет очень существенную роль в поддержании типичного для данного животного уровня метаболизма.

Аналогичный результат дало изучение различных подвидов голубей (Streptopelia decaocto). Подвиды этого вида резко отличаются друг от друга по размерам щитовидной железы и ее активности (O. Ridle, 1928).

Оценивая эти и им подобные данные, необходимо учитывать, что различное развитие желез внутренней секреции и, в частности, щитовидной железы, может иметь следствием изменения важнейших признаков животных, учитываемых в подвидовой диагностике.

Результаты этих исследований следует поставить в связь с тем, что половой диморфизм у различных подвидов одного вида часто бывает выражен в различной степени. Это свидетельствует об их гормональных различиях, в частности, в активности женского полового гормона (Е. Светозаров и Г. Штраух, 1936).

Отличия между подвидами по характеру вторично-половых признаков могут быть хорошо проиллюстрированы на примере северного оленя. У большинства форм этого вида развитые рога имеют как самцы, так и самки. У самок же алтайского подвида рога имеют упрощенное строение, а около 25% самок комолы (А. А. Машковцев, 1940; Ф. Д. Шапошников, 1955).

В заключение необходимо остановиться на результатах исследований, проведенных при помощи серологической методики.

Д. Н. Талиев (1946) показал, что между расами сазана имеются четкие биохимические различия, которые без труда улавливаются серологическими методами исследования. Еще ранее (1935) тот же автор показал наличие аналогичных отличий между подвидами хариуса (Thymallus arcticus).

Сходные результаты дал серологический анализ различных форм байкальского омуля (Coregonus autemnalis migratorius) и некоторых других видов рыб (Д. Н. Талиев, 1941).

В. В. Аврех и Н. И. Калабухов (1937) констатировали серологические различия у некоторых форм лесной мыши (Apodemus sylvaticus), а Сасаки (K. Sasaki, 1934) — пород крупного домашнего скота.

Эти данные говорят о том, что различные формы одного вида в ряде случаев обладают специфическими особенностями своих белковых молекул.

Материал, приведенный в этой главе, показывает, что подвидовые особенности затрагивают широкий комплекс признаков животного, разнообразные особенности его морфологии и физиологии.

ГЛАВА III

ОБ ИЗМЕНЕНИЯХ РАЗЛИЧНЫХ ВНУТРИВИДОВЫХ ФОРМ ПРИ ИЗМЕНЕНИИ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ

1. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

Для понимания особенностей различных внутривидовых категорий (подвидов, рас, пород и т. д.) исключительное значение имеют экспериментальные работы, посвященные изменчивости животных в искусственных условиях.

Как известно, одним из наиболее существенных признаков при выделении различных подвидов у мышевидных грызунов является пропорция их тела.

Опыты показали, что при содержании грызунов в различных лабораторных условиях у них очень легко можно вызвать изменения в пропорциях тела, аналогичные тем, которые наблюдаются у дикоживущих животных в различных климатических зонах. Наиболее интересны в этом отношении результаты исследований Сендстрема (E. Sundstroem, 1922), Семнера (F. Sumner, 1911, 1915 и др.), Пржибрама (H. Przibram, 1925) и П. П. Сахарова (1952).

Обратим внимание на конкретное значение изменений, происходящих у животных в экспериментальных условиях и сопоставим их с теми различиями, которые считаются достаточными для выделения подвидов у дикоживущих грызунов.

На 80-й день жизни мыши, воспитанные в условиях повышенной температуры, имели относительную длину хвоста (длина хвоста по отношению к длине тела) в среднем 113%, а мыши, воспитанные в комнатной температуре (контроль),— в среднем около 90% (П. П. Сахаров, 1952). Мы выбрали из материала автора возраст 80 дней потому, что грызуны примерно этого возраста наиболее часто попадают в коллекции. Их изучение, следовательно, и кладется в основу при разработке систематики того или иного вида. В приведенном опыте относительная длина хвоста подопытных животных на 23% больше, чем у контрольных. Оценим эти данные по отношению к тем различиям, которые существуют у длиннохвостых и короткохвостых подвидов того же вида.

У наиболее короткохвостой формы домовой мыши (Mus musculus raddei) относительная длина хвоста равна в среднем 60% (Б. С. Виноградов и И. М. Громов, 1952); у наиболее длиннохвостой Mus musculus abboti) — 95%. Следовательно, различия, возникающие у мышей в эксперименте, не намного уступают тем различиям, которые существуют у наиболее резко различающихся подвидов и значительно превосходят те различия, которые существуют у многих других подвидов того же вида.

Другими словами, в условиях эксперимента, путем воздействия на животных определенной температурой у грызунов удается вызвать такие изменения хабитуса, которые, будь они обнаружены у дикой популяции, дали бы основание для описания самостоятельного подвида. (В том случае, конечно, если изученная популяция обладала бы и другими особенностями подвида: отсутствием хиатуса, очерченным ареалом и т. д.).

Ряд хорошо известных наблюдений показывает, что воспитание при различной температуре оказывает серьезное влияние и на морфологию кроликов, в том числе и на те их особенности, которые служат основанием для выделения внутривидовых форм: длина ушей, длина ног, форма головы и некоторые другие конституциональные признаки.

Очень важно подчеркнуть, что изменение пропорции тела у грызунов происходит не только под воздействием температурных условий, но и вследствие измененного режима кормления. На белых крысах было установлено, что на мясной диете, например, быстрый рост животных сопровождается относительным удлинением их хвоста (G. Wetzel und H. Brieger, 1937).

Ведущее значение условий жизни в процессе формирования типичного экстерьера животных с исключительной отчетливостью демонстрируется теми различиями, которые существуют между представителями различных поколений грызунов в пределах одной популяции. Поставленные в нашей лаборатории на Microtus gregalis исследования показали, что различие в пропорциях тела и черепа животных одинаковых размеров из одной популяции, но родившихся в различное время года, очень значительно (С. С. Шварц, К. И. Копеин, А. В. Покровский, 1959). Это приводит к тому, что особи определенного подвида, родившиеся во второй половине лета приобретают по важнейшим диагностическим признакам больше сходства с другим подвидом, чем с особями своего подвида, но родившимися в первой половине лета. В качестве иллюстрации этого положения ограничимся одним примером. Microtus gregalis gregalis и M. g. major — два очень резко выраженных подвида, чья видовая общность длительное время подвергалась сомнению. Один из важнейших отличительных признаков сравниваемых форм — различия в длине задней ступни. У августовских M. g. gregalis младшей возрастной группы отношение длины ступни к длине тела равно 0,192, у M. g. major 0,196. Однако у M. g. major, добытых осенью этот показатель равен — 0,170, а у M. g. gregalis, добытых весной — 0,172. Аналогичной закономерности подчиняются и изменения других важнейших диагностических признаков M. g. gregalis и M. g. major: ширина межглазничного промежутка, относительная длина хвоста и т. п.

Эти данные прямо указывают, что характерные особенности даже наиболее резко выраженных подвидов находятся в строгой зависимости от условий развития животных. Изменение этих условий влечет за собой изменение характернейших признаков подвидов.

Широко известные опыты Каммерера (R. Kammerer, 1904, и др.) дают богатый материал по вопросу об изменении подвидовых особенностей амфибий при изменении условий их существования. Как известно, Каммереру удалось показать, что такие особенности земноводных как окраска, способ икрометания, развитие молодых и т. д. при изменении условий воспитания резко изменяются. Особенный интерес представляют опыты Каммерера, показавшие, что саламандры Salamandra maculosa typica, воспитанные на желтом грунте, приобретают окраску и рисунок, совпадающие с окраской подвида того же вида S. m. taeniata (на желтом фоне разорванная черная полоска на спине и на боках).

С результатами опытов Каммерера перекликаются исследования Клатта (B. Klatt, 1926), который отмечал, что кормление тритонов мясом моллюсков приводит к резкому изменению их морфологии: голова делается короче и шире, нижняя челюсть удлиняется, животные быстрее растут.

Разновидности ряда видов рыб (сельди, бельдюга, вобла, кумжа и др.), обитающие в воде большой плотности, характеризуются увеличенным числом сегментов тела. Г. В. Никольский (1953) указывает, что вполне аналогичные изменения могут быть вызваны у этих рыб в условиях эксперимента.

Наконец, необходимо отметить, что, по крайней мере, в отдельных случаях экспериментальным путем удается выработать у животных и другие биологические особенности, свойственные разновидностям, приспособленным к обитанию в специфических условиях существования. Так, например, для пустынных животных характерен такой тип обмена веществ, при котором образуется большое количество так называемой тканевой или обменной воды. В. В. Ковальскому подобный тип обмена веществ удалось выработать у сусликов в искусственных условиях (В. В. Ковальский и А. Л. Падучева, 1951; В. В. Ковальский, Н. С. Шульгина и И. К. Ржешевский, 1951).

Многие подвиды, как об этом будет подробнее сказано ниже, отличаются размерами внутренних органов и комплексом других интерьерных показателей. Аналогичные изменения могут быть вызваны у животных в экспериментальных условиях. Так, например, согласно исследованиям Т. Р. Делль (1953), у кроликов, воспитанных при низких температурах, увеличивается масса сердечной мышцы (характерная особенность северных разновидностей самых различных видов), возрастает число мальпигиевых клубочков на единицу объема почки, вес почки увеличивается, корковый и мозговой слои надпочечников получают мощное развитие.

Воспитанием морских свинок в условиях, требующих повышенной затраты энергии, можно добиться у них увеличения веса сердца (на 18,4%), надпочечников (на 43,2%) и гипофиза (на 30,9%) (A. Beickert, 1954). Примеров подобного рода известно много.

Приведенные данные показывают, что признаки, которыми мы пользуемся при характеристике различных подвидов, при изменении условий существования животных изменяются.

Применяя определенные экспериментальные воздействия, можно вызвать у животных такие изменения морфологии, которые не уступают различиям между подвидами животных в природе.

2. ИЗМЕНЕНИЕ СУЩЕСТВЕННЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ ПОДВИДОВ В ПРОЦЕССЕ АККЛИМАТИЗАЦИИ

Наиболее интересный материал, касающийся изменения подвидов при изменении условий существования, может быть получен путем анализа результатов акклиматизации. К сожалению, такого рода данные еще до сих пор очень скудны, но в высшей степени интересны.

На территорию СССР были завезены различные подвиды американской норки (Mustela vison). Преобладающее число зверьков относилось к восточно-канадской разновидности (M. v. vison). Тщательные исследования, проведенные В. А. Поповым (1949), показали, что за 14 лет, прошедших с момента завоза американских норок в Татарскую АССР, в их морфологии (размеры, краниологические особенности) произошли настолько серьезные изменения, что сейчас их уже невозможно отнести ни к одному из известных подвидов. Хотя автор и не делает вывода о том,

что в Татарской АССР, по существу, образовался новый подвид американской норки, вывод этот сам собой следует из приводимых материалов. Пытаясь найти объяснение констатируемому им явлению, В. А. Попов говорит, что изменение норки «могло произойти в результате гибели зверей, норма требований которых не отвечала новым экологическим условиям и в результате ассимиляции оставшимися животными тех условий среды, в которые они были поставлены».

Енотовидная собака (Nyctereutes procyonoides), завезенная в 1934 г. в Калининскую область, претерпела еще большие изменения в морфологии: скуловая ширина ее черепа увеличилась, длина тела уменьшилась на 6%, а вес — на 9%, зубной ряд сделался более коротким, мех — гуще. М. Г. Сорокин (1953) объясняет эти изменения следующим образом: менее богатая кормовая база обусловила уменьшение размеров, сделала невозможной спячку, и животное оказалось под непосредственным воздействием относительно суровых зимних условий. Это повлекло за собой изменение мехового покрова. Уменьшение длины зубного ряда может быть естественно объяснено относительно большим количеством животного корма в рационе.

Подводя итог акклиматизации енотовидной собаки в Европейской части СССР, Б. Ф. Церевитинов (1953) подчеркивает также увеличение ее размеров в ряде мест и развитие более пышного меха.

В процессе акклиматизации серьезные изменения произошли и в морфологии ондатры. В посвященной этому вопросу статье Б. Ф. Церевитинов (1951) констатирует, что в зависимости от климатических условий различных районов пушно-меховые качества ондатры изменяются. Это дает возможность выделить, по крайней мере, 4 отчетливо различающиеся формы ондатры: восточно-сибирскую, западно-сибирскую, северную и казахстанскую. Б. Ф. Церевитинов исследовал лишь те особенности ондатры, которые представляют наибольший интерес с хозяйственной точки зрения (вес шкурки, ее площадь, густота волосяного покрова, длина и толщина волос, окраска), однако совершенно очевидно, что изменению подвергались и другие признаки. С другой стороны, и часть изученных автором признаков являются важными при диагностике подвидов грызунов. Это дает нам полное основание полагать, что в настоящее время на территории СССР начался процесс образования новых подвидов ондатры, который привел к тому, что отдельные формы отличаются друг от друга едва ли меньше, чем признанные подвиды аборигенных видов грызунов.

Б. Ф. Церевитинову удалось установить, что наибольшее значение в формировании специфических особенностей ондатры из различных районов имеют микроклиматические условия существования в зимнее время; кроме того, он определил, что констатируемые изменения подчиняются не «правилу Бергмана», а сформулированному в 1946 г. П. В. Терентьевым правилу оптимума.

Большой интерес представляют результаты исследования, проведенного М. А. Повецкой (1951), которая показала, что в процессе акклиматизации подвидов белки наблюдаются серьезные изменения в их морфологии. Эти изменения захватывают признаки, служащие основанием для выделения отдельных популяций грызунов в самостоятельные подвиды. Так, телеутка (Sciurus vulgaris exalbidus), перевезенная в 1940 г. из предалтайских боров в Крымский заповедник, за 9 лет претерпела следующие изменения: вес тушек увеличился в среднем на 23 *г*, густота меха уменьшилась на 18,5%, высота его — на 1,1 *мм*, а толщина на 5,73%; увеличилась крепость волоса, толщина мездры уменьшилась на 12%, окраска меха изменилась. Другими словами, налицо совершенно явные изменения особенностей одного из наиболее резко выраженного

подвида, известного у позвоночных, и при том за срок очень короткий — 9 лет. Особо следует отметить, что в Крыму в окраске телеуток появились рыжие тона, в то время как для этого подвида характерна окраска меха очень светлого палево-серого тона.

Аналогичные данные получены М. А. Повецкой и при анализе результатов акклиматизации алтайской белки (S. vulgaris altaicus) в Тебердинском заповеднике: за 10 лет мех ее поредел на 20% (в среднем), длина волоса уменьшилась на 1 *мм*, мех ее погрубел, мездра сделалась более толстой.

Результаты этих наблюдений в последнее время подтверждены Д. Д. Меладзе (1954).

В Англию неоднократно завозилась американская «серая белка» — Sciurus carolinensis. В настоящее время морфологические особенности британской популяции этого вида не укладываются в диагноз ни одного из американских подвидов (ближе всего британские белки к S. c. leucotis, но уступают ему по размерам).

Домашний воробей (Passer domesticus), распространившийся в Северной Америке, претерпел ряд изменений, касающихся длины бедра и плеча. Особенно заметны эти изменения при изучении северо-американских популяций, населяющих местности с суровой зимой.

Северо-американский вид чечевичника (Carpodacus frontalis), переселенный на Гавайские острова, за несколько десятков лет превратился в резко выраженный подвид (по И. И. Пузанову, 1954).

К описываемой категории явлений следует отнести и хорошо известные изменения окраски птиц при изменении влажности. При этом в отдельных случаях удается наблюдать, что при содержании птиц в условиях повышенной влажности они изменяются в сторону природных разновидностей, живущих в областях с более влажным климатом. Подобные случаи известны, в частности, для дрозда Hylocichla mustelina и голубя инков (Scardafella inca) (R. Hesse, 1924).

Наибольшие изменения отмечались у пустынного ткачика Австралии Munia flaviprimna после трехлетнего содержания в Англии: птица приобрела окраску и рисунок, характерные для другого ткачика, живущего в прибрежных районах Австралии и описанного в качестве самостоятельного вида.

Все земноводные, населяющие в настоящее время Гавайские острова — завозные. Сравнение гавайских представителей отдельных видов с исходными формами демонстрирует существенные отличия. Так, гавайские Rana rugosa отличаются от японских большей пятнистостью брюшной поверхности, более сильным развитием плавательных перепонок и и менее высоким пяточным бугром (J. Oliver & Ch. Shaw, 1953). Отличия у этих форм явно подвидового ранга.

При гибридизации разновидностей их потомки, по-видимому, очень быстро приобретают облик местной, аборигенной формы. Для понимания природы так называемых смешанных популяций этот факт имеет первостепенное значение.

Для улучшения местного стада оленей, в Германию в ареал Cervus elaphus elaphus неоднократно завозились маралы и вапити (C. e. canadensis). Однако уже через несколько лет «кровь» привозных оленей перестала сказываться на местных популяциях и тип германского оленя оставался без изменений. Подробный анализ результатов работ, проведенных в этом отношении за последние 70 лет (J. Beninde, 1940), доказывает это положение.

Приведенный материал показывает, что характерные особенности подвида могут сохраниться лишь в том случае, когда условия его сущест-

вования остаются без существенных изменений: изменение этих условий не может не вызвать изменений его типичных признаков.

3. ИЗМЕНЕНИЕ ПОДВИДОВЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ К СТАРОСТИ

Еще Дарвин отмечал, что к старости у некоторых домашних животных происходит изменение отдельных органов или частей тела, что делает их более похожими на диких предков: черные бантамские петухи к старости приобретают почти красное оперение; крапчатый или испещренный сизым петух-доркинг к старости покрывается желтыми или оранжевыми удлиненными перьями вместо характерных для этой породы голубоватых.

Череп старых домашних свиней становится сходным с черепом дикого кабана (W. Blair, 1928).

У старых самцов маралов иногда встречаются рога-лопаты, характерные для примитивных оленей (W. Borsow, 1912).

У пресмыкающихся рост, как известно, продолжается почти в течение всей жизни животного. В связи с этим особенности наиболее крупных особей свидетельствуют о тех изменениях, которые происходят у них к старости.

Один из подвидов желтобрюхого полоза — Coluber jugularis caspius — характеризуется своеобразным рисунком верха головы. У очень крупных особей этот рисунок отсутствует, и они похожи на более «примитивных» разновидностей.

Восточно-африканская разновидность песочной змеи Psammophis sibilans irregularis — к старости утрачивает характерный спинной рисунок и с трудом отличается от других разновидностей того же вида.

Ящеричная змея Malpolon monspossulanus представлена различными хорошо отличающимися подвидами. Тем не менее наиболее крупные (старые) особи всех разновидностей практически неразличимы.

Подобных примеров известно пока еще немного, но они красноречиво свидетельствуют о том, что специфичность подвидовых и породных свойств животных поддерживается прежде всего специфичностью их обмена веществ. Их принципиальная связь с примерами, разобранными нами ранее, становится при этом очевидной.

4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ ПРИ ИЗМЕНЕНИИ УСЛОВИЙ СУЩЕСТВОВАНИЯ

В вопросе об изменении подвидовых особенностей животных большое значение имеет анализ тех изменений, которые претерпевают домашние животные при изменении условий их существования. Конечно, «порода» зоотехников и «подвид» зоологов — это не одно и то же. Порода создается преимущественно в результате направленного воспитания и искусственного отбора, подвид — это продукт влияния естественной среды обитания и естественного отбора.

Зоотехники понимают под породой группу животных, связанных в своей эволюции руководящим, направляющим влиянием зоотехнической работы (Д. А. Кисловский, речь на сессии ВАСХНИЛ, 1948 г.). Однако, климатические условия играют и в настоящем формировании пород существенную роль, а в прошлом их значение было, несомненно, еще более важным. Н. Н. Колесник (1949), специально разбирая вопрос о соотношении понятий «порода» и «подвид», приходит к выводу, что в происхождении первичных (примитивных) пород основная роль принадле-

жала бессознательному отбору и «экологическим условиям». Об этом же говорит и Д. А. Кисловский: «В каждой экологически различной обстановке вырабатываются качественно различные приспособления» (Там же). С особой отчетливостью положение о значении внешних условий в формировании пород формулирует Е. Ф. Лискун на Дарвинской сессии ВАСХНИЛ (1939) в своем докладе «Порода и корм». «Данный скот обладает такими-то признаками в строении головы и прочих частей тела не потому, что он принадлежит к такой-то породе, а потому, что живет при данных условиях, на известной высоте над уровнем моря, на известной географической широте и долготе, на известной почве, питается известными кормами и пр.».

Хотя порода и должна рассматриваться прежде всего как продукт сознательной деятельности человека, но вместе с тем многими характерными особенностями она обязана природным условиям своей родины. В силу этого мы вправе полагать, что в изменении пород домашних животных в определенной степени проявляются те же закономерности, которые управляют и изменчивостью подвидов диких животных. Обратим внимание, что в приведенной цитате Е. Ф. Лискун подчеркивает, что при изменении условий существования изменяются и краниологические особенности животных, являющиеся, как известно, одним из важнейших признаков при диагностике подвидов, а также и более высоких систематических категорий.

Особый интерес представляют те изменения, которые происходят с домашними животными в случае их одичания. Уже в прошлом веке было известно, что в процессе одичания домашние животные резко изменяются, и при этом полагали, что они возвращаются к дикому типу. Много данных подобного рода собрано и проанализировано Дарвиным. Вместе с тем Дарвин указал, что возврат к «дикому» типу наблюдается далеко не всегда. Нам кажется, что это трудно было бы и ожидать, так как одичание не всегда происходит в пределах ареала вида, часто в совершенно новых условиях. Важно, однако, подчеркнуть, что в ряде случаев приближение к типу дикого предка действительно имеет место.

Анализируя подобные случаи, классик русской зоотехнии Е. А. Богданов (1913) писал: «Известно, что одичавшие домашние животные усваивают нередко и внешность, и масть, и повадки диких и притом в такой совершенной степени, что многократно одичавшие формы принимались за представителей особых видов и получали соответственно с этим отдельные латинские названия».

Одичавшие в Европе кролики принимают окраску дикого животного. В Новой Зеландии одичавшие кошки приобретают полосатую окраску, свойственную их диким предкам. То же самое происходит, согласно Дарвину, с полудикими кошками в горах Шотландии. Свиньям, одичавшим в Вест-Индии, Южной Америке и на Фальклендских островах, стала свойственна темная окраска, густая щетина и большие клыки дикого кабана.

На острове Сардиния в период ее завоевания арабами одичало несколько форм свиней, одни из которых произошли от Sus vittatus, другие от Sus scrofa. Соответственно с этим часть одичавших сардинских свиней приняла в совершенстве форму черепа дикой индийской свиньи, часть — европейской. Этот пример особенно важен. Он показывает, что в одинаковых условиях породы домашних животных, происходящие от близких видов, не приходят к единому типу. В этом мы видим одно из важных проявлений существеннейшего различия видов — различную «реакцию» на идентичные условия существования. Следует при этом подчеркнуть, что одичавшие потомки домашних свиней группы Sus vittatus приняли

настолько полный облик дикого животного, что в ряде работ они фигурируют под самостоятельным видовым названием Sus meridionalis. Их видовое тождество с S. vittatus, однако, доказано (O. Beaux & E. Festa, 1927).

Примером не менее сильного изменения домашнего животного в процессе одичания может служить кролик. На остров Понто-Санто в 1418 г. были завезены кролики. За 400 с лишним лет они настолько изменились, что были описаны Э. Геккелем под видовым названием Lepus huxley. Только неограниченная плодовитость кроликов из Понто-Санто при скрещивании их с современными домашними породами показывает, что перед нами одна из форм Oryctolagus cuniculus, а не самостоятельный вид (H. Nachtsheim, 1941).

Домашние куры, одичавшие в восточной части Малайского архипелага и на островах Полинезии, настолько приблизились к диким предкам, что без колебания диагностируются как Gallus gallus gallus (B. Rensch, 1935).

Серьезные изменения происходят у домашних животных при разведении их в новых условиях. При этом в ряде случаев наблюдается вырождение породы. Под термином «вырождение» понимают, с одной стороны, потерю животными жизнеспособности, а с другой,— изменение тех именно их качеств, которые делают породу особенно ценной.

М. Ф. Ивановым (1910, цит. по изданию 1950 г.) установлена важная закономерность, определяющая изменчивость пород в процессе их акклиматизации. Породы, созданные преимущественно благодаря комплексу «естественных условий», определявших направление отбора, при акклиматизации резко изменяются, часто вырождаются; те же, которые создавались искусственным отбором и подбором на фоне определенного воспитания, при переносе в новые климатические условия не изменяются или изменяются слабее. Так, арабская лошадь в процессе акклиматизации в Западной Европе теряет свои основные свойства — делается крупнее и менее сухощавой; наоборот, английская скаковая — при акклиматизации почти не изменяется. Для последней при акклиматизации условия, при которых происходит отбор, почти не изменяются, для первой — изменяются в корне.

Согласно М. Ф. Иванову, овцы-мериносы при разведении в новых местах претерпевают сильнейшие изменения в соответствии с климатом. Английские короткошерстные мясные овцы более выносливы и с успехом разводятся в Германии, но восточнее — вырождаются и они.

Еще более изменчиво большинство пород свиней — в новых условиях они вырождаются уже через несколько поколений.

Особо интересны случаи, когда порода при разведении в несвойственных для нее климатических условиях изменяется в сторону аборигенных животных. Швейцарский рогатый скот при разведении в Венгрии приближается к местному скоту: для него становятся характерными длинные рога и высокие ноги. Чистокровный аллгенский скот при акклиматизации в Венгрии и России уже через два поколения становится похожим на местный скот (A. Stieren, 1938), а такие консолидированные породы, как шортгорны, герефорды и аурширы, при разведении в тропиках уже в первом поколении имеют больше сходства с местным скотом, чем с родителями (F. Hammond, 1932).

Насколько глубоки происходящие при этом изменения, показывает хотя бы пример с аллгенским скотом: перевезенные на Умань животные этой породы уже во втором поколении приобрели более узкий лоб, рога их сделались длиннее и приняли цилиндрическую форму, а окраска — светло-серой.

Новейшие исследования показали (см. например, А. Чилингарян, 1951), что при изменении условий существования происходит не только изменение экстерьера, но и определенного комплекса морфо-физиологических признаков, связанных с важными биологическими свойствами животных.

В ряде случаев при изменении условий содержания животные изменяются столь значительно, что породы, происходящие, по-видимому, от различных подвидов дикого предка, приобретают взаимное сходство. Так, например, при определенных условиях существования для пород группы Bos taurus primigenius становятся характерными особенности B. t. brachyceros (Н. Н. Колесник, 1949).

Какое значение имеют факты, наблюдающиеся на домашних животных, для познания путей формообразования у животных в природе?

Прежде всего они говорят о том, что при изменении условий существования животные резко изменяются, причем изменению подвергается комплекс признаков, которые обычно привлекаются для характеристики подвидов (окраска, структура шерстного покрова, пропорции тела и черепа, размеры рогов и т. д.).

Нет никаких оснований полагать, что дикие животные в рассматриваемом нами здесь отношении принципиально отличаются от домашних, хотя, как известно, изменчивость последних отличается более широким диапазоном.

С другой стороны, мы видим, что изменения домашних животных при акклиматизации соответствуют новым условиям существования. При одичании, под влиянием природных условий, животные быстро теряют приобретенные ими в процессе одомашнения особенности, возвращаются к той форме существования вида, которая более соответствует новым условиям жизни без покровительства человека.

Наконец, в ряде случаев изменение акклиматизируемой породы происходит в направлении приобретения особенностей местной аборигенной породы. Это, с одной стороны, прямо указывает на приспособительный характер тех изменений, которые претерпевают домашние животные в процессе акклиматизации, а с другой,— обосновывает предположение, что при акклиматизации подвида в пределах ареала вида, он будет изменяться в сторону местной разновидности. То же самое, очевидно, произойдет и в том случае, если подвид заселит новую территорию самостоятельно. Однако исключительная важность этого вопроса заставит нас остановиться на нем особо.

Подводя итоги настоящей главе, необходимо подчеркнуть следующее.

Изучение изменений, происходящих в процессе акклиматизации как диких, так и домашних животных, и экспериментальные данные показывают, что характерные признаки разновидностей сохраняются лишь при определенных условиях существования. Изменение этих условий влечет за собой изменение характерных признаков разновидностей. Это делает мало вероятным представление о том, что в процессе расширения своего ареала определенный подвид сохраняет присущие ему особенности в течение сколько-нибудь длительного времени в том случае, когда он попадает в среду, изменяющую направление отбора и определенным образом изменяющую фенотип животного.

Подвиды консолидируются в определенных условиях среды и сохраняют свои особенности только в пределах определенного диапазона изменчивости внешних условий. Отсюда понятно, что современное распределение подвидов в ареале вида не является простым следствием их истории расселения (а следовательно, и истории расселения вида).

Конкретный облик данного подвида и границы его ареала контроли-

руются современными условиями существования. Обратное предположение опровергается, по крайней мере, следующей группой фактов: изменениями животных в экспериментальных условиях; изменениями в процессе акклиматизации как диких, так и домашних форм; изменениями подвидовых особенностей с возрастом; изменениями домашних животных при одичании.

ГЛАВА IV

О ПАРАЛЛЕЛИЗМЕ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Если характерные для данной разновидности признаки проявляются только при определенных условиях существования, то уже a priori можно ожидать, что в пределах даже резко выраженного подвида будут встречаться отдельные особи, по своим признакам отличающиеся от основной массы представителей данной разновидности. Это вытекает из того, что не все особи одного подвида развиваются в одинаковых условиях существования, и в отдельных случаях отличия в условиях существования у особей одного подвида могут быть очень существенны. С другой стороны, представляется важным проследить, в каком соотношении проявляется генетическая неоднородность популяций в пределах определенного подвида с географической изменчивостью вида в целом.

В исследовании, посвященном оленям СССР, В. Г. Гептнер и В. И. Цалкин (1947), указывают, что крайние типы благородного оленя (Cervus elaphus) связаны между собой рядом переходов. При этом характер этой связи может быть двоякий: географически последовательный и географически непоследовательный. В последнем случае географически отдаленный тип оленя проявляется в порядке индивидуальной изменчивости. Авторы подкрепляют свой вывод большим количеством фактов. Так, например, олени бассейна Тарима (Cervus elaphus yarkandensis) в преобладающем числе случаев имеют рога центрально-азиатского типа, но среди них отмечаются особи с рогами среднеевропейского типа. На Кавказе встречаются олени различных типов, что дало некоторым авторам повод считать, что Кавказ заселен двумя видами благородного оленя.

Оценивая эти примеры, авторы подчеркивают, что популяцию в целом рога оленей характеризуют хорошо,— это не пластическое, незакономерно изменяющееся образование. В заключении работы авторы делают следующий очень важный вывод: у благородного оленя есть общевидовое свойство: давать крону; на западе — это расовый признак, на востоке — проявление индивидуальной изменчивости.

Среди зебр, подвиды которых выражены вообще весьма отчетливо, своеобразием окраски выделяется Equus zebra frederici. Однако специальные исследования показали, что в условиях горных ландшафтов эта форма наблюдается как среди E. z. zebra, так и среди E. z. hartmannae (O. Antonius, 1937).

Большое число аналогичных примеров можно было бы привести из отряда грызунов. Один из наиболее резко выраженных подвидов обского лемминга — это желтобрюхий лемминг. Достаточно указать, что в

«Определителе грызунов» Б. С. Виноградов (1941) считал его самостоятельным видом Lemmus chrysogaster. Однако согласно данным С. И. Огнева (1940), среди больших серий обского лемминга на Ямале (подвид L. obensis obensis) изредка попадаются экземпляры, «не отличимые от желтобрюхого лемминга». Ссылаясь на личное сообщение В. И. Осмоловской, С. И. Огнев добавляет, что экземпляры, не отличимые от желтобрюхого лемминга, попадаются в выводках «нормальных» обских.

По данным того же автора (С. И. Огнев, 1950), среди подвида рыжей полевки Clethrionomys glareolus glareolus встречаются интенсивно окрашенные особи, не отличимые от северного подвида (C. g. istericus), а также и некоторое число бледных, «крайне близких» к южному подвиду. Наряду с этим, на Южном Урале, где сходятся ареалы двух форм этого вида (C. g. suecicus et C. g. istericus), темные полевки (suecicus) распространены со светлыми (istericus) вперемежку.

Подвид черной крысы — Rattus rattus rattus, характеризующийся очень темной окраской, отмечается спорадически повсюду, в том числе и в ареале других подвидов того же вида. Особи, окрашенные подобно подвиду, описанному из Египта (R. r. alexandrinus, 1809), наблюдались в различных пунктах СССР. Несмотря на указание Б. С. Виноградова (1952) о том, что «их идентичность с египетской крысой не является достоверной», присутствие крыс, морфологически не отличимых от египетских, среди популяции других подвидов весьма показательно.

В. Василевский (W. Wasilewsky, 1952), изучая морфологические особенности рыжей полевки (Clethrionomys glareolus) из Беловежского парка, констатирует, что наличие отдельных особей, черепные особенности которых тождественны «средним особям» других подвидов — явление обычное. Автор приходит к выводу, что биотические и абиотические факторы определяют характерные особенности черепа и их действие более или менее аналогично в пределах каждой популяции вида, независимо от географических различий.

Аналогичный материал был получен нами при изучении популяции домовых мышей в Южном Зауралье. На юге Курганской области, наряду с темноокрашенными мышами, мы встречаем мышей с большим количеством бурых и желтых тонов, приближающихся, если не тождественных, к Mus musculus hortulanus, в то время как основная масса мышей должна быть, без сомнений, отнесена к M. m. musculus. Говоря об этом подвиде, Б. С. Виноградов и И. М. Громов (1952) пишут: «южную границу подвида в виде постепенного перехода этой формы в более светлую, южную M. m. hortulanus, точно определить нельзя». В нашем случае, однако, речь идет о другом: в популяции типичных M. m. musculus небольшой процент особей должен был бы быть отнесен к другому подвиду.

Очень интересные данные, касающиеся изменчивости домовых мышей в пределах одной популяции, дает Т. В. Дмитриева (1949). Автор, проводивший свои исследования на территории Воронежа и его пригородов, разделяет всех встречающихся здесь мышей на две группы: серых длиннохвостых и желтых короткохвостых. Исходя из описаний автора, трудно сомневаться в том, что если бы эти две группы мышей занимали различные ареалы, они диагностировались бы как различные подвиды, тем более, что у них существуют и экологические различия. Первые более характерны для центра города и явно преобладают во время высокой численности мышей, вторые преобладают на окраинах и их относительная многочисленность увеличивается во время депрессий численности. На этом основании Т. В. Дмитриева полагает, что мыши первой группы более восприимчивы к туляремии и обладают меньшей сопротивляемостью по отношению к неблагоприятным условиям существования.

И. Кубик (J. Kubik, 1952), подробно изучавший мышей-малюток (Micromys minutus) из Беловежского парка, пришел к выводу, что в пределах одной популяции наблюдаются особи, которых по морфологическим признакам можно было бы отнести к различным подвидам: M. m. soricinus, M. m. subobscurus, M. m. pratensis.

К сходному заключению приходит С. И. Мамедов (1952), поставивший себе целью изучить зависимость морфологических особенностей популяций общественной полевки (Microtus socialis) в Закавказье от условий жизни. Он приходит к следующему выводу: «изменяемость популяций вида в одной местности, но в разные по условиям жизни годы, значительно превосходит изменяемость, свойственную подвидам, охарактеризованным С. И. Огневым».

Изменение морфологических особенностей обыкновенной полевки (Microtus arvalis) в зависимости от специфики условий существования констатирует Э. К. Леви (1954).

Украинский подвид малого суслика (Citellus pygmaeus brauneri) и C. p. septentrionalis из Западного Казахстана хорошо отличаются по размерам. Однако, согласно данным М. Н. Мейера (1951), размеры сусликов, обитающих на посевах в Казахстане и на Украине, совпадают. Автор заключает, что большие размеры характерны для сусликов тех стаций и тех географических областей, где условия жизни более благоприятны.

Резкая изменчивость признаков основной массы особей определенной популяции по годам, подобная той, на которую указывают Т. В. Дмитриева и С. И. Мамедов,— явление, очевидно, не очень часто встречающееся. В силу этого, особенно важно отметить, что и в тех случаях, когда основные признаки популяций стойко повторяются из года в год, и поэтому популяция в целом может быть четко охарактеризована морфологически, отдельные особи по своим признакам не укладываются в диагноз подвида.

Согласно нашим исследованиям, проведенным совместно с В. Н. Павлининым, лесные мыши (Apodemus sylvaticus) из южных районов Курганской области стойко сохраняют свои признаки в течение ряда лет (табл. 5).

Таблица 5

Изменчивость основных диагностических признаков лесных мышей Южного Зауралья (указаны средние величины; материал автора)

Изученный признак	1949 г.	1950 г.	1951 г.	1952 г.
Длина тела, *мм*	91,2	92,6	90,0	87,0
Относительная длина хвоста	0,90	0,89	0,87	0,92
Относительная длина ступни	0,22	0,21	0,23	0,23
Относительная длина уха	0,14	0,15	0,15	0,15
Кондилобазальная длина черепа, *мм*	23,7	23,7	22,4	22,9

Как видно из табл. 5, а также из приведенного ниже описания окраски, основные морфологические признаки, которыми мы характеризуем популяцию, остаются практически неизменными из года в год. Это дает нам основание заключить, что они правильно отражают морфологические особенности обследованной популяции в целом. Основываясь на этих признаках и учитывая район работ, мы относим данную популяцию к A. sylvaticus sylvaticus.

Однако далеко не все особи, составляющие популяцию, подходят под диагноз подвида. Окраска преобладающего числа особей — темно-бурая. По середине спины бурый цвет более темный, почти без примеси рыжего.

Чем ближе к бокам, тем более отчетливо проступают рыжеватые тона и по бокам тела рыжевато-бурый цвет делается преобладающим.

На горле у небольшого числа особей имеется маленькое расплывчатое желтое пятно. Окраска брюшка — серовато-белая, по краям — желтоватая. Второй тип окраски: верх тела и бока явственно рыжие с разбросанными по этому фону отдельными более длинными и темными волосами. Третий тип окраски можно условно назвать «окраской домовой мыши»: спина и бока серые с неясными признаками буризны и отдельными рыжими волосами.

Уже из этого описания видно, что часть наших мышей — рыжего типа окраски — не могла бы быть отнесена к A. sylvaticus sylvaticus. Однако дело не ограничивается одной окраской. Уже особи с относительной длиной хвоста более 96% для данного подвида представляют исключение. Это подтверждается и нашим материалом (см. табл. 5), так как в целом обследованная популяция мышей характеризуется относительной длиной хвоста около 90%. Однако среди наших сборов были мыши, имевшие относительную длину хвоста около 100% и более (до 105): в 1949 г.— 6 мышей, в 1950 — 11, в 1952 — 3 и т. д.

Из приведенных данных видно, что среди обследованной популяции A. sylvaticus sylvaticus не трудно выделить отдельных особей, которые по своим важнейшим диагностическим признакам должны были бы быть отнесены к другому подвиду, несмотря на то, что морфологические особенности популяции в целом не изменяются заметно из года в год.

Основываясь на фактах подобного рода, И. Я. Поляков (1950) считает, что изменчивость у мышевидных грызунов столь велика, что «позволяет создавать экспериментально и наблюдать в полевых условиях в одной точке любую «разновидность» вида». При этом он ссылается на Г. И. Гулия (1930), который, работая в Ростовской области, сумел на обследованной им территории «обнаружить все когда-либо описанные разновидности домовой мыши».

Полезно отметить, что указанная закономерность в соотношении географической и индивидуальной изменчивости у мышевидных грызунов, касается не только окраски и пропорций тела, но и более «глубоких», более «стабильных» признаков. Так, обыкновенная полевка (Microtus arvalis) из Северной Германии характеризуется своеобразным строением третьего коренного зуба (отсутствие четвертого внутреннего выдающегося угла), так называемая форма simplex. Однако в порядке проявления индивидуальной изменчивости форма simplex встречается в пределах других разновидностей. Известны локальные популяции, где преобладает именно эта форма (K. Zimmermann, 1935).

Примеры, аналогичные приведенным, известны и из других групп грызунов.

Подвид летяги (Pteromys volans gubari) — обитает в Западной Сибири к востоку от Челябинска. Однако, по данным С. И Огнева, (1940), особи, не отличимые от этого подвида начинают попадаться уже в «области березовых колков Башкирии».

Белка-телеутка (Sciurus vulgaris exalbidus) — едва ли не наиболее резко выраженный подвид не только среди грызунов, но и среди всего класса млекопитающих. Один из ее наиболее важных в диагностическом отношении признаков — пышный серый хвост с небольшой примесью рыжеватых волос на конце. Однако В. С. Смирнову (in litt., 1954) удалось показать, что среди телеуток из Курганской области встречаются особи, по окраске хвоста весьма сходные с белками другой разновидности из боров Челябинской области.

Одним из наиболее важных диагностических признаков, отличающих

западноевропейского русака от восточных подвидов, является присутствие черных волос на фронтальных частях передних лап. Аналогично окрашенные зайцы встречаются и в Средней России в ареале другого подвида русака Lepus europaeus hybridus. С другой стороны, из Германии (в ареале Lepus europaeus europaeus) известны особи, лишенные характерного признака европейского русака. Наконец, согласно данным С. И. Огнева (1940), «среди типичных по общему облику L. e. hybridus изредка встречаются экземпляры, крайне близкие к L. e. tesquorum (степному русаку)». Известен также случай, когда под Москвой был убит заяц и по окраске и по структуре меха не отличающийся от подвида tesquorum, область распространения которого начинается южнее.

Очень интересный материал по рукокрылым содержит сводка А. П. Кузякина (1950). Восточноевропейские усатые ночницы, (Myotis mystacinus) в сериях заметно выделяются крупными размерами, но из Горьковской области, Тобольска, Северного Кавказа известно большое число мелких особей, а несколько экземпляров, добытых на Камчатке, по размерам не отличаются от восточноевропейских. Хотя А. П. Кузякин и объединяет всех европейско-сибирских усатых ночниц в один подвид, но сходство отдельных особей из различных частей огромного ареала вида заслуживает того, чтобы быть поставленным в один ряд с приведенными выше примерами.

Изучая изменчивость землероек, Денель (A. Dehnel, 1952) приходит к выводу: «...изменения эти столь значительны, что принимая во внимание данные средних лет — пессимальных и оптимальных — получается, что в пределах единой популяции можно наблюдать такие различия, которые дали бы возможность отнести того или иного годовика Sorex araneus araneus из этой же местности к особому подвиду».

Наконец, необходимо отметить, что в практике пушного товароведения известно немало случаев, когда из районов, откуда идут шкурки определенного кряжа, время от времени поступают шкурки, сходные, а иногда и тождественные со шкурками другого кряжа.

Хотя при определении кряжа учитываются не только природные качества шкурки, но и способ правки, параллелизм между индивидуальной и географической изменчивостью и в этих случаях выявляется отчетливо. То, что подобные случаи отнюдь не единичны, доказывается существованием следующего правила. «Если охотник сдает шкурку, заметно отличную по товарным признакам от типичных признаков того кряжа, который распространен в данном районе, то ее следует принимать не этим, а тем, к признакам которого она наиболее подходит» (Б. А. Кузнецов, 1952).

Не менее богатый материал по интересующему нас здесь вопросу накопился в настоящее время и по птицам.

Разбирая систематику белоспинного дятла (Dendrocopus leucotos), Н. А. Гладков («Птицы Советского Союза», 1951) пишет: «Наиболее светлые экземпляры, принадлежащие к расе D. l. uralensis, совершенно неотличимы от более темных D. l. leucotos, особенно много таких практически неотличимых птиц в пограничной области распространения двух рас».

С большой отчетливостью параллелизм индивидуальной и географической изменчивости проявляется в отряде дневных хищных птиц. Это особо отмечает Г. П. Дементьев («Птицы Советского Союза», 1951). У соколов существует географическая и параллельная ей личная изменчивость. Среди западных балобанов имеются птицы, сходные с сибирским подвидом, а в одном гнезде в Казахстане, в пределах ареала Falco cherrug saceroides, один птенец оказался неотличимым от F. ch. saceroides, а два типичные — от F. ch. cherrug.

В центральных районах Европейской части СССР, в ареале среднеевропейского тетеревятника (Accipiter gentilis gentilis), встречаются птицы, приближающиеся к западносибирскому тетеревятнику (A. g. buteoides).

Белая фаза A. g. buteoides неотличима от белой фазы A. g. albidus, следовательно и в этом случае в ареале двух различных подвидов наблюдаются практически неотличимые птицы. Следует отметить, что в местах наибольшего обилия «белой фазы» птицы серой фазы наиболее светлые.

Коршуны из Тянь-Шаня к западу до Ферганы и Памира образуют популяции, в которых, наряду с птицами, занимающими промежуточное между европейскими и восточно-центральноазиатскими подвидами положение, встречаются и типичные Milvus korschun korschun, M. k. lineatus.

В западной части СССР (Бессарабия — Харьков) есть зона около 400 *км,* где распространены Buteo buteo buteo, B. b. lineatus, а также переходные особи. Г. П. Дементьев (1951), ссылаясь на работу Л. А. Портенко, изданную в 1928 г., пишет, что в Подолии была зарегистрирована пара из B. b. buteo и B. b. vulpinus. Особи, окрашенные как Buteo lagopus menzbieri, известны из гнездовой области B. l. lagopus.

У воробьиного сыча (Glaucidium passerinum) индивидуальная изменчивость проявляется параллельно у восточной и западной форм. Большинство восточных особей серей, а западных — бурей, но под Холмогорами и на Сосьве были добыты птицы столь же сероватые, как восточносибирские.

Отдельные особи среднерусской серой куропатки не отличимы от сибирской куропатки.

А. Рэнд (A. Rand, 1948) приводит много аналогичных примеров из отряда воробьиных и дятловых и подчеркивает, что известно большое число случаев, когда отдельные особи четко выраженных подвидов были неотличимы от «средних» особей других подвидов (Clophloeus pileatus abieticus et C. p. picunus; Turdus migratorius nigrideus et T. m. migratorius, Dendrocopus villosus harrisi et D. v. picuideus и др.). Очень важно замечание Рэнда о том, что если часто крайние индивидуумы связаны с основной массой плавными переходами, то в других случаях отклоняющиеся особи резко отграничены от основной массы особей данной популяции (особи, не отличимые от Cyanocitta stelleri stelleri в популяциях C. s. annectes и т. п.). В Англии скворец представлен подвидом Sturnus vulgaris vulgaris, но среди английских скворцов встречаются особи, не отличимые от S. v. poltoratzkyi. Показательно, что они и принимались за представителей этого подвида до тех пор, пока не было доказано, что они — вариация S. v. vulgaris (B. Tucker, 1945).

В статье, специально посвященной тем трудностям, с которыми сталкивается систематик при работе с пресмыкающимися, Дэнн (E. Dunn, 1934) описывает наиболее типичные случаи проявления географической изменчивости у представителей этого класса.

Две формы часто бывают распространены по всей территории, но одна из них составляет большинство в одной части ареала, другая — в другой. Бывают случаи, когда часть ареала заселена на 100% одной формой, но эта же форма существует в виде «примесей» в другой части ареала (в ареале другого подвида). Автор справедливо подчеркивает, что эти формы проявления географической изменчивости обычно не учитываются систематиками. Следует отметить, что, как мы уже видели, это не менее часто наблюдается у птиц и у млекопитающих.

Согласно Дэнну, внимание систематиков привлекает почти исключительно третий тип изменчивости, когда две формы занимают разные части ареала, но в промежуточной области количество обеих форм приблизительно одинаково, а наряду с ними имеются и промежуточные особи. Осо-

бенно важно, что и в том случае, когда два подвида заселяют различные острова, особи, практически неразличимые, встречаются на обоих. Другими словами, и при островном распространении в ареале определенного подвида наблюдаются особи, морфологически тождественные представителям другой разновидности. Дэнн считает нужным подчеркнуть, что на островах подобное явление имеет место даже чаще, чем на материке. В качестве частного выражения указанной закономерности, он приводит случаи, когда на одном острове все особи должны быть отнесены к одной разновидности, а другой остров заселен смешанной популяцией. То, что подобные случаи отнюдь не являются специфическими для островных популяций, может быть проиллюстрировано следующим примером. Широко распространенная в Америке королевская змея на большей части своего ареала представлена популяциями, для которых характерна поперечная полосатость. Однако в Калифорнии, помимо поперечнополосатых змей есть и продольнополосатые. На этом основании калифорнийская популяция выделяется в самостоятельный подвид Lampropeltis getulus californiae (L. Klauber, 1939).

Для того, чтобы разобраться в закономерностях географической изменчивости у рептилий, проанализируем один конкретный пример. Для этой цели воспользуемся данными Цвейфеля (R. Zweifel, 1952) о географической изменчивости горной королевской змеи Lampropeltis zonata. Подвиды этой змеи очерчены более строго, чем у большинства других видов рептилий, что дает возможность даже составить для них определительную таблицу — случай вообще довольно редкий, а тем более редкий для пресмыкающихся. Признаки, на основании которых диагностируются подвиды этого вида, также очень четкие. Окраска L.zonata характеризуется чередующимися черными и белыми кольцами (черное кольцо вместе с прилегающими к нему белыми обозначаются — «триада») и развитием красного цвета на черных кольцах. Число триад, ограниченных красным, и их общее количество служит основанием для выделения подвидов. Следует подчеркнуть, что различие средних величин у отдельных подвидов статистически достоверно, однако диапазон изменчивости изученных признаков таков, что в пределах, например, подвида L. z. multicincta, встречаются особи всех описанных восьми подвидов, в том числе и тех, ареал которых далек от ареала L. z. multicincta.

Еще несколько примеров из того же класса. Остроголовая ящерица (Lacerta oxycephala), обитающая на греческом побережье Средиземного моря, дает в горах почти совершенно черный с голубым брюшком подвид L. o. temmasinii. Однако особи, не отличимые от этого подвида, спорадически попадаются на всей территории ареала вида.

Интересно распространение обыкновенного ужа. В СССР обыкновенный уж представлен двумя подвидами: Natrix natrix natrix и N. n. persa. Первый из них занимает северную и восточную части ареала вида, второй, хорошо отличимый благодаря наличию с каждой стороны туловища по одной светлой продольной полоске,— в Закавказье и азиатской части ареала. Однако «во многих местах Закавказских ССР, равно как в Югославии и некоторых других странах, встречаются оба подвида» (П. В. Терентьев и С. А. Чернов, 1949).

На островах озера Эри обитает своеобразная разновидность водяного ужа (Natrix sipedon insularum), характеризующаяся полной редукцией дорзального и вентрального рисунка. Совершенно подобная вариация этого вида найдена в горах Пенсильвании и Виргинии (R. Conaut & W. Clay, 1937).

Тигровый уж представлен на нашем Дальнем Востоке особой разновидностью Natrix tigrina lateralis, для которой характерна не зеленая, а

светло-синяя окраска и отсутствие красных пятен на передней части тела. Такие же животные имеются и в других частях ареала вида в порядке проявления индивидуальной изменчивости.

На всем огромном ареале желтобрюхого полоза (Coluber jugularis) можно встретить совершенно черные экземпляры, которые на западе образуют монолитную популяцию, выделяемую на этом основании в особый подвид.

Горная разновидность степной гадюки — Vipera ursini macrops, распространенная в западной части Балканского полуострова, отличается от V. u. ursini некоторыми особенностями, которые дали основание считать ее даже самостоятельным видом. Однако отдельные особи этих двух подвидов совершенно идентичны.

Наконец, необходимо привести результаты детальных исследований, которые были проведены Фишером (E. Fischer, 1928), подробно изучившим 52 молодых змеи Thamnophis sirtalis inferalis (подвязочный уж), вылупившихся из яиц, отложенных одной самкой. Оказалось, что вариации среди родных братьев и сестер были столь значительны, что только трех особей можно было считать «нормальными» представителями своего подвида. Подвязочный уж указанного вида имеет формы, ведущие как сухопутный, так и полуводный образ жизни. В разных частях ареала «наземные» популяции относятся к одному подвиду (W. Fox, 1954).

В свете изложенных фактов кажется вполне закономерным, что в ряде случаев у пресмыкающихся подвиды, более отдаленные пространственно, но более близкие экологически, имеют большее сходство, чем в обратном случае.

Много аналогичных примеров могло бы быть приведено и для земноводных.

Среди обследованных 138 топотипов Plethodon jordani jordani 18 особей обладали признаками, характерными для P. j. rabunensis (T. Howell & A. Hankins, 1954).

В одном из озер Боснии (озеро Прокоско) встречаются особи, типичные для двух подвидов Triturus alpestris: T. a. reiseri и T. a. alpestris (W. Wolterstorff & M. Rodovanovic, 1938).

Среди рыб пресноводные формы обычно морских (проходных) лососевых характеризуются большим сходством (иногда тождественны) в различных частях ареала. Нередко они объединяются под общим подвидовым названием, несмотря на то, что самостоятельность происхождения отдельных форм не вызывает сомнения.

Подобные случаи отмечены для кумжи (Salmo trutta) в Европе, на Кавказе, в Средней Азии; нерки (Oncorhynchus nerka) — в Японии и Северной Америке; мазу (Oncorhynchus masu) — в Японии и советском Приморье; гольца (Salvelinus alpinus) — в Приморье, на Сахалине и на Курильских островах.

Пескарь (Gobio gobio), распространенный по всей Евразии, дает в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии форму с наиболее высоким телом и чешуей на горле. Эта форма выделяется в особый подвид.

У растений наблюдаются те же закономерности, которые иллюстрируются приведенными примерами. Из последних работ укажем на исследования маков А. М. Толмачевым, показавшие, что особенности растений, проявляющиеся в одной части ареала вида как индивидуальные отклонения, в другой части ареала делаются характерными для популяции в целом и «соответствующие особенности становятся расовыми признаками». (А. М. Толмачев, 1953).

Признаки, характеризующие группу особей, занимающих определенный ареал, и, соответственно с этим, выделяемых в самостоятельный под-

вид, проявляются в других подвидах в форме индивидуальной изменчивости. При этом особенно важно иметь в виду, что это явление отнюдь не редкое, а часто и закономерно наблюдающееся.

Материалы предыдущих глав показывают, что изменения в условиях существования вызывают такие изменения в экстерьере и интерьере животных, которые делают мало вероятным сохранение характерных особенностей данного подвида при существенных изменениях внешней среды.

Данные, приведенные в этой главе, свидетельствуют о том, что в пределах большинства подвидов определенного вида всегда встречаются особи, практически тождественные особям другого или других подвидов того же вида.

Отсюда следует, что морфологический диагноз не может учитывать всех особей данного подвида, а лишь какую-то часть их. Если бы попытаться дать для любого даже самого резковыраженного подвида такой диагноз, который охватывал бы всех особей, то в большинстве случаев он слился бы с диагнозом вида. Это обстоятельство не проанализировано с теоретической стороны, но оно учитывается в практической работе систематиков. В орнитологии, например, принято считать подвидом популяцию (обладающую очерченной областью распространения), 75% особей которой могут быть определены более или менее точно.

Для вида, как известно, диагноз учитывает всех особей и если вид достаточно изучен, то определение любой его особи в большинстве случаев не вызывает затруднений (если затруднения и есть, то они совсем другого порядка). Для подвида наличие особей, по своим морфологическим признакам выходящих за рамки его диагноза, является правилом — закономерностью; для вида же — редким исключением. (Если, конечно, «уклонения» не связаны с неполноценностью самого диагноза). К тому же, поскольку это в настоящее время известно, эти уклонения не носят характера приближения к другим видам.

Другими словами, характеристика подвида говорит о **норме изменчивости популяции, а в проявлении индивидуальной изменчивости в пределах подвида наблюдается отчетливый параллелизм с географической изменчивостью в пределах вида.** Не трудно видеть, что такой параллелизм отмечается в пределах различных подвидов одного вида. Это — одно из важнейших свидетельств их видовой общности.

Неоднородность природных популяций — закономерность общеизвестная и общепризнанная. Важно, однако, подчеркнуть, что она выходит за подвидовые рамки (в порядке проявления индивидуальной изменчивости), но ограничивается рамками вида и является принципиально общей для различных подвидов данного вида. Отсюда следует, что эволюционные возможности различных подвидов вида — принципиально одинаковы, различных видов — различны; что подвиды одного вида обладают принципиально тождественной реакцией на изменение внешних условий, виды — различной.

ГЛАВА V

ПОЛИМОРФИЗМ

В характеристике подвидов нередко большое значение имеет полиморфизм — наличие нескольких хорошо отличимых типов животных в пределах одной популяции *.

Биологическое значение полиморфизма до сих пор не вскрыто с необходимой четкостью, что не позволяет в полной мере оценить его роль в понимании природы подвидов. Здесь мы делаем попытку разобраться в тех аспектах проблемы полиморфизма, которые имеют непосредственное отношение к рассматриваемому нами вопросу.

У позвоночных животных полиморфизм распространен широко. Приведем лишь несколько примеров.

Среди рода Ardea полиморфизм встречается у шести видов, среди рода Botaurus — у трех. Полиморфные популяции обыкновенны у многих видов хищных птиц — кречет (Falco gyrfalco), большой ястреб — (Accipiter gentilis), большой подорлик, (Aquila clanga), канюк обыкновенный (Buteo buteo), новоголландский ястреб (Accipiter novaehollandiae) и др. Известны полиморфные подвиды у различных видов медососов, мухоловок, попугаев и многих других отрядов и семейств птиц. В других классах наземных позвоночных полиморфизм — явление более редкое, но отнюдь не исключительное. Так, хорошо знакомы диморфные популяции обыкновенного хомяка, лесного хоря, черной крысы, водяной полевки, зайца беляка, некоторых полозов и т. д.

Первое, что бросается в глаза при анализе полиморфизма,— это географическая приуроченность отдельных фаз. Так, «белые» фазы различных видов хищных птиц свойственны преимущественно северным подвидам. При этом параллельно увеличению числа особей «белой» фазы происходит и посветление особей «серой» фазы (Г. П. Дементьев, 1951).

Еще более интересны данные о распространении «черного хомяка» (черная фаза хомяка обыкновенного — Cricetus cricetus). С. В. Кириков (1934), кажется впервые, выяснил, что он распространен преимущественно в горных районах Башкирии и на северном пределе европейской части ареала вида. С. В. Кириков считает вероятным, что черный хомяк более приспособлен к холодному и сырому климату. Позднее С. М. Гершензон (1945 а, б, в,) установил, что меланистические хомяки к осени достигают большей численности, а зимой они гибнут в большем числе. В. Н. Павлинин (устное сообщение) собрал интересный материал о встречаемости различных фаз хомяка по данным Сарапульской пушной базы. Проведенный нами анализ этого материала позволяет сделать некоторые интерес-

* В орнитологии их наиболее часто называют фазами.

ные выводы. В отдельные годы соотношение черной и пестрой фазы изменяется очень резко. Так, например, в марте 1953 г. в Челябинской области на 253 пестрых хомяка приходилось 74 черных, а в декабре на 77 пестрых— 185 черных. В Башкирии, где вообще преобладают черные хомяки, летом в отдельные годы численность пестрых превышает численность черных, а к осени последние вновь начинают доминировать.

Фактов подобного рода можно было бы привести много, но еще более интересны другие, показывающие, что соотношение фаз изменяется не только по сезонам, но и по годам. Осенью 1952 г. на территории Башкирской АССР было добыто 1357 пестрых хомяков и 1724 (56%) черных, а осенью 1951 г. соответственно: 7248 и 3640 (34%). Т. В. Дмитриева (1949) показала, что соотношение серых длиннохвостых и желтых короткохвостых домовых мышей изменяется по годам. Автор полагает, что серая «фаза» более восприимчива к туляремии и к неблагоприятным климатическим условиям.

Согласно нашим наблюдениям, относительная многочисленность меланистов среди водяных крыс в лесостепном Зауралье меняется из года в год. В отдельные годы они составляют большинство в популяции.

Почти по всему ареалу оппосума Trichosurus vulpecula встречаются меланисты, но они малочисленны, за исключением тасманийской популяции, в которой черная фаза преобладает. Пирсон (T. Pearson, 1938) установил, что меланисты лучше переносят холод и повышенную влажность.

Среди амфибий диморфным видом можно считать озерную лягушку (Rana ridibunda), но проявляется полиморфизм у этого вида только в молодом возрасте. Только что закончившие превращение лягушата четко разделяются на две группы: у одних спинка окрашена однотонно, у других вдоль хребта проходит узкая белая полоска. Четкий диморфизм наблюдается и в пределах изолированных популяций на маленьких водоемах, что дает основание полагать, что он свойственен и особям, происходящим от одних родителей. Нами изучены некоторые интерьерные показатели у молодых озерных лягушек из Степного района Актюбинской области. Оказалось, что две «фазы» лягушек заметно отличаются по такому важному признаку как относительные размеры печени. У одновозрастных лягушат весом 2,2—3,0 *г* относительный вес печени равен в среднем: у лягушек с полосой — 50,2‰, у лягушек без полосы — 43,0‰.

Эйзентраут (M. Eisentraut, 1929) установил, что меланисты Lacerta lilfordi отличаются относительно более длинным кишечником. Автор высказывает предположение, что благодаря этому они обладают большей способностью использовать растительные корма.

Приведенные примеры показывают, что различные «фазы» обладают различными биологическими особенностями. Можно поэтому полагать, что и их роль в жизни вида различна и что существование в пределах одной популяции различных типов (фаз) животных контролируется естественным отбором. Помимо сказанного, это доказывается повышенной индивидуальной изменчивостью у животных, находящихся под покровительством человека, которая в отдельных случаях принимает характер резко выраженного полиморфизма. Так, например, в популяциях одомашненного северного оленя очень много белых и пегих особей. Они появляются и у диких оленей, но элиминируются (С. А. Северцов, 1951).

Законно полагать, что в диких популяциях естественный отбор оставляет лишь те типы индивидуумов, которые обладают какими-то преимуществами хотя бы в отдельные периоды года. Таким образом, полиморфизм оказывается выгодным для вида в целом.

Наличие в пределах популяции особей, характеризующихся различными биологическими особенностями, безусловно, полезно для вида. Если в

популяции есть особи, способные легче переносить неблагоприятные для вида сочетания условий среды, и особи, способные в благоприятных условиях существования интенсивно размножаться или использовать для поселения своеобразные места обитания (жилье человека, например), а также особи с менее интенсивным обменом веществ и требующие, соответственно с этим, меньше корма, то это означает, что при изменении условий существования, которые происходят всегда и везде, популяция в целом имеет больше шансов интенсивно размножаться, благополучно переживать критические периоды, расширять свой ареал, чем в том случае, когда она состоит из биологически однородных особей *

Приведенные факты показывают, что полиморфизм следует рассматривать как общевидовое приспособление, направленное на поддержание благополучия отдельных популяций в условиях постоянных изменений в среде обитания. Стабилизация определенного типа полиморфизма является важным показателем консолидации подвида.

Полиморфизм, как упоминалось, явление отнюдь не редкое, не исключительное. Тем не менее его можно трактовать как крайнее развитие индивидуальной изменчивости. Неоднородность же популяции — явление универсальное, имеющее огромное биологическое значение. Она обеспечивает возможность существования популяции в целом в разнообразных и постоянно колеблющихся условиях среды **

Анализ явления полиморфизма подчеркивает, что характеристика подвида должна быть характеристикой совокупности составляющих его особей. Соотношение различных фаз в популяции находится под контролем отбора. Можно ли сомневаться в том, что и конкретный облик популяции мономорфной определяется отбором, а следовательно, конкретными условиями существования и развития популяции.

---

* Следует указать, что во многих случаях биологическая неоднородность популяции поддерживается благодаря биологической разнокачественности различных возрастных групп.

** Сказанное не означает, что полиморфизм в отдельных случаях не может иметь иного, специального, значения. К таким случаям относятся полиморфные виды бабочек, отдельные фазы которых миметируют хорошо защищенным формам из других семейств. Среди позвоночных животных примеров подобного рода полиморфизма нам не известно, но их существование не исключается. С другой стороны, у самок некоторых птиц импульс к спариванию оказывает не вид какого-то определенного самца, а вид всей группы самцов на токовищах. Некоторые авторы видят в этом возможную причину полиморфизма у самцов турухтана (F. Darling, 1938).

ГЛАВА VI

ВИД И РАЗНОВИДНОСТЬ И ВОПРОСЫ ГИБРИДИЗАЦИИ

Одним из важнейших отличий вида от подвида является, как известно, различное поведение при скрещивании. Подвиды одного вида свободно скрещиваются и дают вполне плодовитое потомство. Виды или бесплодны, или дают потомство не вполне плодовитое. Несмотря на большой ряд исключений из этого правила, значение его остается бесспорным. Оно не ограничивается диагностикой, но имеет глубокий и принципиальный характер.

Ряд современных биологов видят в плодовитом скрещивании главную характеристику вида. Так, Добжанский (T. Dobzhansky, 1941) понимает под видом такую стадию эволюционного процесса «в которой впервые упорядочивается действительное или возможное скрещивание форм, оказавшихся поделенными на два или более раздельных строя, которые физиологически не в состоянии скрещиваться друг с другом».

Н. А. Бобринский (1944) пишет: «Только на основании критерия плодовитого скрещивания мы можем обосновать понятие о виде, противопоставив его всем вышестоящим систематическим категориям. Ибо, в противоположность всем вышестоящим систематическим категориям более высокого систематического ранга, только вид представляет собой совокупность особей, связанных в единое целое способностью нормального скрещивания, в результате чего признаки отдельных особей постоянно перемешиваются в их потомках и вид может эволюционировать как нечто единое».

Однако хорошо известно, что в неволе большое число видов при скрещивании приносят плодовитое потомство, не отличаясь в этом смысле от разновидностей.

Среди млекопитающих плодовитых гибридов дают различные виды семейство псовых (Canis lupus × C. aureus, C. latrans × C. aureus, C. familiaris × C. aureus, C. familiaris × C. lupus), рода коз (известно, по крайней мере, 7 межвидовых гибридов), рода овец (известно 3 межвидовых гибрида), рода лама (4 межвидовых гибрида), семейства быков (по крайней мере, 8 межвидовых и даже межродовых гибридов) и т. д.

Продолжать этот список нет необходимости, так как в недавнее время издана сводка по гибридам у млекопитающих (P. Gray, 1954); стоит лишь подчеркнуть, что у млекопитающих (подобно птицам и низшим позвоночным) известны гибриды форм, которые трудно признать близкородственными. Так, например, известен гибрид бурого медведя с белым (Ursus arctos×Thalassarctos maritimus), потомство которых оказалось плодовитым при размножении «в себе».

В целом можно сказать, что межвидовые гибриды имеются во всех отрядах млекопитающих и немалая часть из них плодовита.

Много вполне плодовитых межвидовых гибридов среди птиц. Плодовитыми оказываются гибриды домашней куры с различными видами диких кур (Gallus varius, G. bankiva, G. lafaietti, G. sonnerati, G. gallus). Доказана также плодовитость различных гибридов голубей (Streptopelia orientalis×S. decaocto, S. risoria×Oenopopelia humilis, Columba oenas× × C. livia, C. palumbus × C. oenas и др.) и представителей некоторых других групп (Fringillidae, Laridae, Tetraonidae и др.).

Среди рептилий межвидовых гибридов меньше. Лантцу (L. Lantz, 1926) в результате проведенных скрещиваний 17 видов ящериц рода Lacerta удалось получить только 1 межвидовой гибрид: Lacerta fuimana × × L. muralis. Тем не менее и среди рептилий известны плодовитые межвидовые гибриды. Плодовиты, например, гибриды двух видов полозов: Elaphe guttata × E. quadrivittata (J. Lederer, 1950).

Специально поставленные эксперименты показали (G. Montalenti, 1938), что, по крайней мере, 7% известных межвидовых гибридов амфибий плодовиты. Плодовитых гибридов дают многие виды жаб (род Bufo).

Все эти данные не новы. Они говорят о том, что в условиях эксперимента получено большое количество вполне плодовитых межвидовых гибридов, и доказывают, что у различных видов потомство часто бывает способным к нормальному воспроизведению. Это положение справедливо в отношении всех классов наземных позвоночных.

Однако еще в большем числе случаев получение межвидовых гибридов оказалось невозможным или полученные гибриды обладали пониженной жизнеспособностью и плодовитостью.

Нескрещиваемость различных видов объясняется разнообразными причинами: строением половых органов, исключающим возможность спаривания, малой живучестью семенных клеток в половых путях самки, различиями в скорости и характере эмбрионального развития, неспособностью сперматозойда проникнуть в яйцо и оплодотворить его, рассасыванием отцовского хроматина и, наконец, резкими нарушениями развития, являющимися следствием наследственной несовместимости скрещиваемых видов.

Огромное значение фактора наследственной несовместимости доказано опытами по пересадке зародышей «приемной матери». Так, при пересаживании в организм козы зародыша овцы он гибнет в большинстве случаев уже на ранних стадиях развития. В отдельных случаях зародыш завершает свое развитие, но депрессия роста выявляется при этом с полной определенностью (А. И. Лопырин, Н. В. Логинова и П. Л. Карпов, 1951; А. И. Лопырин и Н. В. Логинова, 1953).

У некоторых бабочек гибридные самцы развиваются нормально, а самки гибнут в стадии куколки. Однако, если гибридной куколке-самке прилить гемолимфу отца или отцовского вида, то она продолжает нормально развиваться и из нее выходит бабочка-самка (Y. H. Meyer, 1953). Тем самым доказывается, что нормальное развитие гибридного зародыша находится в прямой зависимости от биохимических особенностей внутренней среды его организма.

Многочисленные эксперименты показали, что способность к нормальному плодовитому скрещиванию находится в соответствии со способностью взаимного приживления тканей при трансплантации (G. Gotronei et R. Perri, 1946). Наследственная несовместимость, указывающая на специфические биохимические и физиологические особенности различных видов, представляет интерес и должна быть подчеркнута. Однако в естественных условиях основным препятствием межвидовой гибридизации часто являются причины не столько физиологического порядка, сколько экологического: различные места обитания, различные периоды размножения, половая аверсия и т. д.

Тем не менее известно большое количество естественных межвидовых гибридов, многие из которых дают вполне плодовитое потомство и могли бы, следовательно, принять участие в эволюции породивших их видов, если плодовитое скрещивание было бы единственной причиной, определяющей возможность эволюции данного комплекса форм как целого.

Естественные межвидовые гибриды отнюдь не являются редкостью, как это иногда представляется, и широко распространены во всех классах наземных позвоночных *.

Естественные гибриды среди амфибий известны для многих видов жаб (род Bufo). Всюду, где встречаются совместно Bufo americanus, B. terrestris, B. fowleri, B. woodhousi, B. vallipes,— они дают естественных гибридов. Экспериментально доказано, что получаемые гибриды плодовиты (A. Blair, 1941; L. Grace, 1951). Естественные гибриды известны среди рептилий, например, Vipera aspis × V. ammodytes (H. Schweizer, 1941).

Среди птиц уже в конце прошлого века наблюдались сотни естественных межвидовых гибридов. Сюшет (A. Suchette, 1890) указывает, что в отрядах куриных, воробьиных, пластинчатоклювых и дневных хищных насчитывается не менее 20 гибридов. Очень большое число естественных гибридов у колибри (I. Berlioz, 1929, 1937) и голубей, причем, как уже говорилось, большая часть их плодовита. Г. П. Дементьев (1939) приводит большое число данных о гибридах у пластинчатоклювых птиц. Два дятла — Colaptes auratus и C. cafer — дают гибридов повсюду, где они встречаются совместно (D. Amadon, 1950).

Можно было бы привести еще множество подобных данных, показывающих, что среди птиц естественные межвидовые гибриды — явление отнюдь не редкое. Степень их плодовитости не всегда возможно установить, но приведенный выше материал о плодовитости гибридов, полученных в условиях неволи, заставляет думать, что немалое число естественных гибридов птиц плодовиты.

Из млекопитающих, пожалуй, наибольшей известностью пользуется кидус — гибрид соболя и куницы (Martes zibellina × M. martes). В отдельные годы и в отдельных районах кидус может численно преобладать над исходными формами, что достаточно красноречиво говорит о частоте скрещиваний. Доказано (И. Д. Старков, 1947), что кидус при скрещивании с исходными формами вполне плодовит. Плодовитость кидусов-самок используется в практике звероводства для получения так называемых вторичных помесей (кидус-соболь): потомство от кидуса-самки и баргузинского соболя расценивается как соболь весьма высокого качества.

В литературе имеются указания и на других межвидовых гибридов в семействе куньих, например, Martes americana × M. caurina (P. Wright, 1953). В условиях неволи получены гибриды светлого хоря с африканским (Putorius eversmanni × P. furo). Отмечена гибридизация хоря и норки.

Охотники хорошо знают помесь зайцев русаков с беляками (так называемые тумаки, изредка встречающиеся в районах совместного обитания обоих видов).

У насекомоядных — гибрид Erinaceus rumanicus × E. europaeus (K. Herter, 1935).

Среди мышевидных грызунов межвидовые гибриды отмечаются сравнительно редко, но отдельные случаи зафиксированы (например, гибрид Microtus californicus × Microtus montanus, D. Hatfield, 1935).

Известны гибриды и сусликов (Citellus pygmaeus × C. major; C. major × C. fulvus (В. С. Бажанов, 1945), Citellus armatus × Citellus beldingi oregonus (R. Hall, 1943), но степень их плодовитости не изучена.

---

* У рыб они наблюдаются еще чаще.

Описан гибрид лани (Dama dama) и благородного оленя. По всей вероятности, гибриды эти плодовиты, так как в литературе указывается на встречи гибридных самок с детенышами (F. Hagendorf, 1926).

Лучше изучена естественная гибридизация пятнистого оленя — Cervus nippon с изюбрем — Cervus elaphus xanthopigus (И. И. Миролюбов, 1949; Г. А. Менард, 1930). В неволе гибриды этих видов получаются легко и вполне плодовиты. Доказана и полная плодовитость естественных гибридов, известных китайцам под названием «чин-да-гуйза». Изюбрь отбивает гарем пятнистого оленя, что приводит к появлению большого числа гибридных особей. Насколько обычны эти гибриды в Уссурийском крае, видно из того, что Р. К. Маак и Н. М. Пржевальский считали их самостоятельным видом.

Способность многих видов к плодовитому скрещиванию заставляет уделить больше внимания вопросу о том, почему межвидовая гибридизация, даже в тех случаях, когда она настолько распространена, что может считаться правилом (изюбрь × пятнистый олень, соболь × куница, упомянутые виды дятлов, колибри, жаб и т. д.), ни в какой степени не ведет к потере видовой самостоятельности исходных форм.

Для того, чтобы ответить на этот вопрос, попытаемся дать анализ тех биологических закономерностей, проявление которых удается наблюдать при межвидовой гибридизации.

Анализ этот удобно провести путем освещения некоторых основных вопросов.

1) Что происходит при скрещивании гибридов с исходными формами?

2) Что происходит при размножении гибридов «в себе»?

3) Каковы морфологические и физиологические особенности межвидовых гибридов?

Согласно исследованию, проведенному И. К. Джумагалиевым (1951), потомок от скрещивания бактриана с дромадером (нар) обладает более мощным развитием, чем исходные формы, и вполне плодовит. О высокой степени жизнеспособности наров говорят и его физиологические особенности (В. И. Патрушев, 1938). Однако при разведении наров «в себе» получаются так называемые жарбаи — животные менее жизнеспособные, более слабые, у которых нередко обнаруживаются дегенеративные изменения в конституции. Потомки же жарбаев от скрещивания с бактрианами или с дромадерами через несколько поколений переходят в группу исходных видов. Это показывает, насколько быстро гибриды при скрещивании с исходными формами теряют свои характерные особенности. В результате скрещивания зубробизонов с зубрами уже в четвертом поколении получаются так называемые чистопородные зубры, полное экстерьерное сходство которых с чистокровным зубром доказано (М. А. Заблоцкий, 1949).

Эти примеры, число которых могло бы быть умножено, говорят о том, что самостоятельная эволюция гибридных форм (по крайней мере, в огромном большинстве случаев) невозможна. При скрещивании же с исходными формами их особенности очень быстро исчезают и, таким образом, существенного влияния на эволюцию популяции они оказать не смогут. Следует отметить, что в ряде случаев пониженной жизнеспособностью обладают и потомки от скрещивания гибридов с исходными формами. Это понижение жизнеспособности имеет различное выражение. Иногда оно выражается в повышенной чувствительности молодняка по отношению к неблагоприятным влияниям внешней среды, как это отмечено для гибридов льва с тигрицей во втором поколении (A. Kemna, 1953).

В других случаях меньшая жизнеспособность гибридов заключается в их меньшей приспособленности к конкретным условиям существования. Так, например, изучение гибридной популяции жаб (Bufo fowleri × Bufo

americanus) показало, что, несмотря на очень большой процент гибридных личинок, в летне-осенней популяции жаб гибридные особи почти отсутствуют. B. Cory & J. Manion (1955) связывают резко повышенную смертность гибридных особей с их меньшей приспособленностью как к жизни в лесу (характерное местообитание Bufo fowleri), так и на лугах (Bufo americanus).

Другой характерной особенностью межвидовых гибридов является частое появление атавистических признаков.

На появление у гибридов признаков предков указывал, как известно, еще И. В. Мичурин. И у позвоночных животных «новые признаки» гибридов часто также оказываются атавистическими.

Все виды отдельных родов куриных имеют головные украшения, но у их гибридов «нормально» оперенная голова, лишенная украшений (гибриды родов Gallus, Numida, Pavo, Gallopavo). У гибридов Gallus bankiva × G. varius примитивный гребень, без вырезки, характерной для G. bankiva, и желтых пятен, характерных для Gallus varius (M. Gyer, 1909). У цесарок (подсемейство Numididae) желто-коричневый пигмент отсутствует, благодаря чему оперение приобретает особый серебристый тон. Гибриды цесарки с павлином, индюком или курицей имеют нормально развитый желто-коричневый пигмент и в окраске их оперения отмечаются подковообразные рыжие полосы, которые свойственны различным группам куриных и более примитивным членам подсемейства цесарок. У гибридов серебристых и золотистых фазанов (роды Gaennaeus, Chrysolophus) есть хохол из нормально развитых перьев: особенности перьев хохла обоих родов исчезли.

У гибридов попугаев Ara chloroptera × A. ararauna появляется окраска, характерная для более примитивных видов рода: A. militaris, A. severa, A. maracana, A. rubrigena. (L. Auber & O. Hill, 1953).

Гибриды домашней лошади и квагги полосаты. При этом рисунок их более примитивен, чем у квагги, и приближается к рисунку зебры Греви Dolichochippus grevii (Y. Ewart, 1899). Примитивный рисунок свойственен и другим зеброидам.

У гибридов яка и зебу (Phoephagus grunniens × Bos indicus) исчезают специфические видовые особенности обоих родителей: бахрома по бокам тела яка и горб зебу. Череп гибрида льва и тигрицы (Felis tigris × Felis leo) имеет редуцированные хищные зубы — признак, характерный для более примитивных форм кошачьих (Th. Noak, 1908).

Кровеносная система гибридов отдельных костистых рыб (Abramis brama × Carassius vulgaris) в некоторых важных особенностях напоминает кровеносную систему осетровых.

Многочисленные примеры появления признаков далеких предков известны у беспозвоночных. Так, например, самки бабочек Lycia hirtarsa и Poecilopsis isabella (Bistoniinae) бескрылы, а их гибриды крылаты. Окраска нижних поверхностей крыльев у гибридов бражников (Deilephila euphorbiae × D. hippophaea) такая же, как у примитивных представителей семейства. Анализируя подобные случаи, Штандфус (M. Standfuss, 1898) приходит к выводу, что у гибридов преобладают признаки филогенетически более древних видов.

Сопоставление указанных фактов с некоторыми закономерностями, наблюдающимися при скрещивании подвидов, позволяет по-новому подойти к важным сторонам разбираемой проблемы.

Атавизация имеет место и при скрещивании подвидов и пород в пределах вида.

При скрещивании различных пород голубей иногда появляются особи с характерными признаками их родоначальной формы — скалистого го-

лубя (Columba livia). Дарвин, впервые обративший внимание на эти факты, назвал их «почти чудом». Гибрид эльсберийского селезня с черной лабрадорской уткой дал утенка, очень похожего на дикую крякву (Ч. Дарвин, 1941).

Однако появление признаков предковых форм у помесей редко бывает связано с нарушением их жизнеспособности. Явление гетерозиса — общего повышения жизнеспособности при скрещивании особей различных форм — наиболее характерно именно для внутривидовых скрещиваний.

При скрещивании различных форм внутри вида получается потомство, отличающееся повышенной жизнеспособностью, что выражается в более крупных размерах, более быстром росте, повышенных показателях энергетического обмена и т. д. Это явление с очень большой полнотой изучено на домашних животных: межпородное скрещивание является одним из важнейших приемов получения молодняка, отличающегося высокой степенью жизнеспособности. Ограничимся одним примером. Метисы от скрещивания крупной белой сибирской северной и новосибирской рябой свиней в молодом возрасте переваривают все корма лучше, чем исходные породы, имеют более высокий коэффициент усвоения кормов, лучше используют минеральные корма и т. д. (А. М. Овсянников, 1948).

Сравнение некоторых биологических особенностей помесных свиней с исходными породами, приведенное Е. И. Глебиной (1955), показало, что повышенная жизнеспособность помесей находит свое морфологическое отражение в ряде интерьерных признаков (интенсивный рост печени, большая толщина слизистой оболочки дна желудка, больший вес щитовидной железы, более интенсивный рост мышечных волокон и большее количество жировых включений внутри волокон и др.).

Законно ожидать, что аналогичная картина имеет место и в результате скрещивания различных подвидов диких животных. Данных по этому вопросу меньше, чем в отношении домашних животных, но они есть и в высшей степени показательны.

Потомство от скрещивания Mus musculus musculus × M. m. bactrianus отличается большими размерами; гибридные самки имеют в среднем более крупные пометы (P. Gray, 1954).

Крупными размерами и высокой степенью жизнеспособности отличаются также помеси марала (Cervus elaphus asiaticus) с европейским благородным оленем (C. e. elaphus) и двух подвидов северного оленя (Rangifer tarandus stonei × R. t. tarandus) (L. Palmer, 1934).

Становится очевидным, что скрещивание различных форм внутри вида полезно для вида в целом.

Как при внутривидовом скрещивании, так и при межвидовой гибридизации происходит расшатывание наследственности. «Расшатанная наследственность, с точки зрения биохимии, может быть объяснена именно как нарушение в слаженности обмена веществ, **по своей форме или степени еще не приводящее к патологическим проявлениям в обмене веществ** (подчеркнуто нами,— С. Ш.), который еще может быть слажен на новой основе» * (Н. М. Сисакян, 1954).

Исходя из этого определения понятия «расшатанная наследственность», не трудно уяснить, в чем заключается принципиальное отличие межвидовых гибридов от помесей. При межвидовой гибридизации нарушение в

---

* Изучение зародышей гибридных тритонов (Triturus taeniatus × Salamandra atra) показывает, что нормальная возрастная кривая динамики потребления кислорода у них резко нарушена, что в конечном итоге приводит к появлению нежизнеспособных особей (P. Chen, 1953). Тем же автором было показано, что у гибридных форм уже на ранних стадиях эмбриогенеза наблюдается резкое снижение содержания нуклеиновых кислот в тканях.

слаженности обмена веществ без вмешательства человека, предоставляющего гибриду особые условия существования, в огромном большинстве случаев не может быть восстановлено на новой основе.

Об этом свидетельствует падение жизнеспособности межвидовых гибридов при разведении их «в себе», имеющее место даже в тех случаях, когда в первом поколении наблюдаются гетерозисные явления, как например, при гибридизации двух упомянутых видов верблюдов*.

Об этом же говорят и разобранные нами примеры, показывающие что при межвидовой гибридизации часто происходит не только утеря видовых особенностей родителей, но и возврат к признакам далеких предков**.

На основании сказанного можно сделать вывод, что для межвидовых гибридов характерны следующие особенности:

1. Резкое понижение жизнеспособности при размножении «в себе».
2. Быстрая утрата специфических особенностей при скрещивании с исходными формами.
3. Меньшая степень приспособленности к условиям существования по сравнению с исходными формами.
4. Резкое нарушение обмена веществ, который в естественных условиях не может быть слажен на новой основе.

В силу этого межвидовая гибридизация, даже когда она имеет место как закономерное явление, не может играть значительной роли в эволюционном процессе позвоночных животных***.

С другой стороны, приведенные наблюдения в полном согласии с материалом предыдущих глав, показывают, что отличия видов имеют в своей основе более серьезные различия в специфике обмена веществ, чем различия наиболее резко выраженных подвидов.

Это говорит о том, что виды и подвиды как определенные систематические категории отличаются по существу. Их отличия не определяются тем, есть или нет между данными формами хиатус и затрагивают ли они такие особенности животных, которые делают скрещивание невозможным.

В самой грубой форме эта мысль может быть сформулирована следующим образом: виды не потому виды, что они генетически изолированы, а потому, что они приобретают такие свойства, которые ведут к их генетической изоляции, наследственной несовместимости. Генетическая изоляция не является первопричиной образования вида, она — его следствие.

Обе эти характерные особенности вида являются следствием более

---

* Следует особо подчеркнуть, что падение жизнеспособности или ограниченная плодовитость в той или иной форме дает себя знать и при гибридизации очень близких видов. Так, например, гибридные самки лисиц Vulpes vulpes × Vulpes fulva в отдельных случаях не в состоянии вынести потомство (B. Gudmundson, 1945).

** То, что проявление атавизма связано с резкими нарушениями в обмене веществ, находит себе доказательство и в том, что атавизм как закономерное явление имеет место, с одной стороны, у ряда видов животных среди наиболее старых особей (Б. М. Житков, 1922; С. И. Огнев, 1945; Ч. Дарвин, 1941), а с другой,— при регенерации поврежденных органов (М. А. Воронцова, 1953 и др.).

*** Есть основания полагать, что у растений межвидовая гибридизация в формировании новых видов играет более существенную роль. И. В. Мичурин замечает: «Что же касается появления новых видов растений, то, **хотя и довольно редко** (Подчеркнуто нами,— С. Ш.), они получаются при межродовой, а иногда и при межвидовой гибридизации» (Соч., т. 1, 629, 1948). Отдельные указания о гибридном происхождении некоторых видов позвоночных имеются. Так, П. Г. Борисов (1928) одну из форм осетровых р. Лены считает самостоятельным видом, возникшим в результате гибридизации осетра со стерлядью. Гжиги (Ghigi, 1931) высказывает предположение, что суматранский вид диких кур (Lophura sumatrana) произошел от скрещивания Lophura rufa и L. nobilis.

глубокой его характеристики — специфичности обмена веществ, как специфичной формы связи организма со средой. Частично это положение иллюстрируется материалом настоящей главы, частично будет разобрано ниже.

ГЛАВА VII

О НЕКОТОРЫХ ОБЩИХ ОТЛИЧИЯХ В ХАРАКТЕРЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЙ ВИДОВ И ВНУТРИВИДОВЫХ ГРУПП К УСЛОВИЯМ ПОДДЕРЖАНИЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА

Изменение условий существования или образа жизни, связанные с изменениями условий поддержания энергетического баланса, вызывают ряд существенных изменений в интерьерных особенностях животных. Изучая эти особенности, удается обнаружить отчетливые различия в проявлении указанной закономерности у особей, популяций и подвидов одного вида, с одной стороны, и у различных видов — с другой. Однако для того, чтобы оценить значение изучения интерьерных признаков животных для решения общебиологических вопросов, необходимо составить себе точное представление о диапазоне их индивидуальной изменчивости.

1. ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИНТЕРЬЕРНЫХ ПРИЗНАКОВ ПОЗВОНОЧНЫХ

Не зная степени индивидуальной изменчивости изучаемого признака в данной популяции, невозможно с уверенностью говорить о различиях представителей различных популяций и различных видов. Поэтому рассмотрение размаха личной изменчивости должно предшествовать анализу отличий видов, разновидностей и популяций. Только в этом случае мы можем быть уверены, что наблюдаемые отличия различных форм реальны.

Проведение этой работы необходимо не только для правильного анализа собственных данных, но и для критической оценки ряда литературных материалов. Полное отсутствие сведений, характеризующих диапазон изменчивости интерьерных особенностей животных, заставляет нас осветить его с некоторой подробностью.

В качестве меры изменчивости обычно пользуются так называемой сигмой σ — средним квадратическим отклонением, являющимся объективным показателем изменчивости. Однако пользование им во многих случаях невозможно, так как сигма прямо пропорциональна абсолютному значению признака, почему и может быть применена по отношению к животным одинаковых размеров и для сравнения изменчивости одних и тех же признаков. Поэтому мы предпочитаем пользоваться другим показателем — коэффициентом вариации (процентное отношение среднего квадратического отклонения к средней величине $\frac{\sigma 100\%}{M}$). Пользование коэффициентом вариации (C) дает возможность сравнивать изменчивость различных признаков у различных животных.

Первым вопросом, на котором нам надлежит остановиться, является вопрос о соизмеримости изменчивости наших показателей с изменчи-

Таблица 6

Коэффициент вариации некоторых интерьерных признаков наземных позвоночных (по материалам автора; для биометрической обработки использованы только взрослые самцы, добытые в одном районе)

Вид	Относительный вес сердца	Относительный вес печени	Относительный вес поджелудочной железы	Длина кишечника (в % к длине тела)	Количество эритроцитов
Земноводные					
Rana ridibunda	3,2	14,9	—	4,9	—
Rana terrestris	17,5	22,0	—	15,1	—
Bufo viridis	27,2	30,0	—	23,3	—
Пресмыкающиеся					
Lacerta agilis	23,0	25,4	—	35,4	24,0
Emys orbicularis	17,3	20,2	31,0	—	—
Птицы					
Fulica atra	26,8	32,6	—	26,8	—
Philomachus pugnax	11,6	21,8	—	—	42,0
Tringa stagnatilis	23,4	32,6	—	4,2	—
Vanellus vanellus	—	—	—	—	14,1
Calidris minutus	11,3	—	—	22,6	—
Phalaropus lobatus	11,3	20,8	35,4	11,1	—
Chlidonias nigra	7,4	11,0	26,0	10,6	—
Ch. leucoptera	8,3	9,0	—	6,6	—
Larus ridibundus	—	—	—	—	22,0
Podiceps nigricollis	19,0	10,6	—	8,2	17,0
Chloris chloris	5,5	11,2	—	19,4	—
Acanthis flavirostris	8,1	16,6	29,0	14,0	14,7
Erythrina erythrina	2,5	3,4	—	7,1	—
Emberiza schoeniclus	8,1	5,9	—	10,6	—
Melanocorypha leucoptera	10,2	12,6	—	9,7	14,5
M. yeltoniensis	16,7	18,7	—	9,5	—
Calandrella cinerea	6,7	17,2	23,2	6,0	11,9
C. pispoletta	11,5	19,3	36,6	11,6	—
Alauda arvensis	13,0	11,8	25,0	10,4	9,7
Motacilla alba	16,8	22,4	—	11,7	8,4
M. alba	—	—	—	—	18,4
Anthus trivialis	10,2	13,8	—	—	14,9
Parus cyanus	5,6	17,9	—	13,4	—
P. atricapillus	6,9	13,6	—	15,4	—
Saxicola torquata	9,3	22,6	—	14,6	—
S. rubetra	1,6	11,6	—	8,2	—
Oenanthe oenanthe	—	—	—	—	13,8
Luscinia svecica	12,7	—	37,0	8,1	—
Riparia riparia	16,2	19,5	20,6	11,1	—
Cerchnelis tinnunculus	—	—	—	—	10,6
Млекопитающие					
Citellus pygmaeus	6,7	21,4	46,8	22,6	—
Ondatra zibethica	11,0	19,9	—	—	20,6

востью тех признаков, с которыми обычно работают систематики. Приведем несколько примеров, показывающих порядок величины коэффициента вариации для некоторых из них.

В. И. Цалкин (1947) приводит ряд *«С»* абсолютных размеров черепов взрослых особей кабарги. Из приводимой им таблицы видно, что *«С»* для различных краниологических признаков весьма различны: от 1,4% (кондилобазальная длина черепа алтайской кабарги) до 32,7% (длина свободного отростка носовых костей верхоянской кабарги). Аналогичные данные получены В. Н. Павлининым (1948) для уральского крота. Для таких признаков, как основная длина черепа, длина верхнего зубного ряда, наименьшая ширина между орбитами, высота черепа в области bullae osseae, длина задней ступни и т. д. коэффициент вариации колеблется от 1,8 до 3,4%. Линейные размеры у птиц редко имеют *«С»* больше 10%, в большинстве же случаев значительно меньше. По Лэку (1949) *«С»* длины крыла колеблется в пределах 1,1—2,4%; длины клюва от 4,0 до 7,7%. Кларк (F. Clark, 1941) на Peromyscus показал, что изменчивость различных органов различна: *«С»* длины хвоста равен 6,66±0,27; длины тела — 4,52±0,21; длины бедра — 4,08±0,12; задней ступни — 3,06±0,06; нижней челюсти — 2,67±0,09; ширины черепа — 2,31±0,09%. Данные, подобные приведенным, имеются и для других признаков различных видов, но и этих достаточно, чтобы составить себе представление о размахе изменчивости важнейших систематических признаков у позвоночных животных.

Характеристика индивидуальной изменчивости интерьерных показателей приведена в табл. 6.

Анализ этой таблицы дает основание для следующего вывода.

Коэффициент вариации изученных нами интерьерных признаков несколько превышает коэффициент вариации признаков, которая обычно используются в систематике. Однако для ряда изученных нами признаков (например, индекса сердца) это превышение не существенно, для других — более значительно. В целом приведенный материал показывает, что распространенное мнение об исключительной изменчивости интерьерных признаков не имеет под собой никаких фактических оснований. Это оправдывает нашу попытку привлечь результаты изучения интерьерных признаков позвоночных к анализу эволюционных процессов.

2. О СВЯЗИ ИНТЕРЬЕРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЖИВОТНЫХ С ОБЩИМИ РАЗМЕРАМИ ТЕЛА

Уже давно было отмечено, что развитие некоторых важных внутренних признаков животных стоит в определенной (обратной) зависимости к общим размерам их тела.

Наши исследования в общем подтвердили это положение. Было найдено, что виды, отличающиеся относительно мелкими размерами, обладают обычно относительно большим весом ряда внутренних органов (сердце, печень, поджелудочная железа, почки, мозг), большей концентрацией красной крови и более активными пищеварительными ферментами по сравнению с видами более крупными. Как уже указывалось, это положение неоднократно подчеркивалось как в нашей, так и в зарубежной литературе и подкреплялось достаточным количеством разнообразных примеров (С. Н. Боголюбский, 1939а, б, 1941; Х. С. Коштоянц, 1940; С. С. Шварц, 1949, 1954; R. Hesse, 1921; F. Groebbels, 1932; B. Rensch, 1943). Поэтому мы считаем себя вправе остановиться здесь на другой стороне вопроса.

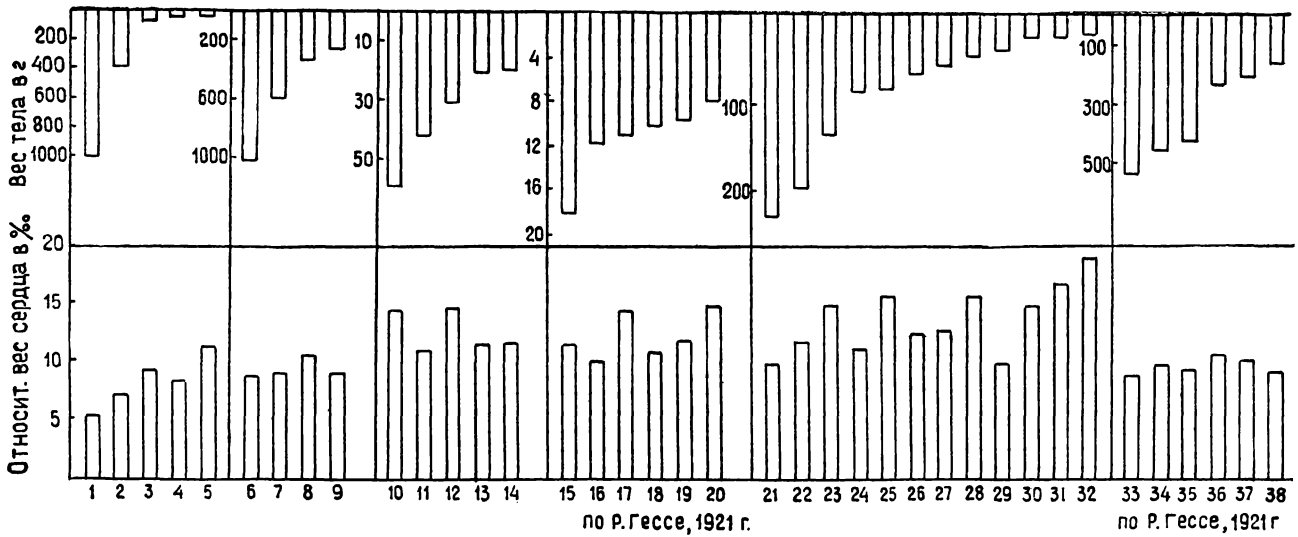

Рис. 1. Относительный вес сердца птиц различных видов.

1 — Fulica atra; 2 — Gallinula chloropus; 3 — Rallus aquaticus; 4 — Porzana porzana; 5 — P. pusilla; 6 — Podiceps cristatus; 7 — P. griseigena; 8 — P. auritus; 9 — P. nigricollis; 10 — Melanocorypha yeltoniensis; 11 — M. leucoptera; 12 — Alauda arvensis; 13 — Calandrella cinerea; 14 — C. pispoletta; 15 — Parus major; 16 — P. coeruleus; 17 — P. palustris; 18 — Lanius cristatus; 19 — Parus ater; 20 — Aegithalus caudatus; 21 — Limosa limosa; 22 — Vanellus vanellus; 23 — Tringa nebularia; 24 — Capella galinago; 25 — Glareola nordmanni; 26 — Charadrius asiaticus; 27 — Tringa stagnatilis; 28 — Calidris alpina; 29 — Actitis hypoleucos; 30 — Charadrius dubius; 31 — Phalaropus lobatus; 32 — Calidris minutus; 33 — Corvus cornix; 34 — C. frugilegus; 35 — C. corone; 36 — C. monedula; 37 — Pica pica; 38 — Garullus glandarius.

Биологический смысл указанной зависимости трактуется обычно следующим образом. Различие в размерах, следствием которого является различие в соотношении массы тела и его поверхности (поверхности отдачи тепла) приводят к тому, что для поддержания своего энергетического баланса мелкие животные «должны» обладать (при прочих равных условиях) более интенсивным обменом веществ, чем животные крупные и, соответственно с этим, иметь более высокие интерьерные показатели.

Эта закономерность была сформулирована Гессе (R. Hesse, 1921) под названием «правило рядов».

Приведенные диаграммы (рис. 1—3), составленные на основании оригинального материала, показывают, что исключения из «правила рядов»

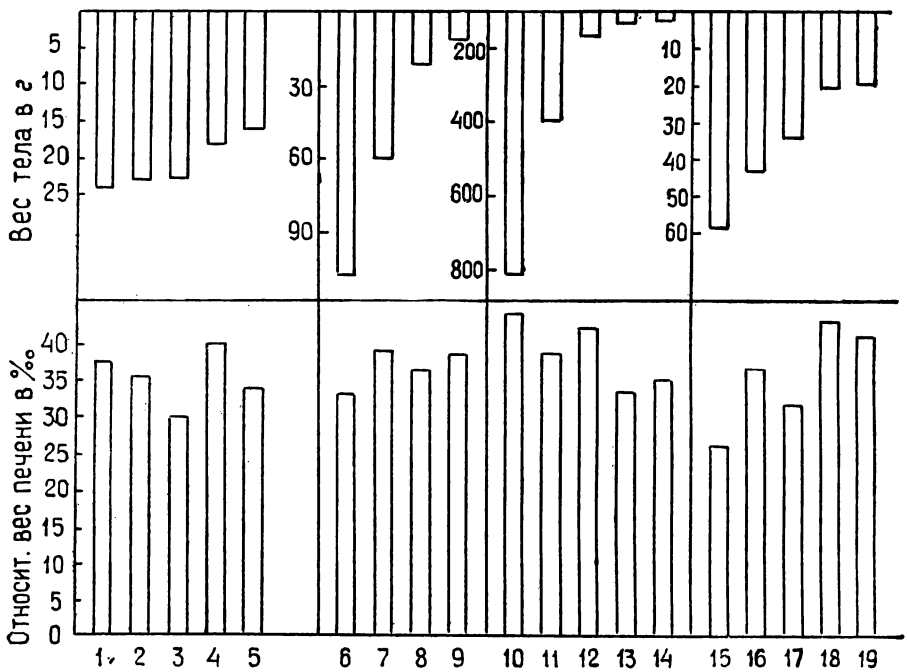

Рис. 2. Относительный вес печени животных различных видов.

1 — Motacilla alba; 2 — Anthus trivialis; 3 — A.campestris; 4 — Motacilla citreola; 5 — M. flava; 6 — Turdus pilaris; 7 — T musicus; 8 — Oenanthe oenanthe; 9 — Saxicola torquata; 10 — Fulica atra; 11 — Gallinula chloropus; 12 — Rallus aquaticus; 13 — Porzana porzana; 14 — P pusilla; 15 — Melanocorypha yeltoniensis; 16 — M.leucoptera; 17 — Alauda arvensis; 18 — Calandrella cinerea; 19 — C.pispoletta.

встречаются часто и зачастую выражены весьма отчетливо. В них, в этих исключениях, отражается биологическая специфика отдельных видов. При этом особенно важно, что в весьма многих случаях указанные «исключения» никак не могут быть объяснены различиями в экологии, в образе жизни сравниваемых видов. Для того, чтобы убедиться в этом, достаточно сравнить величину среднего индекса у Anthus trivialis и A. campestris, Melanocorypha и Calandrella. Нам кажется, что самый подробный экологический анализ не в состоянии объяснить нам, почему, например, кулик-перевозчик (Actitis hypoleucos) имеет (по сравнению с другими куликами) непропорционально малый вес сердца, или, почему

мы не выявляем зависимости развития внутренних признаков различных видов жаворонков от их размеров тела.

Подобных примеров можно было бы привести много. Возможно, что часть из них станет экологически понятной по мере того, как будут нака-

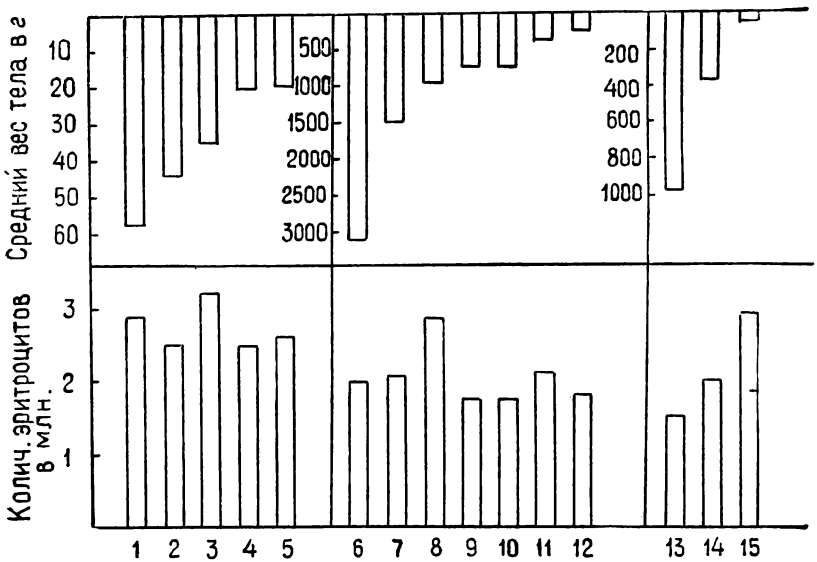

Рис. 3. Количество эритроцитов у различных видов птиц.

1 — Melanocorypha yeltoniensis; 2 — M. leucoptera; 3 — Alauda arvensis; 4 — Calandrella pispoletta; 5 — C. cinerea; 6 — Aquila nipalensis; 7 — Buteo ferox; 8 — Milvus korschun; 9 — Buteo buteo; 10 — Circus aeruginosus; 11 — C. macrourus; 12 — Accipiter nisus; 13 — Fulica atra; 14 — Gallinula chloropus; 15 — Porzana pusilla.

пливаться наши знания об образе жизни отдельных видов. Другая же часть так и останется «исключениями из правил».

Было время, когда **подчеркивание** зависимости конституции животного от его общих размеров соответствовало интересам науки, ибо заостря-

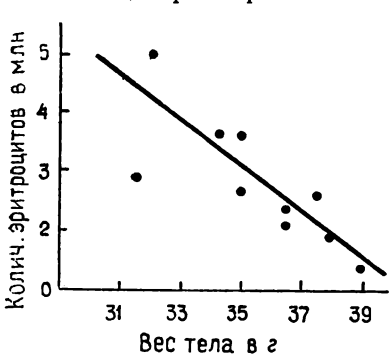

Рис. 4. Количество эритроцитов *Alauda arvensis.*

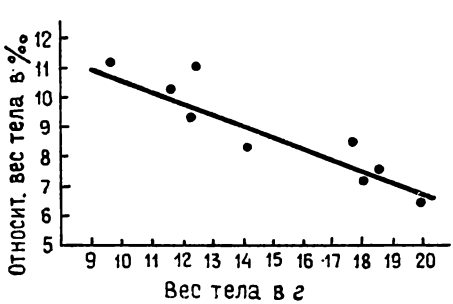

Рис. 5. Относительный вес сердца *Clethrionomys rutilus.*

ло внимание исследователей на важном биологическом явлении — связи внутренней организации животного с условиями поддержания его энергетического баланса. Сейчас, однако, представляется весьма важным про-

явить особый интерес и к «исключениям» из правил. Значение этих исключений делается особенно ясным после анализа зависимости интерьерных особенностей животного от размеров тела внутри одного вида.

В литературе поставленный нами вопрос еще не нашел должного освещения, поэтому здесь мы основываемся лишь на собственных данных. Они показывают, что зависимость развития внутренних признаков животного одного вида (взятых из одной популяции) от их размеров существует и, главное, что выражены они исключительно четко, значительно более четко, чем при сравнении различных видов. В качестве иллюстрации мы приводим диаграммы рассеивания (рис. 4—8) для 5 видов. В целях экономии места, для других видов мы приводим сводные

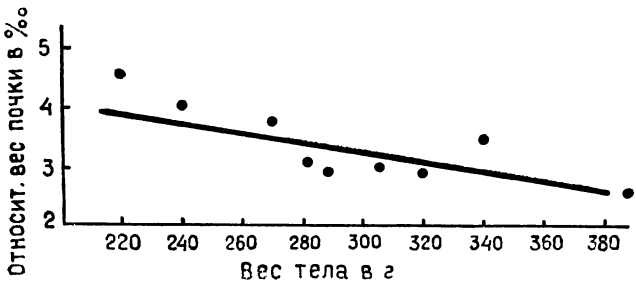

Рис. 6. Относительный вес почки *Citellus pygmaeus*.

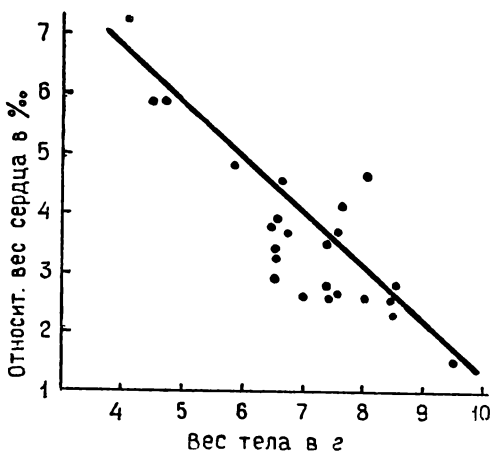

Рис. 7. Зависимость относительного веса сердца *Sorex araneus* от размеров тела.

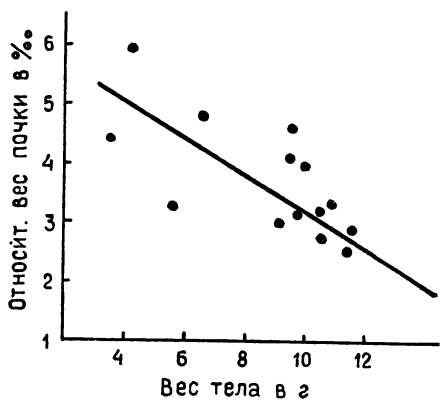

Рис. 8. Относительный вес почки *Lacerta agilis*.

диаграммы, составленные на основании таких же скеттр-диаграмм (рис. 9—11).

Для сравнения нами подбирались особи примерно равной упитанности и одного возраста (взрослые) за исключением, понятно, пойкилотермных, у которых животные, отличающиеся по размерам, отличаются и по возрасту. Лишь учитывая это условие, мы считаем себя вправе придать значение тому, что зависимость развития интерьерных показателей от общих размеров животного выражена значительно более отчетливо внутри вида, чем при сравнении различных видов.

Все это происходит несмотря на то, что различия в размерах различных видов всегда несравненно более значительны, чем различия особей.

Следовательно, уже на примере зависимости развития отдельных органов от общих размеров животного проявляется отчетливое различие в реакции на изменения в условиях поддержания энергетического баланса особей одного вида и различных видов.

Этот вывод, как будет видно из дальнейшего, хорошо согласуется с рядом других наблюдений.

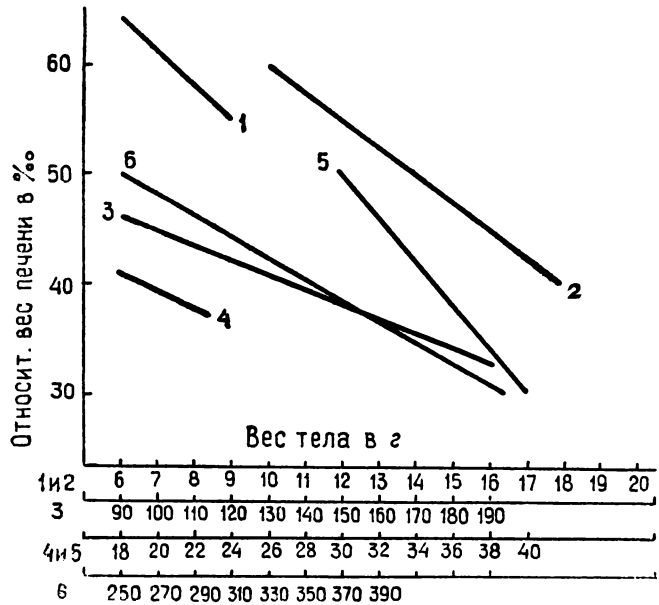

Рис. 9. Зависимость относительного веса печени от общих размеров животного.
1 — Sorex araneus; 2 — Lacerta agilis; 3 — Philomachus pugnax; 4 — Anthus trivialis; 5 — Alauda arvensis; 6 — Citellus pygmaeus.

3. О ЗАВИСИМОСТИ ИНТЕРЬЕРНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ ЖИВОТНЫХ ОТ ИХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ

Рассмотрим теперь как изменяются внутренние признаки животных в зависимости от их активности и климатических условий местообитания. Постараемся и в этом случае наметить те различия, которые существуют между особями, популяциями и подвидами одного вида и у различных видов.

Начнем с первого вопроса. Хорошо известна связь размеров сердца с активностью. Эта связь доказывается хотя бы уже тем, что у лиц, занимающихся теми видами спорта, которые требуют большого физического напряжения, сердечный индекс резко повышен.

Аналогичные наблюдения имеются в отношении различных видов — более активные, подвижные животные, способные к длительному мышечному напряжению, имеют больший относительный вес сердца. Из добытых нами фактов ограничимся приведением лишь некоторых, обладающих, по нашему мнению, особой демонстративностью. Сердечный индекс тушканчика (Allactaga jaculus) равен 10‰, что значительно превышает соответствующие показатели других (в том числе и более мелких) видов грызунов и находит себе объяснение в способе передвижения этого вида

Таблица 7

Характеристика амфибий по комплексу показателей (самцы). Южное Зауралье

Вид	Относительный вес сердца, ‰	Относительный вес печени, ‰	Относительный вес поджелудочной железы, ‰	Относительный вес почки, ‰
Rana ridibunda	3,5±0,1	28,1±0,8	1,8±0,1	2,20±0,11
Rana terrestris	5,5±0,2	33,7±1,7	2,5±0,13	3,2±0,15
Bufo viridis	9,9±0,96	40,0±1,0	1,5±0,1	6,1(4,6—8,0)
Pelobates fuscus	—	42,0±2,1	—	—

Вид	Относительная длина кишечника, % к длине тела	Количество гемоглобина (по Сали)	Количество эритроцитов, *тыс/мм*^{3}
Rana ridibunda	256±2,8	53,5±5,3	350 (170—590)
Rana terrestris	140±5,5	47,4 (40—54)	400±31
Bufo viridis	222 174—272)	81,0±6,8	790±29,4
Pelobates fuscus	178±6,9	—	725,3±44,0

(прыжки). Еще более показательно в этом отношении развитие интерьера трех видов земноводных, резко отличающихся по степени энергетических затрат. Наивысшими индексами обладает Bufo viridis (табл. 7)

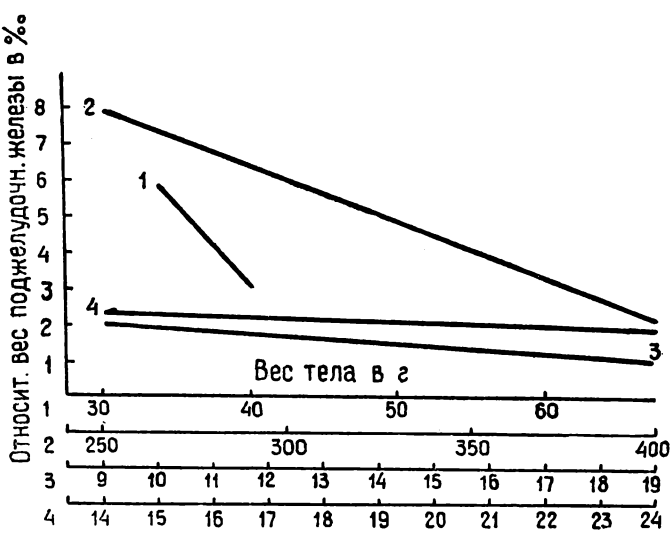

Рис. 10. Зависимость относительного веса поджелудочной железы от общих размеров животного.
1 — Alauda arvensis; 2 — Citellus pygmaeus; 3 — Lacerta agilis; 4 — Rana terrestris.

наиболее сухопутный вид из земноводных, совершающая относительно далекие переходы по суше, а наименьшими — озерная лягушка (Rana ridibunda), ведущая малоподвижный, водный образ жизни. Остромордая лягушка (Rana terrestris), как и следовало ожидать, занимает промежу-

точное положение. Более отчетливой зависимости интерьерных показателей от образа жизни сравниваемых видов трудно себе представить. Мы не ставим себе целью умножать подобные примеры, они в настоящее время хорошо известны и вошли в учебники и руководства (Г. П. Дементьев, 1940; Л. М. Шульпин, 1940; H. Loewy, 1932 и др.).

Сравнение же упомянутых трех видов земноводных мы считали необходимым привести лишь для иллюстрации зависимости от экологии вида не только относительных размеров сердца, что хорошо известно, но и ряда других признаков, причем и у пойкилотермных. Другими слова-

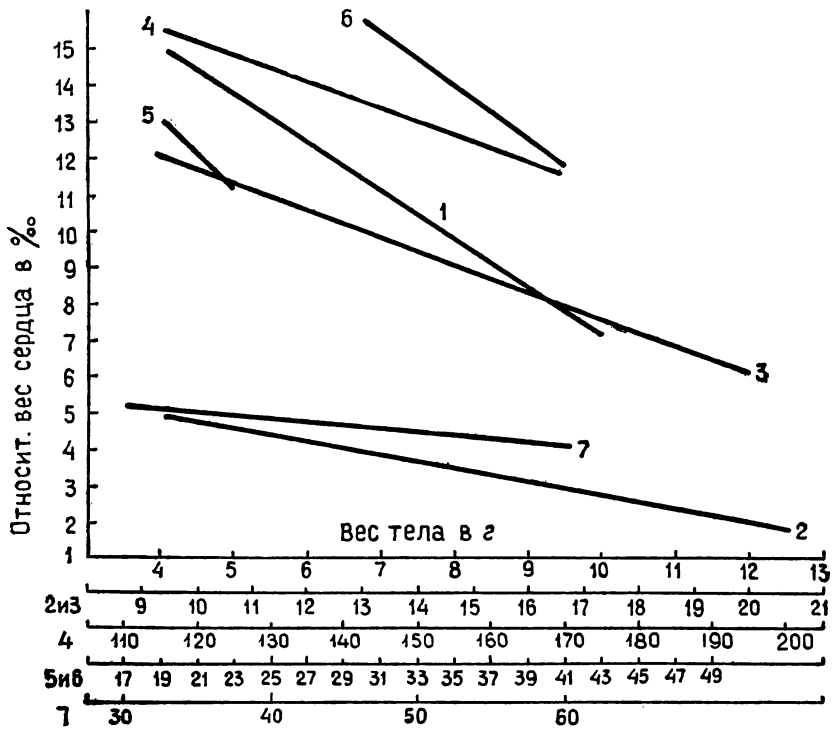

Рис. 11. Зависимость относительного веса сердца от общих размеров животного.

1 — Sorex araneus; 2 — Lacerta agilis; 3 — Clethrionomys rutilus; 4 — Philomachus pugnax; 5 — Calandrella pispoletta; 6 — Alauda arvensis; 7 — Microtus oeconomus.

ми — весь комплекс внутренних признаков животного находится в зависимости от экологии вида.

Следовательно, при поверхностном изучении вопроса кажется, что в реакции на повышение физической нагрузки нет существенного различия между особями и группами особей одного вида и различными видами. Так ли это?

Экспериментально доказано, что тяжелые физические упражнения щенят приводят к резкому увеличению веса их сердца. Было показано, что у таких собак индекс сердца равен 10—10,8‰, а у контрольных (того же помета) — 5,5—6,0‰. Превышение сердечного индекса подопытных собак по сравнению с контрольными равно, следовательно, около 45%. О том же, по существу, говорит и сравнение отдельных пород лошадей. По данным С. Н. Боголюбского (1936), тяжеловозы имеют сердечный индекс, равный 5,8‰, рысаки — 10‰.

С этими данными вполне согласуются результаты исследований и ряда других авторов, показавших, что у беспородных лошадей индекс сердца колеблется около 6‰, а у кавалерийских — превышает 10‰. Эти цифры указывают на порядок величины интересующих нас различий.

Исходя из них, мы должны были бы ожидать, что виды, образ жизни которых связан с большими затратами энергии (быстрый продолжительный бег, передвижение прыжками, быстрый активный полет и т. д.), будут обладать исключительно высокими интерьерными показателями и, в частности, очень большим сердечным индексом. В действительности имеет место несколько иное. Приведем несколько цифр. Сердечный индекс наиболее быстро бегающих млекопитающих равен: косуля (Capreolus capreolus) — 9,0‰; антилопа гну (Connochaetus gnu) — 6,3‰; сайга (Saiga tatarica) — 9,7‰; лошадь Пржевальского (Equus przewalskii) — 5,6‰; северный олень (Rangifer tarandus) — 8,5‰ и т. д. Как видим, ни у одного из этих видов сердечный индекс не достигает значения, характерного для кавалерийских лошадей. Если учесть их меньшие размеры, то превышение размеров сердца лошадей по сравнению с дикими видами копытных, мы вынуждены будем считать весьма значительным. При этом следует учитывать, что даже быстроаллюрные породы лошадей не способны в течение длительного времени поддерживать скорость бега на уровне, характерном для многих диких видов копытных, в том числе и их близкого родича — кулана (Equus hemionus). Это различие увеличивается, если вычислять скорость не в обычных величинах (*м/сек*), а по отношению к весу тела, выраженному в линейных величинах (кубический корень из веса тела). В этом случае окажется, что мелкие виды антилоп (сайга, дзерен и др.) передвигаются в 3—4 раза быстрее, чем кавалерийская лошадь.

Сердечный индекс домашнего крупного рогатого скота равен около 4‰, а у бизона (Bison americanus) — животного несравненно более подвижного и совершающего в естественном состоянии далекие миграции — 5,5‰. И в этом случае мы могли бы ожидать более значительного различия.

Еще более интересные примеры дают в этом отношении птицы. По нашим данным, на Урале мелкие виды соколов имеют сердечный индекс 10—11‰, в то время как у луней и сарычей он колеблется около 7,5—8,0‰. Разница есть, но она неизмеримо меньше той, которую мы могли бы ожидать на основании наших знаний о зависимости этого показателя от размеров и активности животного в пределах вида. Особо поучителен в разбираемом отношении пример сокола-чеглока (Falco subbuteo). Этот — один из самых мелких и быстрых соколов — имеет сердечный индекс только 10,7‰ [по данным Гессе (R. Hesse, 1921) — 11,03‰].

Весьма существенно, что в то время как у «тренированных» особей число эритроцитов всегда больше, чем у «контрольных», в отношении отдельных видов это отнюдь не является правилом. Лучшим примером являются опять же сокола. По нашим данным, количество эритроцитов и гемоглобина у соколиных не выше, чем у ястребиных, что явно не увязывается с экологическими особенностями этих групп (табл. 8).

Оценивая приведенные здесь данные, необходимо отметить, что у видов или групп (например, Falconidae) повышенная активность, безусловно, связанная с повышенным обменом веществ, редко сопровождается большим увеличением интерьерных показателей, которое столь характерно для отдельных особей или популяций внутри определенного вида, в то время как, исходя из чисто энергетических представлений, мы должны

Таблица 8

Гематологические показатели некоторых видов хищных птиц (материал автора)

Вид	Количество эритроцитов, *тыс/мм³* крови	Количество гемоглобина (по Сали)
Buteo buteo	2040	90
Accipiter nisus	1740	69
Milvus korschun	2740	76
Circus aeruginosus . .	1770	60
Circus macrourus	2080	73
Cerchneis tinnunculus .	1650	61
Aesolon columbarius . .	2020	63
Falco subbuteo	1800	72

Примечание. Всюду даны средние величины.

были бы ожидать обратного: отличие особей одного вида по степени энергетических затрат редко бывает столь велико, как отличие различных видов.

В полном согласии с только что изложенным, можно констатировать, что и в реакции на климатические условия местообитания наблюдается отчетливое различие у популяций и видов.

Обитание в горах связано с повышением сердечного индекса (табл. 9). Однако при рассмотрении отдельных популяций внутри вида эти различия выражены более резко, чем при сравнении различных видов. По существу о том же говорит и материал работы А. А. Машковцева (1935). В горной Абхазии наибольшим относительным весом сердца обладают не типичные горные виды (Chionomys nivalis, Chionomys roberti, Pitymys majori, Talpa coeca), а горные популяции широко распространенных видов (Apodemus sylvaticus, Glis glis и др.). Анализ нашего материала по птицам Урала говорит о том же. На Южном Урале наибольшим сердечным индексом обладает широко распространенный вид—Motacilla alba (18,9‰); у родственного вида Motacilla cinerea, который со значительно большим правом может быть назван горным, сердечный индекс ниже.

Хорошо известно, что у горных пород крупного рогатого скота относительный вес сердца значительно выше, чем у долинных, в то время как у горного вида — яка (Phoephagus grunniens) он равен всего лишь — 4,9‰ (меньше, чем у бизона).

Ренш (J. и B. Rensch, 1956) приводят данные, которые показывают, что индекс сердца тропических видов мелких воробьиных птиц существенно не отличается от этого показателя видов того же рода из зоны умеренного климата*. Индекс сердца Sitta frontalii равен 15,4‰ (больше, чем у Sitta europaea); Anthus rufulus — 20,8‰ (больше, чем у коньков умеренной зоны); Motacilla maoleraspatensis —13,7‰ (против 14,4‰ у M. alba dukhunensis из Германии; следует учитывать, что первый вид значительно крупнее).

Проведенное в нашей лаборатории Л. Н. Добринским изучение интерьерных особенностей птиц Крайнего Севера показало, что у большого числа видов субарктические популяции обладают значительно более

* Сам автор этого вывода не делает, но он вытекает из приводимого им материала.

Зависимость сердечного индекса
(сравниваются только

Виды из района с умеренным климатом	Относительный вес сердца, ‰	Виды из районов с более суровым климатом (горы, север, Приполярье)	Относительный вес сердца, ‰	Превышение сердечного индекса вторых, %
Ушастая сова (Asio otus) (Южное Зауралье)	8,15	Ястребиная сова ** (Asio accipitrinus) (Европейская тундра)	9,84	20,0
Канюк обыкновенный (Buteo buteo) (Германия)	7,1	Мохноногий канюк (Archibuteo lagopus) (на пролете)	8,35	19,0
Сойка (Garullus glandarius) (Зауралье)	9,55	Кукша (Cractes infaustes) (Урал)	9,1	Нет
Белая трясогузка (Motacilla alba)	14,9	Горная трясогузка (Motacilla cinerea)	14,6	Нет
Полевка-экономка (Microtus oeconomus) (Зауралье)	4,7	Малоазийская горная полевка (Microtus roberti) (Абхазия)	4,7	Нет
Полевка-экономка (Microtus oeconomus) (Зауралье)	4,7	Прометеева полевка * (Prometheomys schaposchnikovi) (Абхазия)	4,0	18
Серая полевка (Microtus arvalis) (Зауралье)	6,0	Малоазийская* кустарниковая полевка (Microtus majori) (Абхазия)	7,5	25
Крот ** (Talpa europaea) (Германия)	5,88	Слепой крот ** (Talpa coeca) (Абхазия)	7,0	20,0

Примечание. Виды, помеченные одной звездочкой — по материалам А. А. Маш остальное по материалам автора.

Таблица 9

от климатических условий местообитания взрослые самцы)

Популяция из районов с умеренным климатом	Относительный вес сердца, ‰	Популяция из горных или северных районов	Относительный вес сердца, ‰	Превышение сердечного индекса вторых, %
Ушастая сова (Asio otus) (Южное Зауралье)	8,15	(Средний Урал)	9,8	20,0
Канюк обыкновенный (Buteo buteo) (Зауралье)	7,25	(Южный Урал, горы)	11,0	52,0
Домашний воробей ** (Passer domesticus) (Германия)	13,1	(Ленинград)	15,71	19,9
Белая трясогузка (Motacilla alba) (Южное Зауралье)	14,9	(Южный Урал)	18,9	27,0
Лесной конек (Anthus trivialis) (Южное Зауралье)	14,0	(Южный Урал)	16,1	14,0
Соня полчок ** (Glis glis) (Германия)	5,6	(Абхазия)	8,3	48,0
Заяц-русак ** (Lepus europaeus) (Абиссиния)	6,9	(Германия)	8,9	29,0
Красная полевка (Clethrionomys rutilus) (Южное Зауралье)	6,7	(Средний Урал)	9,5	45,0
Лесная мышь (Apodemus sylvaticus) (Германия)	7,04	(Абхазия)	8,3	19,0
Мышь-малютка (Micromys minutus) (Южное Зауралье)	10,8	(Средний Урал)	17,6	63,0
Крот ** (Talpa europaea) (Германия)	5,88	(Средний Урал)	8,6	52,0

ковцева (1935); двумя звездочками — по Р. Гессе (R. Hesse, 1921);

Таблица 10

Индекс сердца степных и субарктических популяций широко распространенных видов птиц

Вид	Лесостепь (материалы автора)		Заполярье (материалы Л. Н. Добринского)		Превышение индекса сердца птиц субарктических популяций, %
	n	M (в ‰ к весу тела)	n	M (в ‰ к весу тела)	
Anas penelope . . .	8	5,8	8	12,0	+106
A. crecca	15	7,6	7	14,2	+86
A. querquedula . . .	1	9,4	1	19,0	+102
A. platyrchyncha . .	2	8,3	2	14,0	+69
Actitis hypoleucos .	5	9,7	2	13,6	+40,3
Capella gallinago . .	2	16,1	3	12,8	—20,3
Larus canus	14	8,9	1	9,8	+10,2
L. ridibundus	15	8,5	1	9,8	+12,2
Astur gentilis . . .	1	9,7	1	14,3	+47,8
Pica pica	16	8,0	10	13,5	+68,9
Corvus corone . . .	12	5,8	14	10,4	+79,2
Motacilla alba . . .	42	14,9	16	15,5	+4,0
Motacilla citreola . .	11	14,5	15	15,6	+7,6
Motacilla flava . . .	13	17,3	31	14,7	—15
Luscinia svecica . . .	34	12,6	16	15,5	+23
Oenanthe oenanthe .	5	11,5	7	14,9	+30

крупным сердцем, чем популяции тех же видов из лесостепных районов, которые были обследованы нами. Масштабы этих отличий очень значительны (табл. 10). Однако у типичных субарктических видов индекс сердца не превышает или превышает очень незначительно индекс сердца родственных форм южного происхождения. Так например, индекс сердца Eremophila alpestris равен 15,4‰ (у Alauda arvensis — 14,95‰), Anthus cervina — 17,5‰ (у A. campestris — 17,9‰). Индекс сердца Lagopus lagopus равен — 12,4±0,43‰, что значительно уступает ин-

Таблица 11

Сравнение относительной длины кишечника и относительного веса печени горных и равнинных популяций птиц (для сравнения используются только взрослые самцы)

Относительный вес печени, ‰ к весу тела			Относительная длина кишечника $\left(\frac{\text{длина кишечника}}{\sqrt[3]{\text{веса тела}}}\right)$, %		
Вид	Равнинное Зауралье	Горный Урал	Вид	Равнинное Зауралье	Горный Урал
Actitis hypoleucos .	40,0 (34,0—47,0)	45,3±1,2	Actitis hypoleucos	8,60	13,5
			Pica pica . .	7,55	9,15
Erythrina erythrina .	29,0	32,5±5,4	Motacilla alba . .	5,7±0,15	5,9±0,21
Fringilla coelebs . .	30,0	36,0±3,1	Anthus trivialis .	5,75±0,17	6,20±2,7
Motacilla alba . . .	37,4±2,1	40,0±3,5	Acrocephalus dumetorum	6,15	6,50
Anthus trivialis . .	35,6±0,9	37,8±1,8			
Sylvia communis .	34,5	39,0			

дексу сердца тетерева на крайнем северном пределе его распространения (15,5‰, данные Л. Н. Добринского).

Как видно, аналогия с тем, что мы констатировали в отношении зависимости комплекции животных от их размеров и активности — полная. Это справедливо не только в отношении индекса сердца, но и в отношении других признаков.

Таблица 12

Относительный вес печени и поджелудочной железы (в ‰) и относительная длина кишечника $\left(\frac{\text{длина кишечника}}{\sqrt[3]{\text{веса тела}}}, \%\right)$ субарктических (Ямал) и лесостепных (Ю. Зауралье) популяций птиц. (Материалы из Заполярья — Л. Н. Добринского (1959), из лесостепи — автора)

Вид	Индекс печени		Индекс поджелудочной железы		Относительная длина кишечника	
	Ямал	Лесостепь	Ямал	Лесостепь	Ямал	Лесостепь
Anas penelope . .	32,8	17,1	7,2	4,5	1550	1440
Anas platyrhynacha	35,0	29,7	—	—	—	—
Anas crecca . . .	—	—	5,1	4,3	1770	1800
Nyroca filigula . .	—	—	7,8	6,5	—	—
Mergellus albellus	—	—	4,0	3,36	—	—
Tringa glareola . .	—	—	—	—	850	740
Asio flammeus . .	—	—	—	—	920	780
Larus ridibundus .	37,2	35,4	7,1	5,6	—	—
Aesalon columbarius	28,0	24,4	—	—	1180	—
Corvus corone . .	40,2	36,2	5,6	5,0	1320	1090
Pica pica	29,3	32,0	—	—	—	—
Motacilla alba . .	42,8	37,4	—	—	580	—
Motacilla citreola .	47,9	39,6	6,4	6,3	—	—
Motacilla flava . .	48,8	33,2	5,6	3,5	—	—
Acrocephalus schoenobaenus . . .	62,2	41,6	—	—	580	550
Turdus pilaris . .	54,1	33,2	—	—	790	790
Turdus musicus .	48,9	38,8	—	—	—	—
Oenanthe oenanthe	48,1	35,8	6,0	49	620	610
Luscinia svecica .	42,8	34,3±0,24	5,8	3,74±0,47	580	670
Riparia riparia . .	54,3	34,3	8,8	6,8	—	—
Accipiter gentilis	28,0	24,4	—	—	—	—

Нами было констатировано, что горные популяции различных видов обладают более крупной печенью и относительно более длинным кишечником (табл. 11).

Специальные исследования, проведенные в нашей лаборатории Л. Н. Добринским, показали, что еще более резкие отличия наблюдаются между лесостепными и субарктическими популяциями птиц (табл. 12).

Здесь следует особо подчеркнуть, что отмеченные нами закономерности внутривидовой изменчивости интерьерных признаков полностью сохраняются и в том случае, когда сравниваемые популяции относятся к различным подвидам.

Для примера сравним сердечный индекс различных видов птиц из Западной Германии (R. Hesse, 1921) и Южного Зауралья (наши данные). Сравниваемые популяции относятся к различным подвидам:

			‰	
Accipiter gentilis				
gallinarum	(Германия)	—	10,4	превышение на 7,3 %
buteoides	(Зауралье)	—	9,7	
Buteo buteo				
zimmermannae	(Германия)	—	7,48	превышение на 15,3 %
vulpinus	(Зауралье)	—	6,5	
Falco columbaris				
christiani-regulus	(Германия)	—	16,5	превышение на 20,4 %
ludovici	(Зауралье)	—	13,7	
Pica pica				
pica	(Германия)	—	10,6	превышение на 32,4 %
bactriana	(Зауралье)	—	8,0	

Как видно из этих цифр, популяции птиц Южного Зауралья с более теплым летним климатом обладают **значительно** меньшим сердечным индексом, чем популяции из Германии. Принадлежность сравниваемых популяций к различным подвидам не отразилась на проявлении рассматриваемой закономерности, в противоположность тому, что имеет место при сравнении различных видов.

Сравнение сердечного индекса германских птиц с птицами, взятыми в горном Урале (суровые климатические условия), как и следовало ожидать, дают обратную картину, в том числе и тогда, когда сравниваемые популяции относятся к различным подвидам. Так, например, Buteo buteo с Южного Урала (B. b. vulpinus) имеет сердечный индекс 11,0‰, из Германии (B. b. buteo) — 7,48‰; превышение почти на 40%.

Вполне аналогичные данные дает сравнение германских и горноуральских популяций черноголовой гаички; для первой (Parus atricapillus rhenanus) характерен сердечный индекс — 11,8‰; для второй (P. a. borealis) — 15,9‰. Превышение почти на 35%. Стоит отметить, что у этих популяций (так же, как и у аналогичных популяций других видов) наблюдаются и другие интерьерные отличия. Так, например, у германских гаичек индекс печени равен 33,9‰, а у уральских —40,1‰; превышение на 18,5%.

Приведенные данные показывают, что типичная картина внутривидовой изменчивости интерьерных признаков не изменяется от того, сравниваем ли мы популяции не обладающие подвидовыми отличиями, или относящиеся к различным подвидам. Этот вывод находит себе подтверждение в сравнении подвидов, консолидацию которых есть основания приписать различиям в климатических особенностях области их распространения, то есть сравнение северных подвидов с южными, горных с равнинными.

Красная полевка — Clethrionomys rutilus uralensis,— населяющая Северный Урал, Гыданский полуостров и низовья Таза, имеет сердечный

индекс 9,5‰ (материал с Северного Урала); у подвида C. rutilus rutilus, распространенного в южных частях Западной Сибири —6,7‰ (материал из Курганской области). У северного подвида превышение на 42%.

Европейский крот (Talpa europaea europaea) характеризуется сердечным индексом 5,82‰ (материал из Германии), уральский (T. e. uralensis) — 8,6‰ (материал из Свердловской области). Превышение почти на 50%. Эта цифра приобретает особый интерес при сопоставлении ее с различиями в величине сердечного индекса европейского крота из Германии и слепого крота из Абхазии (по А. А. Машковцеву, 1935), то есть форм, видовая самостоятельность которых в настоящее время кажется доказанной (I. Ellerman & T. Morrison — Scott, 1951).

Несмотря на то, что в этом случае различия в условиях существования сравниваемых форм не менее значительны, чем в предыдущем примере, кавказский крот имеет сердечный индекс только на 20% больший, чем европейский (7,0‰ против 5,88‰).

Аналогичная закономерность наблюдается и при сравнении подвидов по другим интерьерным показателям. Так, Ренш (I. u B. Rensch, 1956) указывают, что тропические подвиды птиц отличаются от европейских более длинным кишечником. Длина кишечника в процентах по отношению к весу тела, выраженному в линейных величинах, равна у Passer montanus montanus — 682%, P. m. malaccensis — 543%, Parus major major —583%, P. m. cinereus —545%. Согласно данным В. Н. Павлинина, обработанным нами, относительная длина кишечника уральского крота (Talpa europaea uralensis) на 20% превышает длину кишечника европейского подвида (1030% против 808%); относительная длина кишечника северного подвида красной полевки (Clethrionomys rutilus uralensis) больше, чем у более южного (C. r. rutilus) (301% против 296%) и так далее.

Все эти данные показывают, что приспособления подвидов к специфическим условиям поддержания энергетического баланса идут принципиально тем же путем, что и приспособления популяций, не обладающих подвидовыми особенностями и приспособления отдельных особей внутри популяции. Сущность их заключается в изменениях морфо-функционального порядка.

Этот вывод находится в полном соответствии с наблюдениями, полученными на домашних животных: северные и горные породы различных видов обладают повышенными интерьерными показателями. Помимо этого, нельзя не отметить, что у домашних животных значительно меньший сердечный индекс по сравнению с их дикими родичами. Так, сердечный индекс волка превышает сердечный индекс крупных собак примерно на 30%, сердечный индекс кряквы—индекс домашних уток на 40% и т. д.

Таким образом, мы приходим к убеждению, что приспособления к определенным условиям поддержания энергетического баланса у различных внутривидовых групп (от отдельных особей до подвидов) и у видов идут различными путями.

Из анализа нашего материала мы все время исключали относительный вес почек. Делали мы это вполне сознательно, руководствуясь следующими соображениями. В отношении всех разобранных нами ранее показателей можно утверждать, что относительно слабое развитие одного из них может компенсироваться более сильным развитием других. Так, интенсификация кислородного обмена может осуществляться как за счет увеличения систолического объема сердца, так и за счет увеличения его минутного объема, за счет увеличения кислородной емкости крови и других физиологических сдвигов. Аналогичное рассуждение применимо и в отношении других признаков. Наконец, любой из них может быть «заменен»

сдвигами биохимического порядка. Поэтому понятно, что специфика вида во многом определяет развитие рассмотренных нами признаков.

Несколько иначе обстоит, очевидно, дело с почками. Независимо от того, за счет каких приспособлений, в зависимости от каких факторов происходит изменение интенсивности обмена, ему в большинстве случаев соответствует изменение количества продуктов обмена, и, следовательно, происходит и изменение интенсивности функций почек. Поэтому, исходя из нашей гипотезы, мы можем ожидать, что при сравнении близкородственных видов со сходным кормовым режимом и мало отличающихся по своему образу жизни, относительный вес почек явится именно тем признаком, который теснее других коррелирован с размерами различных видов и их экологическими особенностями. Диаграмма (рис. 12) полностью подтверждает это предположение и показывает, что именно на размеры почек специфика видов накладывает менее резкий отпечаток, чем на развитие других наших показателей. Некоторые другие факты свидетельст-

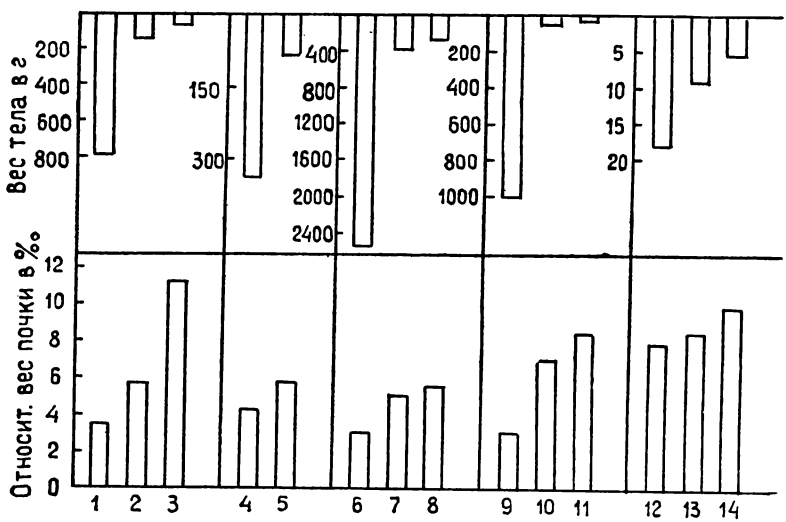

Рис. 12. Связь размеров почек с общими размерами тела животных различных видов.

1 — Putorius eversmanni; 2 — Mustela erminea; 3 — M.nivalis; 4 — Cricetus cricetus; 5 — Allocricetulus eversmanni; 6 — Marmota bobak; 7 — Citellus major. 8 — C.pygmaeus; 9 — Ondatra zibethica; 10 — Microtus oeconomus; 11 — M.arvalis; 12 — Neomys fodiens; 13 — Sorex araneus; 14 — S.macropygmaeus.

вуют о том же. Сопоставление табл. 13 и 14 показывает, что, в то время как птицы одного вида (из одного района), лишь незначительно различающиеся по размерам, отчетливо различаются по относительному весу почек, птицы различных видов примерно одного веса и при сходном кормовом режиме почти не отличаются по этому признаку. К сказанному следует добавить, что обитание в условиях, требующих интенсификации обмена, всегда сопровождается увеличением размеров почек. Так, Motacilla alba dukhunensis из равнинного Зауралья имеет относительный вес почек равный 6,71±0,41‰, а из Южного Урала (650 *м* над уровнем моря) — 7,30±0,84‰. О том же говорят и небольшие размеры почек у грызунов-синантропов, переживающих зиму в жилье человека. Так, по нашим данным, относительный вес почки домовой мыши (Mus musculus) из Курганской области равен 6,5‰, а у более крупной Apodemus agra-

Таблица 13

Относительный вес почек птиц одного вида различного веса (Южный Урал) (для сравнения использованы только взрослые самцы)

Вид	Вес животных, г	Относительный вес правой почки, ‰								M, ‰
		2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10	
Anthus trivialis	18—21	—	—	—	2	1	2	2	—	7,6
	21—23	—	—	—	4	4	1	1	—	6,9
Fringilla coelebs	18—21	—	—	—	—	—	—	3	1	8,7
	20—22	—	—	1	1	3	—	2	1	7,1
Philomachus pugnax	95—113	—	—	5	3	—	—	—	—	5,3
	160—190	1	1	3	—	—	—	—	—	4,3

Таблица 14

Относительный вес почки трех видов птиц примерно одного веса, добытых на Южном Урале (подножье горы Большой Шолом) (для сравнения использованы только взрослые самцы)

Вид	Относительный вес правой почки, ‰						
	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10	M, ‰
Anthus trivialis	1	2	3	1	1	2	6,9
Motacilla alba	1	1	3	3	3	1	7,3
Fringilla coelebs	1	1	3	—	3	—	7,1

rius — 9,2‰. Связь размеров почек с активностью различных видов хорошо выражена и у пойкилотермных. По нашим данным, индекс почек Rana ridibunda равен 2,2 ± 0,11‰, Rana terrestris — 3,2 ± 0,15‰ и Bufo viridis — 6,1‰ (4,6—8,0).

Сказанное, нам кажется, дает отчетливое представление о том, что размеры почек находятся в более четкой связи с размерами и экологическими особенностями различных видов, чем это мы могли констатировать в отношении других наших показателей, свидетельствуя тем самым в пользу развиваемого здесь взгляда о принципиальных отличиях адаптации видов и популяций.

В полном соответствии с этим положением стоят данные и ряда исследователей, показывающие, что у типичных горных форм копытных приспособления к горным условиям не идут по линии увеличения концентрации красной крови, что столь характерно для горных поселений широко распространенных видов (З. И. Барбашова и А. С. Гинецинский, 1942; В. И. Цалкин, 1945).

Авторы этих наблюдений приходят к выводу, что у специализированных форм имеют место определенные тканевые приспособления. В этой связи нельзя не отметить, что, согласно нашим данным, у птиц обитание в горах (по крайней мере, на небольших высотах) не связано сколько-нибудь заметными сдвигами в их гематологических показателях (С. С. Шварц, 1949).

Специальные наблюдения показали, что у горных видов верблюдовых [лама (Lama glama), вигонь (Lama vicugna)] подъем даже на очень большую высоту (около 5 тыс. *м*) не связан с увеличением кислородной емкости крови. Помимо этого, для них характерно левое расположение кривой диссоциации кислорода — кровь этих видов насыщается при относительно низком напряжении кислорода (F. Hall, D. Dill, E. Barnon, 1936). Становится очевидным, что ведущими приспособлениями этих ви-

дов к обитанию в горах являются приспособления тканевого порядка.

Н. И. Калабухов (1954) указывает, что ...«у сусликов, издавна обитающих в высокогорных районах Кавказа, приспособление к понижению атмосферного давления происходит иным путем, а не простым увеличением кислородной емкости крови, как у горных лесных мышей».

И. А. Поляков (1953), изучая природу приспособленности домашних животных гор и пустынь, приходит к выводу, что «адаптивные особенности в комплекции животных выявляются при анализе данных по отдельным таксономическим группам. Однако, наиболее обоснованно устанавливаются они при установлении комплекции животных, принадлежащих к одной породе, но длительно обитающих в различных условиях среды». Это также свидетельствует о том, что приспособления видов и внутривидовых групп идет различными путями.

Различные породы крупного рогатого скота вида Bos taurus обладают различной чувствительностью к высоким температурам. Сравнительные исследования показали, что у голштинского скота температура тела в жаркую погоду поднимается быстрее и сильнее, чем у джерсейского, более приспособленного к обитанию в засушливом климате. Однако у этих пород не было отмечено отличий в реакции на повышение температуры среды со стороны дыхательных движений, а приспособленность джерсейского скота к жаркому климату выражается преимущественно в своеобразном выборе пастбищ (сырые места) и некоторых других экологических особенностях (купание в грязи и т. п.). Совсем другая картина наблюдается при сравнении скота группы Bos taurus с зебу (Bos indicus). При резком повышении температуры среды температура тела у зебу не только повышается значительно медленнее, но при этом у него не наблюдается резкого увеличения числа дыхательных движений, что характерно для Bos taurus (Р. Филлипс, 1954).

Все указанные факты приобретают особое значение при сопоставлении их с перечисленными ниже наблюдениями.

Давно уже было известно, что для ныряющих животных (птицы, некоторые мелекопитающие) характерно повышенное содержание гемоглобина и крупные размеры сердца. Объяснение этому видят в значении гемоглобина как депо кислорода. Однако, никем не было проверено, относится ли это к представителям наиболее приспособленных к нырянию групп. Сравнение двух семейств утиных и поганковых показывает, что как раз у наиболее приспособленных «нырцов» не наблюдается ни существенных гематологических сдвигов, ни увеличения размеров сердца (табл. 15).

Таблица 15

Относительный вес сердца и количество гемоглобина у ныряющих птиц (взрослые самцы) (лесостепное Зауралье)

Вид	Относительный вес сердца, ‰	Количество гемоглобина (по Сали)
Podiceps griseigena	8,5	70
P. nigricollis	8,7	76
Anas strepera	8,4	53
Querquedula crecca	7,6	74
Nyroca ferina	9,4	86
Nyroca fuligula	10,3	85

Если раньше мы могли искать объяснение отклонений наблюдаемых показателей тех или иных форм от ожидаемых в специфике вида, то отмеченный факт должен, очевидно, объясняться общей спецификой группы видов данной систематической группы.

При этом особое внимание следует обратить на следующее обстоятельство. Если отдельные виды, отличающиеся по степени энергетических затрат, принадлежат к одной систематической группе (одному семейству), то различия их в размерах сердца неизмеримо более значительны, чем в том случае, когда для сравнения взяты представители различных семейств. Интересный материал по этому вопросу дает работа Б. К. Штегмана (1950) в сопоставлении с некоторыми нашими данными. Относительный вес сердца фазана равен 4‰, а тетерева — 10‰. «Хотя у фазана взлет и требует огромной затраты энергии и полет вообще не экономен, но благодаря незначительной продолжительности полета эта птица может существовать с относительно небольшим сердцем. Между тем, более продолжительный полет тетерева, к тому же более быстрый, и, следовательно, более напряженный, требует более интенсивного кровообращения, в связи с чем и сердце этого вида значительно крупнее, чем у предыдущего». Аналогичным образом, естественно, объясняется и констатируемое Б. К. Штегманом различие в сердечном индексе у серой куропатки (10,0‰) и рябчика (5,0‰).

Исходя из этих данных, мы могли бы ожидать, что у утиных, полет которых стремительный и малоэкономный, требующий колоссальных затрат энергии и способных к длительному нахождению в воздухе (перелеты), сердечный индекс будет значительно больше, чем у птиц с более экономным типом полета. В действительности имеет место иное. Даже максимальные данные (из полученных различными авторами) говорят о том, что у благородных уток (Anatinae) сердечный индекс не превышает 10—11‰, в то время как у птиц из других отрядов со значительно более экономным типом полета, примерно равного или даже большего веса, сердечный индекс равен: у вороны — 8,7‰, сизой чайки — 8,9‰, подорлика — 8,7‰, грача — 8,3‰ (по нашим данным).

Ясно, что наблюдаемые отличия не идут ни в какое сравнение с теми, которые существуют у фазана и тетерева, куропатки и рябчика, то есть у видов, принадлежащих к одной систематической группе.

4. ОБСУЖДЕНИЕ МАТЕРИАЛОВ

Всякое изменение условий существования, образа жизни или размеров тела, связанное с изменением энергетических затрат животного, вызывает вполне определенные изменения в ходе развития его важнейших интерьерных признаков. Не подлежит сомнению, что эти изменения весьма глубоки и захватывают весь организм в целом, но в настоящее время не представляется возможным учесть их во всем их многообразии. Поэтому попытка ограничиться изучением определенного комплекса показателей может считаться естественной.

Изученные признаки связаны непосредственно с уровнем обмена веществ, почему и понятно, что все условия, ведущие к его интенсификации, имеют следствием их усиление.

Однако в проявлении этой закономерности можно установить две существенные особенности.

1. Указанное соответствие развития изученных интерьерных признаков с образом и условиями жизни животных проявляется значительно более резко при сравнении различных форм внутри вида, чем при сравнении различных видов. Следовательно, морфо-физиологический ответ организма на различия в экологии неодинаков, в зависимости от того, имеем ли мы дело с различными видами или же с формами одного и того же вида. В этом нельзя не видеть проявлений качественного различия видов и внутривидовых категорий.

2. На основании нашего материала, мы вынуждены утверждать, что как раз у наиболее специализированных форм (Podicipidae, Falconidae, Hirundidae, горные аборигены и т. п.) мы во многих случаях не наблюдаем сколько-нибудь значительного развития рассматриваемых признаков, что стоит в явном противоречии с тем, что мы могли бы ожидать на основании наших знаний об их зависимости от экологии отдельных популяций и подвидов вида.

Указанная группа фактов дает право полагать, что высокоспециализированные формы, эволюция которых шла по линии приспособления к поддержанию энергетического баланса при высокой интенсивности обмена веществ, обладают комплексом глубоких адаптаций (не улавливаемых обычными методами биологической морфологии), который позволяет им существовать без резко выраженных анатомических приспособлений. С другой стороны, наш материал свидетельствует о том, что у представителей различных видов примерно равные энергетические затраты (поскольку, конечно, мы можем судить о них по их экологическим и морфологическим особенностям) осуществляются при различной степени развития внутренних признаков. Наконец, сопоставление приведенных фактов наталкивает на мысль о том, что приспособления особей, популяций, подвидов и приспособления видов идут различными путями. В первом случае преимущественное (но не исключительное) развитие получают адаптации, заключающиеся в изменении комплекции организма и его гематологических показателей; во втором — более глубокие приспособления, не улавливаемые обычными методами биологической морфологии. Можем ли мы в настоящее время указать, хотя бы в форме рабочей гипотезы, в чем именно заключаются такие «глубокие приспособления» видов, которые позволяют им существовать в условиях напряженного энергетического баланса без выраженных изменений их анатомических особенностей?

При таких изменениях в образе жизни, которые связаны или с обитанием в более суровом климате, или в условиях пониженного атмосферного давления, или же с необходимостью вести более активный образ жизни, вызывающий большие энергетические затраты, потребность тканей животного в кислороде повышается. Если эта потребность не будет удовлетворена — животное погибнет. Как же разрешается возникающее противоречие между организмом и средой? Наилучше изученный путь разрешения этого противоречия заключается прежде всего в приспособительных реакциях со стороны кровообращения и дыхания: изменяются минутный объем сердца, просвет сосудистого ложа, содержание гемоглобина в крови, легочная вентиляция и т. д. Таким путем приток кислорода к тканям увеличивается. Однако параллельно с этим идет и интенсификация функций ряда других органов, связанных с трансформацией питательных веществ. Приспособления этого порядка, как мы убедились, являются типичными приспособлениями популяций и подвидов; для видов они уже менее характерны, несмотря на то, что типичные полярные виды, например, полнее приспособлены к полярному климату, чем полярные подвиды широко распространенных видов. Естественно, поэтому, полагать, что у видов ведущим приспособлением к изменению условий поддержания энергетического баланса являются «тканевые факторы», «тканевая акклиматизация»: перестройка ферментативного аппарата тканей, изменение энзиматических функций белков клетки, увеличение васкуляризации тканей, повышающее напряжение кислорода в клетках (J. Stickney & E. van Liere, 1953), образование функционально-специфических белков, связанное с изменением способности к мобилизации энергии в протоплазме и т. д.

К этому заключению приводят нас, с одной стороны, указанные различия в реакции на изменение условий существования у видов и подвидов, а с другой,— тот совершенно неоспоримый факт, что в тех случаях, когда изучению подверглась биохимическая специфика близких видов, между ними констатировались серьезные отличия.

Наконец, необходимо обратить внимание, что в ряде работ содержатся факты, прямо подтверждающие развиваемые здесь взгляды. Изучение рабочей гипертрофии сердца морских свинок показало, что чем менее экономно работает организм и чем менее он пригоден к работе, тем тяжелее обусловленное физической нагрузкой «напряжение» и тем больше увеличивается индекс сердца и некоторых других органов (A. Beickert, 1954).

При изучении потребления кислорода мышцами устанавливается (L. Bertalanffy & R. Estwick, 1953, H. Krebs, 1950), что мускульная ткань мелких видов потребляет кислород более энергично, чем ткань крупных видов, в то время как в пределах вида подобной зависимости констатировать не удавалось.

Еще более интересны данные тех же авторов(L. Bertalanffy & W. Pirozynski, 1953), которые показывают, что изменения уровня основного обмена, имеющие место при изменении размеров тела животного, не влекут за собой изменение тканевого дыхания. В пределах вида падение основного обмена с повышением веса определяется не внутриклеточными факторами, а зависит от регулирующего влияния организма как целого. Авторы подчеркивают, что у различных видов различия в основном обмене связаны с различиями в интенсивности тканевого дыхания.

К принципиально сходным выводам пришел Б. П. Ушаков (1955) при изучении теплоустойчивости соматической мускулатуры земноводных.

Он установил, что мышечная ткань термофильных видов обладает повышенной устойчивостью к воздействию высокой температуры (сравнивались Rana temporaria, Rana macrocnemis, Rana ridibunda). Между тем, степень теплоустойчивости мышечной ткани различных популяций одного вида одинакова и не находится в соответствии с их экологическими особенностями. Этот вывод сделан на основании сравнения Rana ridibunda из Подмосковья, Крыма и района Пятигорска и Bufo bufo bufo с Bufo bufo verrucosissima. Подчеркнем, что в последнем случае автор имел дело с двумя различными подвидами. На основании своих исследований автор приходит к выводу, что у видов имеет место адаптивное изменение белковой структуры различных тканей, «клеточное приспособление вида к условиям существования», в то время как приспособления различных форм вида «к новым микроклиматическим условиям достигается не ценой обязательного изменения всех клеток организма, но более «дешевым» для организма способом, с сохранением относительного постоянства физиологических свойств ряда тканей (мышечной, эпителиальной)».

К совершенно аналогичным выводам приводит исследование, проведенное В. Я. Александровым (1952), показавшее, что теплоустойчивость мерцательного эпителия различных популяций Rana ridibunda не зависит от климатических условий, в которых обитает животное.

Приведенный материал говорит о том, что в приспособлении видов к определенным условиям существования ведущую роль играют глубокие биохимические изменения, которые делают излишними выраженные изменения анатомических особенностей, столь характерные для подвидов. Приспособления анатомо-физиологического порядка имеют в этом случае подчиненное значение (естественно, что здесь идет речь только об анатомических приспособлениях, непосредственно связанных с поддержанием обмена на определенном уровне). Наоборот, последние имеют ведущее

значение в процессе адаптации отдельных особей, популяций и подвидов.

Другими словами, основу различий близких видов животных мы видим в их биохимических отличиях, определяющих специфику их взаимосвязи с внешней средой. Изученные нами интерьерные особенности животных являются индикаторами этих различий.

Следует отметить, что этот вывод совпадает с выводом, сделанным В. Л. Комаровым на основании анализа биохимических особенностей растений: ...«в основе всех, даже чисто морфологических признаков, на основании которых мы классифицируем растения и устанавливаем виды, лежат именно биохимические различия» (В. Л. Комаров, 1944).

Если высказываемые здесь соображения правильны, то мы вправе ожидать, что в пределах одной местности (в одних и тех же климатических условиях) даже близкие виды, незначительно отличающиеся по своей экологии и размерам тела, всегда будут вполне отчетливо различаться по обследованным нами интерьерным признакам (табл. 16). Обычно сравниваются виды, отчетливо различающиеся по своим размерам или образу жизни, и подчеркивается экологическая обусловленность этих различий. Мы же здесь делаем упор на различия видов, не отличающихся существенно ни по размерам, ни по экологии и, видим в этих различиях проявление специфики видов.

Таблица 16

Интерьерные различия близких видов (Южное Зауралье)

Виды	Относительный вес сердца, ‰	Относительный вес печени, ‰	Относительный вес поджелудочной железы, ‰	Относительная длина кишечника, ‰	Количество эритроцитов, *тыс/мм*³ крови	Количество гемоглобина (по Сали)
Chlidonias leucoptera	10,5	40,5	5,8	520	1730	—
Ch. nigra	10,6	45,5	8,4	880	1856	—
Tringa stagnatilis	12,8	52,2	6,3	—	2640	84
T. glareola	15,1	32,0	5,9	—	3380	71
Anas platyrhyncha	10,5	29,3	4,8	159	—	—
Anas strepera	8,4	29,6	—	190	—	—
Querquedula querquedula	9,4	34,5	—	300	1670	65
Q. crecca	7,6	32,2	4,3	180	2420	74
Melanocorypha yeltoniensis	14,3	27,6	3,9	—	2800	70
M. leucoptera	12,0	35,8	6,2	—	3520	64
Motacilla citreola	14,5	39,6	6,3	—	—	—
M.flava	17,3	33,2	3,5	—	—	—
Sicista betulina	13,8	54,8	4,5	—	—	—
Sicista subtilis		48,0	3,4	1040	3400	85
Apodemus sylvaticus	8,5	53,5	—	520	7150	
A. agrarius	8,9	53,0	—	454	5850	100
Cricetus cricetus	5,0	59,0	—	590	3900	84
Allocricetulus eversmanni	7,2	39,2	—	430	6060	90

Примечание. В таблице указаны средние величины для серии взрослых самцов отдельных видов.

Материал настоящей главы говорит о том, что одним из важнейших различий видов является различный морфо-физиологический приспособительный ответ организма на определенные условия существования,

выражающийся, в частности, в различном развитии их важнейших интерьерных признаков.

Различия в условиях существования, имеющие следствием различия в условиях поддержания энергетического баланса у особей и популяций одного вида сопровождаются более значительными различиями в характере развития внутренних признаков, чем у различных видов. Это дает основания для вывода о принципиальных отличиях в характере приспособлений у видов, с одной стороны, и у отдельных особей, популяций и подвидов, с другой. В первом случае преимущественное значение имеют приспособления, заключающиеся в изменении размеров главнейших органов и гематологических показателей, во втором — более глубокие адаптации, ведущие к изменению характера тканевых процессов.

ГЛАВА VIII

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЙ ОСОБЕННОСТЕЙ ВИДА ПРИ ИЗМЕНЕНИИ УСЛОВИЙ СРЕДЫ

Нетрудно видеть, что большое число подвидов характеризуется особенностями, возникновение и закрепление которых связано с климатом их ареала. Вследствие этого во многих случаях подвиды, принадлежащие различным видам и обитающие в сходных условиях существования, обладают рядом аналогичных особенностей. Именно это создает возможность формулировать правила внутривидовой изменчивости, охватывающие представителей самых разнообразных групп. Важнейшие из них следующие.

1. «Правило Бергмана». Северные части ареала вида заняты более крупными подвидами, чем южные. Последние исследования, проведенные П. В. Терентьевым (1947, 1951) показали, что правило Бергмана не имеет универсального значения и должно быть заменено сформулированным автором «правилом оптимума», согласно которому для каждого вида существуют определенные условия, обусловливающие максимальные размеры особей. Отклонение от этих условий связано с уменьшением средних размеров особей данной популяции. Эта точка зрения в настоящее время подтверждена фактическим материалом. Тем не менее, факт остается фактом: в большинстве случаев северные подвиды самых различных видов животных крупнее южных. Биологический смысл этого правила понятен, так как крупные размеры животного создают более благоприятные условия для поддержания энергетического баланса.

2. «Правило Аллена». Выступающие части тела (хвост, конечности, уши) у северных разновидностей меньше, чем у южных.

3. «Правило Глогера». В теплых и влажных частях ареала количество меланинов увеличивается, благодаря чему окраска животных делается темнее. Засушливый климат вызывает интенсивное развитие желто-коричневых и красноватых феомеланинов. Частным выражением этого правила является преобладание у пустынных форм самых различных видов желтовато-охристой, «пустынной», окраски.

В холодном климате феомеланины, а иногда и эвмеланины подвергаются редукции, в результате чего появляется белая окраска, столь характерная для многих подвидов млекопитающих и птиц Приполярья. Зависимость окраски от климата подтверждена на млекопитающих, птицах и многих группах насекомых.

4. Северные подвиды млекопитающих имеют более густую подпушь и более короткие остевые волосы.

Аналогичные правила известны и для пойкилотермных. Так, например, у различных видов американских лягушек и жаб северные формы

имеют более короткие задние конечности, чем южные (A. H. Wright a. A. A. Wright, 1949).

Согласно Л. С. Бергу (1914) у многих пресноводных видов рыб постепенный переход от северных форм к южным заключается в параллельном изменении ряда признаков: уменьшается величина и количество чешуй в боковой линии, сокращается число лучей в спинном и подхвостном плавниках и т. д.

Если сопоставить указанные правила с теми данными, которые легко констатировать в отношении зависимости от климата интерьерных особенностей животных, то станет бесспорным, что климатические отличия различных частей ареала вызывают сходные изменения у видов, принадлежащих к самым различным систематическим группам. В большом числе случаев это приводит к выделению подвидов у различных видов, характеризующихся принципиально сходными особенностями.

Обитание в сходных или тождественных условиях, вызывающих сходную изменчивость у различных видов, часто затрагивает не один-два признака, а целый комплекс их. Поэтому можно говорить о сходстве процесса образования подвидов у различных видов. Приведем некоторые примеры.

Еще Гейнке (F. Heincke, 1898) показал, что шпроты (Spratella sprattus) Балтийского моря отличаются от шпротов Немецкого моря аналогично соответствующим формам сельдей.

Многие виды рыб на юге представлены формами, отличающимися меньшим числом лучей в плавниках, более мелкими размерами и более яркой окраской (Chondrostoma, Alburnus, Leuciscus).

У сусликов Citellus pygmaeus, C. major и C. erythrogenus по мере продвижения на юг и на восток, помимо сходных изменений размеров и окраски, наблюдаются и сходные изменения черепа; он приобретает более округлую форму, скуловые дуги расходятся более круто, саггитальный гребень удлиняется.

Подвиды различных видов рода Dipodomys, распространенные в прибрежных районах, отличаются сходными изменениями волосяного покрова — мех их, по сравнению с подвидами из других областей, более грубый (J. Grinell, 1922).

В горах все виды рода Thomomys дают подвиды, отличающиеся мелкими размерами тела, что, естественно, объясняется слабым развитием почвенного горизонта (W. Davis, 1938).

Нередки случаи параллелизма географической изменчивости двух неродственных видов, свидетельствующие об общих закономерностях влияния климатических условий на формообразовательные процессы различных видов. А. Н. Световидов (1953), изучая изменчивость трески Gadus collaris и океанической сельди Clupea harengus приходит к выводу, что «оба вида на протяжении своего обширного ареала образуют ряд соответствующих друг другу подвидов и более низких систематических форм с характерным у большинства распространением и некоторыми... морфологическими и экологическими особенностями». Во всех приведенных и им подобных случаях совершенно очевидно, что причиной, определяющей особенности различных подвидов, являются общие климатические особенности областей их распространения.

Полезно, однако, отметить, что связь подвидовых особенностей животных с климатом констатируется не только в пространстве, но и во времени. В. И. Громова (1941) на примере изменений лошадей (Equus caballus) показала, что для эпох похолоданий характерны крупные разновидности, потеплений — мелкие. Послеледниковое потепление климата, естественно, рассматривается в качестве важнейшего фактора, опреде-

лившего меньшие размеры современных подвидов по сравнению с подвидами ледникового периода у следующих видов: Sus scrofa (W. Herre, 1949), Felis sylvestris, Ursus arctos, Martes martes (M. Degerbel, 1933), Mustella erminea, Vulpes vulpes, Lepus timidus (O. V. Wettstein u. F. Mühlhofer, 1938) и др. Важно отметить, что, по крайней мере, для ряда видов удается показать, что смена крупных подвидов мелкими происходила в пределах одной географической местности (H. Requate, 1956).

Нетрудно видеть, что непосредственной причиной возникновения тех или иных особенностей подвидов являются причины экологические — температура, влажность, световой режим и т. д. С изменением географической широты, долготы, высоты местности — все эти и многие другие факторы неизбежно меняются. Подвид возникает, следовательно, в процессе приспособления отдельных популяций вида к различным условиям существования. Если постепенное изменение факторов среды вызывает у данного вида заметные изменения морфологии, то мы будем иметь дело с постепенной и непрерывной географической изменчивостью. Ограничение отдельных подвидов оказывается при этом невозможным. Наоборот, если заметные морфологические отклонения могут быть вызваны только в результате более значительных сдвигов в условиях существования, то постепенного изменения признаков животного ожидать трудно и ограничение подвидов неизбежно.

То, что постепенное изменение условий не обязательно должно иметь следствием постепенное изменение признаков данного вида доказывается исследованиями, проведенными Н. И. Калабуховым и О. Б. Полузадовой (1946), показавшими, что изменения характера обмена веществ не обязательно должны следовать шаг за шагом вслед за изменениями условий существования животных (в опыте авторов — температуры). Эти изменения закономерно наблюдаются лишь в тех случаях, когда изменения в условиях существования достигнут определенного предела, зависящего и от природы действующего фактора, и от природы самого организма.

Приведем один пример, иллюстрирующий и поясняющий эту закономерность. Распространенный на Аляске горный козел Oreomnas americanus потребляет на 1 *г* веса в один час 0,26 *мл* кислорода в огромном диапазоне температуры: от +20 до —20°C; при понижении температуры до —30° поглощение кислорода увеличивается на 23%, при —50° — на 130% (H. Krog & M. Monson, 1954).

У белки Tamiasciurus hudsonicus, дикообраза Erethizoon dorsatum и некоторых других видов млекопитающих и птиц Аляски не отмечается значительного повышения обмена при температуре до —40°C (L. Irving, H. Krog, M. Monson, 1956).

Совершенно очевидно, что при столь значительном температурном диапазоне, в котором интенсивность обмена веществ животного остается постоянной, только очень значительное изменение климатической температуры, связанное или с изменением климата данной местности, или с расширением ареала вида, может вызвать изменение направления отбора или непосредственное изменение фенотипа животного. Таким образом, при постепенном изменении климатической температуры нет оснований ожидать постепенного изменения признаков животного; очевидно, что аналогичное рассуждение применимо и в том случае, когда изменению подвергаются другие факторы среды: влажность, интенсивность солнечной инсоляции, свет и т. д.

Правильность развиваемой здесь точки зрения подтверждается изучением географической изменчивости размеров органов животных. Табл. 17 показывает, что индекс сердца ряда видов остается практически неизменным на огромной части их ареалов (от Западной Европы и

Южного Зауралья до Северного Урала), но резко изменяется на северном пределе их распространения. Аналогичные данные могли бы быть приведены и по другим органам. Ограничимся одним примером. Индекс печени Turdus pilaris из Южного Зауралья равен 33,2‰, Среднего Урала — 36,7‰ (Н. Н. Данилов, личное сообщение), Северного Урала 39,0‰ (В. Н. Павлинин, личное сообщение), Ямала — 54,1‰ (Н. Н. Добринский, 1959).

Если даже такие особенности животных, как размеры их внутренних органов не изменяются строго параллельно изменениям условий среды, то трудно ожидать иного характера изменчивости и других признаков животных, зависимость которых от условий среды менее тесная.

Таблица 17

Географическая изменчивость индекса сердца некоторых птиц

Вид	Ю. Зауралье (материалы автора)	Западная Европа по Hesse, 1921	Европейская часть СССР, по Штегман, 1950	Северный Урал, Н. Н. Данилов	Ямал Л. Н. Добринский
Qnas querquedula . .	9,4	—	11,2	13,3	19,0
A. platyrhyncha . . .	8,3	8,5	10,7	—	14,0
Lyrurus tetrix . . .	—	10,96	—	10,9	15,5
Pica pica	8,0	10,8	10,8	—	13,5
Corvus corone . . .	8,7	9,6	8,8	—	10,4

Этот вывод, который подтверждается и рядом других исследований, и в общебиологическом значении которого вряд ли можно сомневаться имеет исключительное значение для правильного понимания роли исторического момента и ныне действующих факторов среды в распространении подвидов. Так как, с одной стороны, трудно сомневаться в том, что с изменением обмена веществ связано изменение ряда морфологических особенностей животных, учитываемых в подвидовой диагностике (окраска, размеры и т. д.), а, с другой,— несомненно, что в условиях, изменяющих обмен веществ, изменяется направление отбора, то становится очевидным, что в ряде случаев постепенное изменение внешних условий может иметь следствием не постепенное изменение подвидовых особенностей, а более или менее резкое обособление подвидов.

Таким образом, признание изменений условий среды ведущим фактором в формировании подвидов отнюдь не является признанием неизбежности постепенных изменений признаков животного при постепенном изменении внешних условий. Постепенное изменение условий среды в ряде случаев может привести к более или менее резкому изменению признаков вида, к обособлению различных форм существования вида — подвидов.

Непонимание этого обстоятельства приводит к ложной оценке роли исторического фактора в современном распространении подвидов, что является серьезным препятствием для правильного понимания их биологической сущности.

Для иллюстрации проанализируем ход рассуждений Б. Ренша (B. Rensch, 1933 и др.), исследования которого оказали большое влияние на разработку всей проблемы внутривидовой изменчивости в зоологии. Ренш рассуждает следующим образом: если бы незначительные различия в размерах у северных и южных подвидов, например, птиц, имели бы селективное значение, то на севере должны были бы обитать только крупные виды. Однако на севере живет и такая маленькая птичка как крапивник, который «большой» только по сравнению с другими подви-

дами того же вида. Размеры северного подвида малого пестрого дятла (Dryobates minor major) характеризуются длиной крыла 89—96 *мм*, против 87—98 *мм* подвида D. m. pinetorum, распространенного в Средней Европе. Почему же — спрашивает Ренш — большой пестрый дятел, имеющий в Средней Европе длину крыла 132—138 *мм*, на севере еще увеличивается и дает подвид с длиной крыла 138—143 *мм* (Dryobates major major). Может быть физиологические отличия дятлов таковы, что при дальнейшем «охлаждении» D. major «должен» еще увеличиваться? Ренш считает, что против этого говорит такой факт: зависимость ареалов распространения отдельных подвидов от климата проявляется лишь в общих чертах — D. major pinetorum встречается и под Архангельском, и в Северной Германии, и в Верхней Италии. На этом основании Ренш делает вывод, что ареалы подвидов определяются не современными условиями существования отдельных подвидов, а историей их расселения. Примерно таков же ход рассуждений и других авторов, считающих современные ареалы отдельных подвидов прежде всего отражением истории расселения вида.

Нам представляется, что рассуждение Ренша покоится на неверной основе. В пределах одной местности обитают и очень мелкие и очень крупные виды, так как взаимосвязь различных видов со средой различна и различна их реакция на изменение среды обитания: в этом принципиальное отличие видов от подвидов одного вида. Факты, приводимые Реншем, могут служить лишь иллюстрацией этого положения и никак не отрицают приспособительное значение различий подвидов. Причина же того, что один и тот же подвид занимает ареал, неоднородный по своей климатической характеристике, легко вскрывается на основе понимания зависимости обмена веществ от условий существования животного. Изменение морфологических признаков подвидов имеет место в тех случаях, когда условия среды изменяются за какие-то пределы, для каждого вида различные.

Предположение, что вследствие каких-то исторических причин подвид сколько-нибудь длительное время может сохранить свои характерные особенности в необычных для него условиях, стоит в отчетливом противоречии, по крайней мере, со следующими фактами: с изменением подвидовых особенностей животных в условиях эксперимента; с изменением подвидов в процессе акклиматизации; с изменением породных свойств домашних животных под влиянием измененных условий содержания; с вышеописанными закономерностями индивидуальной изменчивости внутри отдельных подвидов; с изменением структуры полиморфных популяций в течение 1—2 сезонов.

Сказанное не следует понимать в смысле отрицания роли истории в формировании подвидов и границ их ареалов. Однако необходимо подчеркнуть, что конкретный облик подвида определяется и непрерывно корректируется современными условиями существования. Факты, изложенные в главах IV и V рассматриваются нами как доказательство этого положения.

На основании сказанного мы приходим к заключению, что образование подвидов есть реакция популяции вида на определенные условия существования*

---

* Ведущее значение условий существования подчеркивается тем обстоятельством, что изоляция в различных условиях может приводить к диаметрально противоположным результатам. Превосходным примером этого рода может служить формообразование у песцов на островах Шпицберген и Командорских. В. И. Цалкин (1944) установил, что несмотря на то, что шпицбергенский, и командорский песцы — формы островные, они отличаются принципиально противоположными особенностями, соответ-

Так как условия существования популяции прежде всего определяются физико-географическими условиями, то одной из важнейших биологических характеристик подвида мы должны считать его ареал.

Особое значение при этом приобретает вопрос о границах ареала.

То, что мы знаем об изменении подвидов при изменении условий их существования, делает невероятным, чтобы, расселяясь навстречу соседнему подвиду, данный подвид оставался неизменным. (Это не значит, что эти изменения будут иметь место при любом расширении ареала и обязательно будут заключаться в изменении морфологических признаков животного, но рано или поздно они произойдут). Уже a priori следует считать вероятным, что изменения эти будут итти в сторону особенностей ближайшего подвида. Однако, помимо общих соображений, в пользу этого взгляда существуют и фактические доказательства. Чем ближе к границам ареала подвида, тем чаще начинают попадаться особи, практически не отличимые от соседней разновидности. Примеры подобного рода известны каждому зоологу. Часть из них мы приводили в главе IV. Все они говорят о том, что при приближении к западной границе ареала восточного подвида все чаще встречаются отдельные особи, практически не отличимые от западного и, наоборот, при приближении к восточной границе западного подвида число особей, приближающееся к типу восточной разновидности, непрерывно растет. Факты эти едва ли не общеизвестны и для правильного понимания процесса образования подвидов они заслуживают внимательного обсуждения.

Следует подчеркнуть, что примеры, иллюстрирующие эту закономерность, без труда могут быть приведены из любой группы позвоночных, в том числе и таких, способность которых к миграциям настолько ограничена, что возможность появления нетипичных особей благодаря скрещиванию исключается (материал, приведенный в главе IV, служит этому фактической иллюстрацией).

Единственное объяснение рассматриваемой закономерности заключается в том, что по мере приближения к границам ареала изменяются условия среды, формирующие конкретные особенности данного подвида и определяющие направление отбора в популяции. В процессе проявления индивидуальной изменчивости выявляются особи, практически не отличимые от представителей соседних разновидностей. Чем ближе к границе ареала, тем чаще такие особи встречаются. То, что они идут в направлении ближайшего подвида, вполне согласуется с нашими представлениями о подвиде как реакции вида на определенные условия существования.

Крайнее выражение указанной закономерности — «переходная зона»,— где особи, морфологически тождественные двум соседним под-

---

ствующими их условиям существования. Командорского песца кормит море. В условиях обеспеченности кормом отбор шел по линии закрепления крупных вариантов. Наоборот, для песцов Шпицбергена, живущих в пессимальных условиях, характерно уменьшение общих размеров, сопровождающееся увеличением густоты меха. В этих условиях преимущество было на стороне мелких животных, способных довольствоваться относительно меньшим количеством пищи.

В. И. Цалкин правильно полагает, что проведенное им исследование свидетельствует о том, что на направлении формообразовательного процесса сказываются прежде всего условия существования, а изоляция действует как фактор сохранения и концентрации возникающих изменений. Следовательно, и конкретный анализ изоляции как фактора эволюционного развития, подтверждает вывод о ведущей роли, специфических условий существования в формировании подвидов.

На мелких островах, в особенности на архипелагах, процесс видообразования нередко бывает обусловлен генетико-автоматическими процессами и не носит адаптивного характера. Однако, в огромном большинстве случаев, возникшие таким путем формы являются «тупиками эволюции».

видам, встречаются примерно в равном числе, наряду с особями, сочетающими признаки обеих разновидностей.

Здесь уместно вспомнить как быстро «поглощаются» признаки подвидов при скрещивании помеси с одной из исходных форм. Уже сейчас существуют факты, которые показывают, что это «поглощение» касается не только их экстерьерных признаков, но и существенных физиологических особенностей. Так, потомки от скрещивания кабана с домашними свиньями (формы резкоразличные, чья видовая общность требовала специальных гибридологических доказательств [A. Dechambre, 1929]) при поглотительном скрещивании с домашней свиньей уже в третьем поколении неотличимы от нее не только при помощи морфологического анализа, но и при изучении их физиологических особенностей (Е. М. Красилов, 1953).

Отсюда вытекает, что если в популяции всегда наблюдаются «промежуточные» особи, являющиеся результатом скрещивания двух подвидов, то это означает, что скрещивание происходит непрерывно. В противном случае консолидация популяции произошла бы очень быстро. Естественно, что непрерывное скрещивание может иметь место лишь на полосе, ширина которой определяется подвижностью данного вида. Чем больше подвижность вида, тем эта полоса шире.

Однако среди малоподвижных животных, ведущих строго оседлый образ жизни, известно немало примеров, когда полоса, где встречаются особи, которые могли бы быть отнесены к различным подвидам, а также и «промежуточные» особи, — широкая — значительно шире гипотетической полосы, определяющейся возможностью регулярного скрещивания соседних подвидов. (Напомним, хотя бы, что переходные зоны характерны и для таких малоподвижных животных, как амфибии и рептилии. Они наблюдаются и у островных форм, гибридное происхождение которых исключено).

Примеры, иллюстрирующие эту закономерность, приведены нами в главе IV.

Из сказанного очевидно, что переходная зона в большом числе случаев не может быть объяснена скрещиванием соседних подвидов. Она должна рассматриваться как результат действия «переходных» условий существования, когда проявление типичных признаков сравниваемых подвидов часто оказывается невозможным (появление «промежуточных» особей), а, с другой стороны,— их появление у отдельных особей является результатом действия локальных условий существования. Наблюдающаяся в отдельных случаях метизация лишь усугубляет этот процесс, но он бы имел и, в большинстве случаев, несомненно, имеет место и без всякой метизации.

В нашей лаборатории экспериментально доказано полное эстерьерное сходство отдельных особей M. gregalis major с помесями M. g. major × M. g. gregalis (С. С. Шварц, К. И. Копеин, А. В. Покровский, 1959). В природе метизация этих подвидов в силу географической изоляции исключена.

С развиваемых здесь позиций целый ряд фактов получает естественное объяснение: наличие в любой популяции уклоняющихся в сторону других подвидов особей, резкое увеличение их числа по мере приближения к границам ареала, наличие «переходных популяций» даже и в тех случаях, когда возможность их гибридного происхождения исключается.

В тех случаях, когда формирование подвидов определяется главным образом зоогеографическими условиями, оно не обязательно должно быть связано с принципиальными изменениями образа жизни изучаемых форм.

В других случаях в процессе расселения вид попадает в такую среду обитания, где прежний образ жизни становится невозможным. Меняется характер его распространения по местности, меняется режим питания, появляются новые враги, требующие новых своеобразных способов защиты, изменяется суточный и сезонный цикл жизни, изменяется положение вида в биоценозе. Во всех этих случаях специфику подвида определяют не столько общие климатические условия, сколько изменения в образе жизни. Иногда эти изменения носят более или менее ясно выраженный характер приспособления и «накладываются» на зоогеографические изменения. В других случаях, наоборот, изменения в образе жизни сглаживают зоогеографические различия.

Изменения образа жизни животных в процессе расширения ареала вида превосходно иллюстрируются Л. А. Зенкевичем (1939) на примере морских беспозвоночных. Мелководные арктические формы ракообразных, попав в Каспийское море, ушли на значительные глубины, с иной соленостью, иным режимом света и т. д. Причины превращения мелководных форм в относительно глубоководных понятны. В процессе расселения ведущим фактором явились требования животных к температуре. Вследствие этого на новой родине животные занимают места, которые отвечают их требованиям к температурным условиям. При этом другие факторы среды значительно отличаются от тех, при которых происходило формирование данного подвида.

Большой материал, касающийся зонально-климатических изменений местообитания животных (беспозвоночных) приводит А. Н. Мельниченко (1951). Картофельный щелкун (Athous haemorrhoidalis) в таежно-лесной зоне живет на открытых полях и суходольных лугах, в южной части лесостепной зоны — на затемненных опушках и в разреженном лесу.

Аналогичные примеры могли бы быть в большем числе приведены и для позвоночных. Рыжеватый суслик (Citellus major) в лесостепи занимает самые различные места обитания и вредит посевам независимо от их расположения относительно воды. В южной степи рыжеватый суслик селится исключительно около водоемов, в соответствии с чем изменяются и режим его питания и устройство нор. В лесостепной зоне землеройки придерживаются исключительно берегов водоемов. При этом их образ жизни меняется — они ведут менее подземный образ жизни, характер питания становится иным, они входят в соприкосновение с другим комплексом животных, для них становятся характерными регулярные осенние миграции и т. д. На севере требования этих зверьков к влажности удовлетворяются в ряде разнообразных биотопов; в лесостепи же в летнее время — только по берегам водоемов (С. С. Шварц, 1955).

Изменение экологических особенностей у форм одного вида исключительно важно — оно кладет начало экологической изоляции, когда две близких формы, при скрещивании дающие плодовитое потомство, в природе пар не образуют и в силу этого развиваются самостоятельно.

Однако экологическая специфика подвидов может иметь принципиально различный характер.

В большинстве изученных случаев экологические (или как их часто называют — биологические) отличия подвидов являются прямым следствием различий в климатических, эколого-географических, ландшафтных и других особенностях областей их распространения. (Южные формы соколов, скворцов, голубей, зяблика, ласточек и множества других птиц — оседлы, в то время как северные — перелетны. Горные подвиды различных видов гнездятся на скалах, лесные — на деревьях. Лесные

формы дербника скрадывают добычу на деревьях, степные — на земле и т. п.).

При характеристике внутривидовой изменчивости обычно имеется возможность ограничиться простым указанием: «Экологические отличия в характере пребывания, в ходе периодических явлений, в трофических связях».

Однако большинство этих случаев не дает основания считать, что сравниваемые формы отличаются друг от друга по существу, то есть по своим требованиям к условиям существования, и в реакции на изменение этих условий. Известно, что потенции любого организма (его наследственные возможности) никогда не реализуются полностью — экологическая валентность всегда шире ее проявления.

С другой стороны, если, например, южная популяция вида оседла, а северная перелетна, то это скорее говорит об отсутствии у них отличий в требованиях к условиям существования, чем об обратном.

Во всех только что перечисленных случаях мы видим проявление скорее сходства природы сравниваемых подвидов, чем различия. Видимые, бросающиеся в глаза различия подвидов являются лишь следствием климатических особенностей областей их распространения. Они не связаны ни с изменением требований к условиям существования, ни с изменением реакции на эти условия. В новой среде обитания животные находят условия для удовлетворения своих наследственных требований — для этого необходимо лишь изменение отдельных черт его биологии (оседлость сменяется перелетностью, изменяются места гнездовий и т. д.).

Правильная оценка такого рода биологических отличий подвидов дана Г. Я. Бей-Биенко (1930). Изучая экологию саранчи Chorthippus albomarginatus, он обратил внимание на то, что в лесостепи этот вид занимает ксерофитные биотопы, а в зоне сухих степей придерживается преимущественно биотопов мезофитных или даже гидрофитных. Отсюда Г. Я. Бей-Биенко делает вывод: «Причины описываемого явления должны заключаться в **постоянстве требований** (подчеркнуто нами — С. Ш.) различных видов к строго определенному микроклимату и амплитуде колебаний последнего».

Совсем иное эволюционное значение должны иметь такие отличия в биологии различных подвидов, которые связаны с определенными (пусть незначительными) изменениями в их требованиях к условиям существования. Китайский белый аист Ciconia ciconia boyciana в противоположность европейскому и туркестанскому подвидам этого вида (C. c. ciconiae, C. c. asiatica) явно избегает человеческого жилья и культурного ландшафта. Согласно Е. П. Спангенбергу («Птицы Советского Союза», 1951), для туркестанского аиста «обязательное условие гнездования — наличие культурного ландшафта с разбросанными высокими строениями человека (мечети)».

Геккон Руссова, или серый гололапый геккон, дает в Прибалхашье особую форму (Gymnodactylus russovi kopalensis), экологически связанную с саксауловыми зарослями. С этим связаны некоторые его морфологические особенности (окраска в тон мертвого саксаула, плоская голова, более короткие пальцы). В отличие от номинальной формы, этот подвид — чисто ночное животное: изменилась характерная для вида реакция на важнейший фактор внешней среды (Шнитников, 1928).

Л. М. Шульпин (1931) установил, что каменный дрозд (Monticola gularis), обитающий на скалистых берегах Тихого океана, приобрел способность добывать корм в прибрежной полосе океана, питаясь рыбой и отбросами моря.

Как уже указывалось, белка-телеутка (S. v. exalbidus) отличается

от других подвидов белок повышенной способностью использовать в качестве главного корма семена сосны. Благодаря этому телеутка успешно размножается в таких условиях, в которых другие подвиды белок едва ли могли бы существовать даже несколько лет.

Отличие подвидов, обладающих подобными особенностями, от подвидов, особенности которых определяются лишь климатом области их распространения, в том, что их биологическая специфика полностью сохраняет свое значение и при изменении ареала. Есть основания полагать что в отдельных случаях она сохранится и при встрече с другими разновидностями того же вида. Это приводит к тому, что два подвида одного вида имеют единый ареал и не смешиваются друг с другом.

Большинство подвидов кабарги (Moschus moschiferus) находится по отношению друг к другу в состоянии строгого географического викариата. Однако, согласно В. И. Цалкину (В. Г. Гептнер и В. И. Цалкин, 1947), кабарга Березовского (M. m. beresowski) встречается вместе с M. m. sufanicus в Западном Китае. Автор отмечает, что подвиды эти занимают различные биотопы и «викариируют экологически».

Сходное явление неоднократно констатировалось и среди грызунов. Peromyscus maniculatus дает в пределах одного ареала лесные и береговые формы, подвидовая самостоятельность которых доказана (L. Dice, 1931). Констатировано совместное (в смысле единого ареала) обитание следующих подвидов: P. m. artemisiae et P. m. osgoodi, P. m. oreas et P. m. austerus, P. m. bairdii et P. m. gracilis (A. Murie, 1933).

Один из наиболее резко выраженных подвидов лесной мыши, характеризующийся исключительно крупными размерами и хорошо выраженным пятном на груди (Apodemus sylvaticus wintoni), образует колонии в области распространения других подвидов того же вида (M. Hilzheimer, 1911).

У озера Зайсан в низменностях живет пустынная форма козодоя Caprimulgus europaeus unvini, а в горах C. e. sarudnyi (П. П. Сушкин, 1938).

Л. А. Портенко (1938а) отмечает, что в пределах единого ареала обитают два подвида овсянки: Emberiza pallassii lidiae et E. p. montanus. Первая форма — бледная, короткокрылая, держится в низинах; вторая — черная, длиннокрылая — в горах.

Два подвида американской мухоловки (Empidonax traillii et E. t. campestris), отличающиеся экологически, встречаются в пределах одного ареала, но в разных биотопах (I. Aldrich, 1953).

Анализ материала настоящей главы приводит к заключению, что при изменении условий среды происходит изменение как морфологических, так и биологических особенностей отдельных популяций вида. Эти изменения по мере их закрепления и консолидации приводят к образованию подвидов. При этом принципиально возможно, что более или менее резкие границы областей распространения двух подвидов наблюдаются и при постепенном изменении среды обитания. Это вытекает из основных закономерностей влияния условий существования на обмен веществ животных и влияния измененного обмена веществ на морфологические признаки животных и на направление отбора в данной популяции.

Специфика среды обитания отдельных подвидов в ряде случаев приводит к изменению их требований к условиям существования. Это, в свою очередь, ведет к совместному обитанию нескольких подвидов одного вида в пределах единого ареала.

ГЛАВА IX

О БИОЛОГИЧЕСКОЙ СУЩНОСТИ ВИДА И ВНУТРИВИДОВЫХ КАТЕГОРИЙ

Составив себе представление о морфо-физиологических особенностях подвидов, о некоторых закономерностях их географической изменчивости, об индивидуальной изменчивости в пределах отдельных популяций, мы имеем основание перейти к наиболее важному и, вместе с тем, наиболее трудному вопросу: в чем заключается биологическая сущность подвида?

Мы предпосылаем этот раздел разбору вопроса о сущности вида, ибо полагаем, что решение его должно основываться на правильном понимании биологической сущности внутривидовых категорий.

Только такой подход к проблеме создаст предпосылку для принципиального определения самого понятия «подвид». При этом следует заметить, что определения вроде «подвид» — subspecies — представляет совокупность особей, связанных с основной формой наличностью переходов» (Е. К. Суворов, 1948) при любой их детализации не являются **определением понятия**, а представляют собой **практическую формулу** для определения систематического положения той или иной формы.

Здесь уместно провести аналогию с некоторыми физическими понятиями. Определение сущности понятия, например, «работа» дано Энгельсом —«работа — это изменение формы движения, рассматриваемое с количественной стороны» (Диалектика природы, 1946, стр. 72). Известная же формула $W = F. S. \cos \alpha$ (произведение пути на проекцию силы в направлении движения тела) справедливо рассматривается именно как **формула** для определения количества произведенной работы. Совершенно так же вышеприведенное определение нельзя рассматривать в качестве принципиального определения понятия «подвид». Это лишь формула для его определения.

Принципиальное определение понятия «разновидность» было дано Дарвиным: «разновидность * — это зачинающийся вид». Можно спорить относительно справедливости этого определения, но его огромное историческое значение остается бесспорным — оно послужило мощным толчком к интенсивному изучению внутривидовой изменчивости, оно и до сих пор является исходным пунктом при разработке вопросов микроэволюции.

Другое принципиальное определение понятия «разновидность» выдви-

---

* Вряд ли можно сомневаться в том, что «разновидность» Дарвина — это «подвид» в понимании современных систематиков.

нуто в последнее время академиком Т. Д. Лысенко: «разновидность — есть форма существования вида» (1951) *.

Не трудно видеть, что если определение Дарвина рассматривает разновидность в плане ее эволюционного значения, то в определении, данном Т. Д. Лысенко, центр тяжести переносится на значение разновидности для вида в настоящее время, а ее роль в процессе видообразования оставляется без достаточного внимания. Между тем, накопленный в науке материал позволяет дать понятию «разновидность» («подвид») разностороннее определение, учитывающее и ее роль в эволюционном процессе, и значение в настоящем, и пути ее формирования как определенной систематической категории.

Основная форма разновидности (подвида) — это разновидность географическая, географическая раса. Чем более резко изменяются условия среды при расширении ареала вида, тем с более четко охарактеризованными подвидами мы имеем дело. Никак, конечно, нельзя считать случайностью, что огромное большинство видов самого различного происхождения образуют в пустынях, в горах, в полярных областях наиболее резко выраженные подвиды, которые к тому же обладают рядом общих черт. Уже один этот факт, не говоря о многих ему подобных, может служить превосходным доказательством тому, что разновидность образуется в процессе расширения ареала, когда отдельные его популяции попадают в новые специфические условия среды. Если изменения среды обитания не связаны со значительными изменениями в условиях существования, то заметного изменения как в физиологии животного, так и в его внешнем облике может и не произойти. (Следует только подчеркнуть, что очень и очень часто под одинаковой внешностью скрываются существенные физиологические отличия). В других случаях изменения среды связаны с изменениями условий существования. Это, с одной стороны, повлечет за собой изменение морфологии и биологии отдельных особей, а, с другой,— изменение направления отбора, в силу чего рано или поздно изменится популяция в целом.

Если большинство особей, составляющих данную популяцию, будет достаточно заметно отличаться от представителей соседних популяций, а сама она географически четко локализована, то это служит естественным основанием для выделения ее в самостоятельный подвид. **Подвид формируется как реакция одной из популяций вида на определенные условия существования.**

Следует заметить, что это утверждение ни в коем случае не противоречит существу учения Дарвина. Теоретически вполне допустимо, что разновидность — форма существования вида — является вместе с тем и «шагом к новому виду», является зачинающимся видом.

Однако Ч. Дарвин явно ошибался, когда говорил о борьбе разновидностей одного вида, как факторе эволюции («между разновидностями одного вида борьба будет почти также обострена», Происхождение видов, изд. 1952).

Весь накопленный современной зоологией материал говорит о том, что «борьбы» между разновидностями одного вида быть не может в силу того, что в случае их столкновения на жизненной арене, они, благодаря плодовитому скрещиванию, смешиваются и образуют единую популяцию, единое целое.

В настоящее время имеются экспериментальные данные, показывающие, что при совместном содержании особей различных подвидов пары

* Здесь мы рассматриваем только эту сторону новой концепции академика Т. Д. Лысенко о виде, так как только она непосредственно касается обсуждаемых нами проблем.

формируются вне зависимости от подвидовой принадлежности отдельных особей (W. F. Blair, 1954). (Именно Дарвин впервые обратил внимание на огромной биологической важности факт: при совместном обитании помеси численно преобладают над чистопородными особями. К тому же потомки от скрещивания двух разновидностей, как правило, обладают повышенной плодовитостью) *.

Совершенно независимо от того, признавать или не признавать наличие в природе «борьбы» между особями одного вида (внутривидовой борьбы), нельзя не признать, что борьба между разновидностями одного вида — явление в природе не существующее или, во всяком случае, исключительное.

Дарвин считал, что борьба между разновидностями возникает во время расширения одной из них своего ареала. «Если бы новая разновидность оказалась успевающей в борьбе за жизнь, то она стала бы медленно распространяться из центральной области, вступая в состязание с неизменившимися особями и побеждая их по окраинам все возрастающего круга»...—«Каждая новая форма, как только она значительно улучшена, станет способной распространяться на открытой и непрерывной площади и, таким образом, начнет состязаться со многими другими формами».

Однако приспособленность разновидностей не может рассматриваться в отрыве от условий их существования. Если данная разновидность «преуспевает в борьбе за жизнь» в одной части ареала, то это не означает, что она обладает какими-то преимуществами перед разновидностью, приспособленной к существованию в другой части ареала. Совершенно очевидно, что разновидность формируется в процессе приспособления к определенным условиям существования, а не в процессе борьбы с другими разновидностями того же вида.

Вряд ли можно сейчас сомневаться в том, что ведущим фактором образования разновидностей является не полезность отличий от других особей того же вида, как этого требует дарвинская схема дивергенции, а своеобразие условий существования, в которых живут особи различных популяций.

Исходя из сказанного, можно считать определение «разновидность есть реакция вида на конкретные условия существования» соответствующим большому числу фактов и не противоречащим определению «разновидность — зачинающийся вид».

Уже в последарвиновский период накопились совершенно конкретные факты, показывающие, что виды возникают из разновидностей. Иллюстрацией этого могут служить некоторые примеры, которые мы соответственно с нашей задачей приводим из позвоночных.

Едва ли не наиболее красочный пример можно заимствовать из работы Д. Лэка (1949).

---

* Эти факты, известные уже давно, получают в настоящее время подкрепление и объяснение в опытах школы Милованова. Крольчихи пород шиншилла и аляска оплодотворялись смешанным семенем. Потомство в подавляющем большинстве случаев наследовало признаки другой, нежели мать, породы. Таким образом доказывается, что менее родственные половые клетки обладают повышенной способностью к взаимной ассимиляции. Вместе с тем в настоящее время уже получены данные, помогающие понять конкретные физиологические основы повышения жизнеспособности помесей. Так, например, исследования физиологии пищеварения свиней (А. М. Овсянников, 1948). показали, что у метисов различных пород (крупная белая, сибирская северная, новосибирская рябая) наблюдается лучшая переваримость всех кормов, коэффициент усвоения кормов выше, они полнее используют минеральные корма, в особенности фосфор и т. д.

Один из дарвиновых вьюрков Camarhynchus встречается на Галапагосских островах в четырех формах: pauper, affinis, psittacula, habeli, которые представляют собой непрерывный ряд переходов и поэтому могли бы быть оценены как подвиды одного вида Camarhynchus psittacula Gould (попугайный древесный вьюрок). Однако на острове Чарлз обитают две формы: psittacula и pauper. «Насколько известно, эти две формы не скрещиваются между собой на Чарлзе, и особей, промежуточных между этими двумя формами по внешнему виду не встречается». Автор затем детально обосновывает следующее: первоначально остров был заселен формой pauper, а затем он был колонизирован psittacula. «Когда-то pauper и psittacula (sen. str.) были географическими расами одного вида, но ко времени их встречи на Чарлзе они оказались настолько различными, что не стали скрещиваться между собой, превратившись, таким образом, в самостоятельные виды»: C. psittacula Gould и C. pauper Ridgway.

Другой пример. Larus argentatus и L. juscus связаны между собой рядом географических форм и ведут себя в этом отношении как подвиды одного вида. Однако в Британии они гнездятся совместно и не скрещиваются, что служит поводом к их выделению в самостоятельные виды.

Л. А. Портенко, разбирая вопрос о взаимоотношениях различных форм овсянок, приходит к выводу, что «Эволюция различных форм овсянок началась геологически относительно недавно, что подтверждается правилом зонального распределения форм и полной градацией переходов при необычайно широкой амплитуде крайностей. Последнее обстоятельство служит редким наглядным примером эволюции, где признаки развились до степени родовых (род Pyrrhulorhynchus), не утратив промежуточных звеньев». В этом примере также совершенно ясно, что формы, рассматриваемые сейчас как бесспорные виды, прошли стадию подвидов.

П. В. Серебровский (1941) приводит другой пример из группы малых пестрых дятлов (Leuconotopicus). «Форма, обитающая на Камчатке (immaculatus), отличается от формы, живущей в Талыме и Северном Иране (quadrifasciatus), как очень резко отличимый линеевский вид. Один приспособлен к лесам северного типа, к северному климату; другой — к лесам субтропического характера с соответствующим климатом. В связи с этим у камчатского мы имеем сильную депигментацию; низ стал совершенно белым, оброслость большая, вся птица крупная. Иранский, наоборот, крайне сильно пигментирован и снизу и сверху, рост его почти вдвое меньше. По одному только признаку роста или по признаку пигментации всякий признал бы его за особый вид. Однако имеется полная морфологическая серия переходов... Нетрудно видеть, что в этом случае, как и в ряде других, мы имеем эволюцию как бы спроецированную на плоскость современности».

В качестве примеров подобных «неразделенных видов» С. И. Огнев (1944) относит также барсуков: Meles leptorhynchus Miln-Edw. и Meles meles; и пищух: Ochotona alpina и O. hyperborea.

То, что в приведенных примерах формы, принимаемые за виды, связаны друг с другом переходами, не может само по себе служить поводом для сомнений в их видовой самостоятельности. На этом замечании стоит несколько задержаться.

Допустим, что в политипическом виде одна или две промежуточные формы вымерли, и связь между крайними формами таким образом нарушается. Независимо от того, каковы различия между крайними формами, они должны были бы быть переведены в ранг видов, если

последовательно проводить в жизнь принцип, согласно которому важнейшее отличие вида от подвида заключается в отсутствии переходных форм. Но ведь крайние формы не изменяются потому, что промежуточные вымирают, различие между ними не становится более значительным, никаких эволюционных изменений не происходит. Если стать на эту точку зрения, то выходит, что человек может «творить» новые виды, просто выбивая промежуточные разновидности. В таком понимании процесс видообразования может, следовательно, и не являться процессом развития. Абсурдность указанной точки зрения становится таким образом очевидной. Ясно, что наличие или отсутствие переходов между близкими формами не может служить «единственным и достаточным» основанием для суждения об их самостоятельности. Вымирание промежуточных форм ведет к обособлению видов, но образование видов с вымиранием промежуточных форм может и не быть связано. Обособление лишь подчеркивает видовую самостоятельность сравниваемых форм *.

Признание обязательности разрывов между видами противоречит фактам и отнюдь не вытекает из методологии марксистско-ленинской философии, признающей, как известно, полную возможность осуществления скачков в развитии путем постепенного накопления нового качества. Законно полагать, что на каком-то этапе эволюции, наряду с консолидированными видами, существуют и неразделенные виды. Таким образом, наличие в природе «неразделенных видов» можно рассматривать в качестве одного из фактических доказательств в пользу признания подвидов как промежуточных звеньев между двумя видами.

В пользу этого положения говорит и тот общеизвестный факт, что молодые острова заселены слабо ограниченными разновидностями, более старые — подвидами, более резко выраженными, и, наконец, острова наиболее древнего происхождения заселены самостоятельными видами или эндемиками еще более высокого ранга.

Если в отношении целого ряда форм можно считать доказанным, что виды в своем развитии прошли стадию разновидности (подвидов), а в отношении многих других это можно считать вероятным, то, казалось бы, тем самым доказывается справедливость формулы Дарвина: «разновидность — зачинающийся вид» не только в качестве определения значения внутривидовой изменчивости в эволюционном процессе, но и в качестве принципиального определения биологической сущности разновидности как одной из основных систематических категорий.

Положение Дарвина можно было бы принять в качестве определения биологической сущности подвида, если бы было доказано, что подвидообразование означает отклонение от видового типа, что чем более резко выражен подвид — тем это отклонение больше, а следовательно, что образование нового вида всегда означает только, что в процессе изменчивости происходит переход количества в качество, без качественных изменений в самом направлении и ходе изменчивости.

Против этого положения говорят, по крайней мере, четыре обширных группы фактов, на рассмотрении которых мы с большой подробностью останавливались в предыдущих главах.

1. Явственный параллелизм географической и индивидуальной изменчивости, наблюдающийся в очень большом числе случаев. Крайнее выражение этого случая: два подвида отличаются относительным преобладанием определенного типа особей, но пределы изменчивости их тождественны.

---

* Следует особо подчеркнуть, что эту мысль проводил уже Дарвин («Происхождение видов»). Он писал: «Вымирание только очертило группы, но никак не создало их».

2. В разных частях ареала вида (иногда отдаленных огромным пространством) в сходных условиях среды встречаются сходные или тождественные (во всяком случае практически неразличимые) особи, несмотря на то, что они являются представителями различных подвидов.

3. В ряде случаев удается показать, что подвиды отличаются теми же особенностями, которые приобретают особи этого вида (принадлежащие к другим разновидностям) в условиях эксперимента под воздействием определенных условий существования.

4. Изменения подвидов в процессе акклиматизации.

Фактическое обоснование этих положений было дано в предыдущих главах, и здесь мы их опускаем. Стоит лишь отметить, что сказанное полностью относится к наиболее резко выраженным подвидам.

Становится очевидным, что, по крайней мере, в очень большом числе случаев, само по себе образование подвида ни в коей мере нельзя рассматривать как отклонение от видового типа.

Таким образом, формула Дарвина «разновидность — зачинающийся вид» не является исчерпывающим определением биологической сущности понятия «разновидность» *, хотя значение ее как инструмента познания эволюционного процесса остается несомненным.

Можно возразить, что упомянутая формула в настоящее время именно в таком аспекте и рассматривается, что для определения подвида служит хорошо известный тройной критерий — (плодовитое скрещивание, отсутствие хиатуса, самостоятельный ареал), а, следовательно, нет нужды доказывать, что формула Дарвина не может быть применена в качестве характеристики биологической сущности подвида.

В действительности это не так. Из формулы Дарвина вытекает, что разновидность — этап в процессе становления нового вида — уже не является типичным представителем «своего вида». Отсюда выражение «вид с его подвидами», имевшее, да и имеющее сейчас, распространение в зоологической литературе.

Так, например, Л. С. Берг (1950) в работе, посвященной теоретическим вопросам систематики, писал: «если по диагностическим признакам географическая наследственная форма постепенно переходит в другую, то мы имеем дело не с двумя видами, а с видом и подвидом». Правильнее было бы сказать: «с двумя подвидами одного вида».

В современной иностранной литературе рассмотрение подвида, как «вида второго порядка» — обычное явление. Достаточно указать, например, на недавно вышедшую книгу, посвященную вопросам гибридизации среди млекопитающих (P. Gray, 1954), в которой и расположение материала и подача его говорят именно о таком понимании вопроса. На практике это приводит к безосновательному выделению географических форм существования вида в самостоятельные виды. Так, например, в последней сводке по териофауне Северной Америки (G. S. Miller R. Kellog. List of North American Recent Mammals, Washington, 1955) указывается более 70 видов медведей рода Ursus и более 30 видов землероек рода Sorex. В подобной трактовке конкретная систематика отдельных групп из мощного орудия познания эволюционного процесса превращается в серьезный тормоз его изучения.

Отрицая за формулой «разновидность — зачинающийся вид» значение определения понятия разновидности, мы должны прежде всего попы-

---

* Необходимо отметить, что Дарвин и не ставил перед собой задачу дать такое определение. Его интересы были направлены на выяснение роли внутривидовой изменчивости в процессе становления новых видов. Однако, в дальнейшем формула Дарвина — «разновидность — зачинающийся вид» — стала приобретать значение определения понятия.

таться понять, каковы те изменения, которые должна претерпеть разновидность для того, чтобы мы могли сказать, что она вышла за видовые рамки (за «норму вида»), когда и по каким причинам эти изменения наступают, в чем заключаются их отличия «от обычной» внутривидовой изменчивости.

Обсуждение этого вопроса удобнее начать с рассмотрения конкретного примера.

Сравним два хорошо изученных и близких вида — лисицу (Vulpes vulpes) и песца (Alopex lagopus) и попытаемся понять, в чем именно должны были заключаться изменения северных подвидов лисиц в процессе становления «полярной лисицы»— песца.

Северные подвиды лисиц (Vulpes vulpes) отличаются от южных более пышным меховым покровом, большими размерами тела, более крупным сердцем и т. д. Все это несомненные приспособления к суровым климатическим условиям и все эти изменения могут быть вызваны у лисиц в неволе при определенном содержании.

Сравним теперь лисицу с песцом. Правда, это виды различных родов, но это не меняет дела, так как родство их так же несомненно, как несомненно и то, что песец — это «лисица», приспособленная к условиям полярного климата.

Песец меньше северных подвидов лисиц. Уже одно это говорит о другом типе взаимосвязи со средой. Ожирение песца не ведет ни к поредению меха, ни к потере репродуктивной способности, что характерно для лисицы. Это создает возможность для накопления в организме песца большого запаса жира без вреда для вида в целом. Плодовитость песца много выше, чем у лисицы. Для песца характерны миграции, стремление к которым наследственно закреплено. Некоторые другие физиологические отличия песца от лисицы отмечены Н. И. Калабуховым (1951), Л. М. Краснинским, Е. А. Гречишкиной и И. З. Будинской (1950а, б) и другими авторами.

Нетрудно видеть, что приспособления песца и северных разновидностей лисиц носят принципиально различный характер. Можно ли на основании этого представить, в чем заключался первый шаг лисицы в сторону «полярной лисицы» — песца? Нам думается, что можно.

В условиях полярного климата явное преимущество получали те лисицы, которые обладали большей способностью накапливать резервный жир без резкого снижения воспроизводительной способности. В результате влияния среды и отбора возникла и стала необходимостью способность накапливать большое количество жира без ущерба для воспроизводства и густоты волосяного покрова.

Нетрудно понять, какие изменения повлекла за собой эта новая физиологическая особенность: исчезла необходимость в более крупных размерах, изменилась реакция газообмена на изменение температуры, появилась возможность полнее использовать благоприятные периоды года для накопления резервных веществ, возможности физической терморегуляции повысились и т. д.

Таким образом, только упомянутая физиологическая особенность могла стать достаточным основанием для изменения направления приспособлений к полярным условиям существования. Новые особенности позволили зверю расширить ареал в новых своеобразных по условиям существования районах (тундра), что повело к появлению новых черт, завершивших отделение двух видов. (В настоящее время гибридные самцы песца и лисицы бесплодны).

Для того, чтобы покончить с примером, необходимо ответить еще на один вопрос: прошел ли песец в процессе своего становления как вид

«стадию» подвида лисицы? Думается, что ответ должен быть дан только положительный. Для формирования песца было совершенно необходимо, чтобы какая-нибудь популяция лисицы длительное время существовала на севере лесотундры и частично в тундре. Для того, чтобы длительное время существовать в этих условиях, эта популяция должна была иметь крупные размеры, обладать густым меховым покровом и т. д., то есть быть типичной северной разновидностью лисицы. Однако, «шаг в сторону песца» не был сделан до того, как произошли такие изменения в ее физиологии, которые означали начало нового типа приспособлений к полярным условиям, приспособлений более совершенных, позволяющих животному полнее освоить территории, характеризующиеся новыми условиями существования. Анализ возможного хода становления новой видовой формы (песца) из старой (лисицы) приводит к заключению, что поворотным пунктом в развитии одного из подвидов вида является приобретение им таких физиологических особенностей, которые знаменуют собой изменение характера его приспособлений к условиям существования, ставит определенную популяцию животных в новые отношения к среде обитания.

Материал, приведенный в главе I, позволяет считать, что различия между видами в самом деле захватывают такие их физиологические и биохимические особенности, которые означают различный тип приспособлений животных различных видов к условиям существования, определяют различную их реакцию на изменение этих условий. Можно ли на этом основании утверждать, что эти различия возникли именно **в процессе** становления видов, а не приобретены ими уже после того, как обособление вида закончено. Нам думается, что фактическим подтверждением высказываемой гипотезы служит материал главы II, показывающий, что и между подвидами в ряде случаев наблюдаются аналогичные различия, хотя и несравненно реже и несравненно менее резко выраженные.

Таким образом, мысль о том, что процесс возникновения нового вида из одного из подвидов старого заключается в изменении его физиологических и биохимических особенностей, которые означают изменение типа приспособлений к окружающим условиям существования, находит себе непосредственное подтверждение прежде всего в анализе особенностей видов и внутривидовых категорий.

С другой стороны, так как обитание в новых условиях существования в огромном большинстве случаев связано и с изменением условий поддержания энергетического баланса, то, исходя из развиваемых взглядов, можно ожидать, что приспособления к изменению этих условий у видов и внутривидовых групп идут различными путями. Материал главы VIII подтверждает это предположение.

Все это приводит нас к убеждению, что процесс видообразования нельзя рассматривать в качестве простого накопления тех особенностей, которыми характеризуются подвиды; в процессе видообразования неизбежно происходит изменение в направлении самой изменчивости, связанное с изменением типа приспособления к окружающим условиям существования.

Однако, подчеркнем еще раз — для того, чтобы указанное изменение в направлении изменчивости могло иметь место, совершенно обязательно формирование резко выраженного подвида исходного вида, без чего длительное существование отдельных его популяций в новых специфических условиях кажется невероятным.

Таким образом, разновидность, не являющаяся по своему существу зачинающимся видом, создает для его возникновения необходимые воз-

можности. Реализация этих возможностей связана с изменением типа приспособлений к условиям существования.

К сказанному необходимо добавить, что уже в настоящее время имеются факты, которые показывают, что индивидуальная изменчивость животных захватывает и такие признаки, которые, согласно высказываемой гипотезе, могут служить основой для изменения типа приспособлений животных.

Так, например Е. М. Масленникова и Д. Б. Хромач (1954) указывают, что среди крыс наблюдается сильно выраженная индивидуальная изменчивость потребности в витамине B_2. Нетрудно допустить, что в условиях недостатка пищи, содержащей витамин B_2, преимущество получают особи, потребность которых в указанном витамине выражена менее остро. В силу этого отбор будет работать в направлении формирования популяции, менее зависимой от количества витамина B_2 в пище, то есть популяции, стоящей уже в ином отношении к условиям среды.

Известны также индивидуальные вариации потребности в витамине Д у людей; их наследственная закрепленность доказана (H. Harris, 1954).

У коров, в отношении которых применяется концентратный тип кормления, наблюдается гиперфосфоремия и гипокальцемия. Отмечено, однако, что в высокопродуктивных стадах часть коров обладает повышенной резистентностью к такому типу кормления (А. С. Солун, 1954). Естественно, что, так же как и в предыдущем примере, подобные особи в определенных условиях среды получают преимущество и будут отмечены отбором. Поэтому представляет особый интерес указание Солуна о том, что отмеченные особенности отдельных особей наследственно закреплены.

Точными экспериментами доказано, что активность холинэстеразы в сензорных областях коры у крыс подвержена индивидуальной изменчивости: крысы, обладающие большей активностью фермента, обладают более четкой реакцией на освещенность (D. Krech, M. Rosenzweig, E. Bennett, B. Krueckel, 1954).

Естественно, что факты подобного рода известны только в отношении домашних и лабораторных животных как наилучше изученных, но вряд ли можно сомневаться в том, что подобные же отличия между отдельными особями имеют место и в популяциях диких животных.

Это дает основание утверждать, что в природных популяциях всегда имеется материал для отбора особей, отличающихся такими физиологическими и биохимическими особенностями, которые ставят их в своеобразное отношение к среде обитания.

Если допустить, что в определенных условиях развития разновидности она приобретает особенности, которые мы считаем характерными для самостоятельных видов (физиологические и биохимические изменения, которые могут явиться основой нового типа связи животного со средой), то следует полагать, что у ряда подвидов современных видов такие особенности должны быть обнаружены. То, что это действительно так, доказывается многочисленными примерами, приведенными в главе II.

С другой стороны, если в процессе развития подвида у него появляются особенности, свойственные самостоятельным видам, то следует ожидать, что при скрещивании некоторых подвидов будут наблюдаться явления, характерные для межвидовой гибридизации. Это предположение подтверждается многочисленными наблюдениями.

Гибриды Peromyscus maniculatus oreas × P. m. gracilis бесплодны. P. m. oreas не скрещивается с некоторыми другими подвидами того же вида при соприкосновении с ними в природе (T. Lin, 1954). О половой изоляции двух подвидов Peromyscus maniculatus говорят некоторые экспериментальные данные (Harris Van T., 1954).

Самцы второго поколения от скрещивания P. t. truei × P. t. griseus бесплодны, а самки обладают пониженной плодовитостью (L. Dice & M. Liebe, 1937). Сэмнеру (F. Sumner, 1915) не удалось получить потомства от скрещивания Peromyscus maniculatus gambelii × P. m. rubidus.

Потомство от скрещивания некоторых подвидов домовой мыши обладает высокой энергией роста, что указывает на их жизнеспособность, однако среди новорожденных наблюдается большая смертность — черта, характерная для межвидовых гибридов (C. Little, 1928). Есть указания относительно пониженной плодовитости некоторых подвидов голубей (Ch. Withman, 1919). Пониженной жизнеспособностью обладают помеси Thomomys bottae passilis × Th. b. meva (L. Ingles & J. Wormand, 1952).

Rana pipiens из северо-восточных штатов Северной Америки и из Восточной Мексики ведут себя как виды (J. Moor, 1946). Hyla aurea из различных районов Австралии при скрещивании дают уродливых потомков. Гибриды западных и восточных форм Crinia signifera абсолютно нежизнеспособны (J. Moor, 1954). Некоторые факты подобного ряда известны и для домашних животных (А. И. Лопырин, 1953).

Эти примеры, свидетельствующие о наследственной физиологической несовместимости подвидов, не следует смешивать с такими случаями, когда бесплодность различных внутривидовых форм связана с резкими различиями в размерах или скоростью роста эмбрионов. Ограничимся одним примером.

В некоторых районах Ассама домашние буйволицы кроются дикими быками (домашняя и дикая форма относятся к одному виду — Bubalus bubalus). Спаривание не всегда приводит к оплодотворению, а еще чаще самки гибнут из-за крупных размеров плода. Наконец, 75% телят гибнет в первые 8 дней, так как мать не может обеспечить их достаточным количеством молока (E. Gee, 1953). Вполне допустимо, что аналогичные явления имеют место и при скрещивании различных подвидов в природе.

Большое биологическое значение затронутого вопроса и слабая его изученность позволяет нам привести несколько примеров из беспозвоночных. По этому поводу И. А. Рубцов (1948) пишет: «Расы трихограммы, например, не скрещиваются, как и у малярийного комара, или дают стерильное потомство, то есть ведут себя как хорошие линнеевские виды». Различия копуляционного аппарата у наиболее резко выраженных разновидностей жужелицы Carabus monilis столь велики, что исключают возможность успешной копуляции (H. Franz, 1929).

Развиваемая здесь схема возникновения нового вида из одного из подвидов исходного делает понятным, почему в огромном большинстве случаев виды не связаны друг с другом переходами.

Формы, которые с полным основанием можно считать переходными между видами известны; число таких форм немалое. Но это «немалое» число «переходных» форм исчезающе мало по сравнению с тем, сколько бы их должно было быть, если считать процесс видообразования простым продолжением процесса образования подвида. Нам кажется, что этот вывод очевиден для любого беспристрастного исследователя; в противном случае нам надо было бы встать на путь признания антинаучной «теории» о затухании эволюции. «Ведь если течение развития вида постепенное, или более или менее равномерное, то мы должны видеть громадное число неразъединенных видов, переходов между видами. Но этот нет. Неразъединенные виды большая редкость» (П. В. Серебровский, 1941).

Как известно, Дарвин объяснял отсутствие переходных форм их вымиранием, как менее приспособленных. На фоне современного уровня наших знаний это положение уже не может быть принято, во всяком

случае в качестве единственной или главной причины наличия хиатуса между видами.

Говорить, о большей или меньшей приспособленности отдельных подвидов нельзя, так как приспособлены они к различным физико-географическим условиям.

Становится все более и более очевидным, что разрывы между видами являются естественным результатом самого процесса видообразования.

Однако большинство исследователей молчаливо обходят причины отсутствия между видами переходных форм, полностью придерживаясь при этом дарвиновской схемы дивергенции или же объясняют это разнообразием природных условий, к которым приходится приспосабливаться различным формам. «Два эволюционных пути, первоначально составлявших один, развивались каждый по своим направлениям все далее и далее в силу бесконечного разнообразия экологических условий развития, и уже a priori они имеют больше шансов разойтись, нежели обратно» (П. В. Серебровский, 1941). Однако такое объяснение недостаточно для того, чтобы понять, почему разрывы имеют место именно между видами, в то время как приспособление подвидов одного вида к самым разнообразным условиям существования (в отдельных случаях от тундры до пустыни) не ведет к появлению хиатусов, несмотря на то, что экстерьерные различия между крайними подвидами часто бывают более значительными, чем между близкими видами. Хиатуса между подвидами не возникает и в том случае, когда они обитают в двух различных по условиям существования районах, не связанных «переходными» районами. В этом случае, однако, отсутствие хиатуса проявляется в характере индивидуальной изменчивости.

Приводимая выше схема представляет собой попытку ответить на этот вопрос. Начало новому виду дает один из подвидов старого, который превращается в новый вид в силу того, что в определенных условиях это является наиболее совершенным способом приспособления. Сказанное полностью относится и к мономорфным видам. Только в этом случае начало новому виду дает одна из популяций исходного вида, не обладающая особенностями, которые считаются характерными для подвида. В процессе превращения подвида в вид, хиатус возникает как результат измененного типа реакции организма на внешние условия. В дальнейшем этот хиатус исчезнуть не может, так как даже в том случае, если новый вид попадет в условия, аналогичные условиям существования старого вида, его приспособительная реакция на эти условия будет уже иная, так как иным будет его отношение к среде обитания.

Можно возразить, что любые изменения организма — морфологические, биохимические, физиологические — так или иначе изменяют отношение организма к среде обитания. В самом деле, увеличение размеров тела или увеличение густоты шерстного покрова делают животное более стойким по отношению к низким температурам; изменение окраски делает его более или менее заметным на фоне окружающей среды; увеличение размеров сердца или увеличение количества гемоглобина в крови позволяет легче переносить условия, связанные с большими затратами энергии; увеличение размеров печени позволяет безболезненно переносить кратковременные периоды нехватки корма; незначительные изменения в строении органов локомоции отражаются на способности животного к передвижению и т. д. и т. д. В этом смысле любое изменение морфологии или физиологии животного прямо или косвенно связано с изменением его отношения к среде обитания. В этом смысле подвидовые особенности животных определяют своеобразное отношение животных к окружающей их среде обитания: северные подвиды, например, способны

поддерживать нормальное существование в условиях, в которых южные подвиды того же вида существовать не могут — это связано (если речь идет о млекопитающих) с их более крупными размерами, более густым шерстным покровом, рядом морфо-функциональных приспособлений и т. п. То же самое можно сказать и о подвидах, приспособленных к жизни в горах, в пустынях, в различных почвенных, климатических и т. п. условиях.

Чем же в таком случае отличаются подвидовые особенности от видовых, как мы их себе представляем на основании приведенных данных? Возникновение подвидовых особенностей связано с изменением направления отбора, которое произошло в силу изменения внешних условий. В условиях Заполярья отбор пойдет по линии закрепления крупных и густоопушенных вариантов, в пустыне — отбор будет работать в пользу более мелких особей и т. д. В отношении любого хорошо изученного подвида можно с очень большой степенью вероятности указать, какому примерно направлению отбора обязан он своим существованием *.

Другое дело те особенности животных, которые мы считаем характерными для видов. Способность поддерживать нормальное существование при остром недостатке какого-нибудь витамина делает его менее зависимым от состояния кормовой базы и ее сезонной изменчивости; животное с большей эффективностью сможет использовать такие корма, биологическая ценность которых ограничивается недостатком указанного витамина. В отличие от типичных подвидовых особенностей, такая особенность животного изменяет его отношение к среде при неизменности окружающих его условий; это с неизбежностью отразится на направлении отбора в данной популяции. Если в популяции, нормальное существование которой зависит от содержания витамина в корме, отбор шел в пользу особей, способных наиболее полно использовать витаминоносные корма, то в популяции, освободившейся от этой зависимости, отбор пойдет в пользу особей, которые лучше способны использовать наличные корма вне зависимости от содержания в них витаминов. В какие бы условия не попадала данная популяция (или какая-то часть ее), различие в их отношении к среде обитания сохраняется.

Аналогичное рассуждение справедливо во всех случаях, когда речь идет о таких особенностях животных, которые определяют различную способность животных к использованию кормов. Изменение таких особенностей животных, которые связаны с повышением их способности использовать благоприятные условия существования для накопления резервных веществ в наиболее целесообразной форме, также меняет форму их связи со средой обитания: они становятся менее зависимыми по отношению к продолжительности неблагоприятных сезонов, а следовательно, менее ограничены в расширении своего ареала и в расширении числа занимаемых биотопов.

Изменение химического состава молока, способствующее более быстрому росту и развитию молодняка, допускает более быстрое размножение животных и способствует более быстрому восстановлению нормального состояния самки после родов и лактации; изменение содержания миоглобина в тканях полуводных животных допускает использование кормов, находящихся под водой. То же самое справедливо и в том случае, когда речь идет о бесконечном, по существу, числе признаков, меняющем отношение животных к среде обитания. Естественно, что среди

---

* За исключением, может быть, островных форм, возникших в результате развития небольшой группы особей в условиях изоляции и действия генетико-автоматических факторов.

этих признаков — не только признаки физиологические и биохимические, но и морфологические.

Обычно, в тех, к сожалению редких, случаях, когда говорят о подобных особенностях различных видов, их биологическое значение оценивается как приспособление, связанное с экологическими особенностями вида. Необходимо при этом подчеркнуть, что это такое приспособление, которое определяет специфическое отношение вида к конкретной среде обитания.

Таким образом, существо нашей гипотезы может быть определено следующим образом: выделение новой видовой формы из старой связано с консолидацией в одной из популяций исходного вида таких особенностей, которые изменяют отношение животных к среде обитания и ведут, следовательно, к изменению направления отбора в данной популяции, в силу чего при любых условиях среды направление ее развития будет отличаться от направления развития других популяций вида.

В процессе развития нового вида происходит изменение всех его особенностей, в том числе и биохимических, которые, в отличие от приспособления подвидов, играют большую роль в сохранении энергетического баланса организма.

Специфика приспособлений как основная характеристика вида, своеобразное отношение к среде как исходный пункт его развития —такова сущность гипотезы, которую мы пытались обосновать материалами, приведенными в предыдущих главах.

Можно ли уже на стадии подвида выяснить, соответствуют ли его особенности рамкам характерной для данного вида внутривидовой изменчивости, или она приобрела уже некоторые особенности, выходящие за эти рамки и создающие, таким образом, предпосылки для образования нового вида?

В самом деле, ведь если наше рассуждение правильно, то подвиды нельзя рассматривать как нечто биологически равноценное: оставаясь одной из форм существования вида, определенная разновидность может одновременно с этим являться «шагом» к возникновению нового вида.

Есть ли в наших руках критерий для определения того, каково эволюционное значение рассматриваемого нами в том или ином случае конкретного подвида?

В качестве такого критерия могут быть использованы следующие показатели.

1. Размах индивидуальной изменчивости в пределах популяции.
2. Направление изменчивости при изменении внешних условий.
3. Характер взаимосвязи с внешней средой.

Если признаки данного подвида полностью покрываются диапозоном индивидуальной изменчивости другого или других подвидов — это можно рассматривать в качестве несомненного свидетельства в пользу того, что она полностью укладывается в «норму вида». Каждый зоолог знает, что таких подвидов описано очень и очень много. Часть из них, возможно, не заслуживает выделения в самостоятельную систематическую единицу, другие же, безусловно, реальны и их выделение вполне оправдано: если популяция в целом, занимающая обширный и самостоятельный ареал, хорошо отличается от соседней, и эти отличия стойко сохраняются из года в год,— есть законные основания выделить ее в особый подвид.

В других случаях данный подвид не только «в среднем» хорошо отличается от соседнего, но и признаки большинства его представителей выходят за рамки индивидуальной изменчивости других подвидов. В этом случае критерием для решения поставленного вопроса может служить направление географической изменчивости. Если особенности

данного подвида идут в направлении, характерном для данного вида, есть основания считать, что мы имеем дело с проявлением типичной внутривидовой изменчивости.

Наоборот, во всех тех случаях, когда особенности данного подвида нарушают обычные для вида закономерности географической изменчивости, есть основания полагать, что развитие его пошло по пути преобразования некоторых биологических свойств вида.

Если, например, в пределах вида северные разновидности крупнее южных, то подвид, представляющий собой исключение из этого правила, должен рассматриваться как зачаток нового типа взаимосвязи со средой, который может послужить основой для возникновения нового вида. То же самое можно сказать и в отношении таких признаков как окраска, пропорции тела и т. д.

Для большинства видов млекопитающих и птиц, например, характерно увеличение размеров с юга на север. Однако у трехпалого дятла некоторые северные формы мельче южных. Наиболее крупный подвид белой куропатки Lagopus lagopus major распространен на юге, в лесостепной зоне.

Наиболее крупный подвид белки — телеутка заселяет южные лесостепные боры (Sciurus vulgaris exalbidus). Наиболее мелкий заяц беляк (Lepus timidus gidhiganus) обитает в наиболее суровых климатических условиях: в Восточной Сибири, Якутии.

У близких, но уже консолидированных как виды форм, различия в закономерностях географической изменчивости проявляются очень резко, чем подчеркивается различие их реакций на изменение условий существования. Приведем два примера: один из класса млекопитающих, другой из класса рептилий.

Лесные мыши Apodemus sylvaticus и A. flavicollis, несомненно, два очень близких вида. Отдельные популяции flavicollis настолько близки к sylvaticus, что без помощи анализа географической изменчивости сравниваемых форм трудно установить их видовую самостоятельность. Такой анализ, предпринятый Аргиропуло (1946), показал, например, что Apodemus из Армении — это A. flavicollis, в то время как на основании изолированного изучения только одной этой популяции обосновать подобный вывод было невозможно. Аргиропуло отметил, что сравниваемые виды резко отличаются по характеру изменчивости: географическая изменчивость A. flavicollis выражена более отчетливо, чем у A. sylvaticus.

Два близких вида ящериц Lacerta agilis и L. viridis на востоке представлены подвидами L. a. exiqua и L. v. strigeata, настолько сходными между собой, что их видовая самостоятельность казалась более чем сомнительной (O. Cyren, 1924). Однако географическая изменчивость их резко различна. В результате на западной границе ареала L. agilis и L. viridis выступают как два резко ограниченных вида.

В последнее время описано много случаев различной географической изменчивости близких видов (см. например, A. H. Müller, 1956). Это освобождает нас от необходимости приводить аналогичные примеры.

Наконец, различная морфологическая реакция разных подвидов на изменения условий существования может быть доказана экспериментально. При разведении в неволе в течение ряда поколений Microtus gregalis major, их окраска остается практически неизменной; окраска же M. gregalis gregalis изменяется и притом таким образом, что отличия между подвидами становятся еще более резкими. Определение окраски животных проводилось при помощи колориметрирования, что позволило установить статистическую достоверность наблюдающихся изменений (С. С. Шварц, К. И. Копеин, А. В. Покровский, 1959).

Нарушения типичных для вида закономерностей географической изменчивости могут, по нашему мнению, рассматриваться как показатель возникновения принципиально новых взаимосвязей популяций данного вида со средой.

Однако во многих случаях эти новые взаимосвязи констатируются не косвенно, а непосредственно. О них говорилось в предыдущих главах. Следует только еще раз подчеркнуть, что устанавливаемые биологические особенности подвидов только в том случае могут быть расценены как зачаток новых взаимосвязей со средой, если есть уверенность, что это не простое проявление высокой экологической пластичности вида.

Теперь следует остановиться еще на одном, пожалуй, наиболее трудном вопросе. Несомненно, что новый тип взаимосвязи со средой может возникнуть не только в результате изменения физиологических особенностей организма под влиянием длительного пребывания в определенных условиях существования и естественного отбора, но и в результате прогрессивного развития тех же самых особенностей, которыми отличаются разновидности внутри вида.

Возьмем в качестве примера хотя бы уже упомянутые виды дарвиновых вьюрков — C. psittacula и C. pauper. Как указывалось, Лэк доказал, что между этими видами существует непрерывный ряд переходов и особенности их заключаются в развитии тех же самых признаков, которыми отличаются подвиды первого вида (отличия в размерах и строении клюва). Автор справедливо рассматривает различия в форме клюва в качестве приспособления к различной пище. Следовательно, развитие подвидовых особенностей привело в конечном итоге к образованию отличий, определяющих различия в характере питания и при совместном существовании. Различный характер питания не может не повлечь за собой изменений физиологического порядка и, следовательно, развившиеся из разновидностей виды различаются и по физиологии: накопление количественных изменений ведет к качественному изменению признака, которое заключается в возможности использовать другие корма, то есть ведет к изменению взаимосвязи организма со средой. *Таким образом, мы получаем критерий для суждения о мере количественных изменений при их переходе в качественные: они заключаются в изменении типа связи организма со средой.*

Конкретное представление об этих изменениях дает другой пример Лэка, касающийся также двух близких видов того же рода Camarhynchus: psittacula и pallidus, развившихся также из подвидов, отличающихся размерами клюва. Клюв C. pallidus — прямой и длинный — приспособлен к долблению дерева, чего C. psittacula делать не может. Помимо этого, C. pallidus специализирован к лазанию по вертикальным стеблям и способен извлекать насекомых из щелей и трещин. В результате оба вида живут бок о бок не смешиваясь и не вступая в соревнование друг с другом.

Южные формы тростниковой овсянки (Emberiza schoeniclus) отличаются от северных более толстым и сильным клювом. Эти изменения носят географически последовательный характер. Овсянки, заселяющие дельту р. Или (Emberiza schoeniclus pyrrhuloides), отличаются от северных и характером питания: пользуясь своим мощным клювом, они ломают пазухи листьев и кормятся извлеченными из них личинками насекомых. Значение этих особенностей различных подвидов тростниковой овсянки раскрывается исключительно важным наблюдением Б. К. Штегмана (1948). В ареале E. s. pyrrhuloides зимует подвид E. s. passerina, питающийся семенами лебедовых. Зимой 1945—1946 гг. снег занес лебеду, поэтому E. s. passerina, лишившись корма, изменили место зимов-

ки и улетели дальше, в то время как птицы местного подвида благополучно пережили зиму. Этот пример ясно показывает, что изменения одного из признаков животного по мере их накопления приводят к изменению типа связи со средой.

Следовательно, процесс типичной внутривидовой географической изменчивости в отдельных случаях приводит к появлению таких особенностей, которые можно рассматривать как основу для возникновения принципиально новых взаимоотношений организма со средой. Однако в этом случае сам процесс видообразования непосредственно не создает разрывов между видами. Эти разрывы могут образовываться в процессе дальнейшего развития видов как следствие различий в их взаимосвязях со средой. Тем не менее при таком течении процесса видообразования вполне мыслимы «неразделенные виды», что в отдельных случаях и наблюдается в природе *. Редкость подобных случаев заставляет, однако, признать, что этот второй путь видообразования имеет в эволюции животных относительно подчиненное значение.

Таким образом, образование нового качества — нового вида — может происходить не только в результате постепенного накопления качественных особенностей, изменяющих отношение организма к среде, но и в результате накопления количественных особенностей и перехода их в качественные.

Из сказанного вытекает, что в природе имеют место, по крайней мере, два различных хода процесса видообразования. Однако в обоих случаях решающим фактором является изменение условий существования отдельных популяций вида.

Приобретенные особями данной популяции особенности, которые могут быть названы «видовыми», отнюдь еще не означают, что перед нами новый вид. Для этого необходимо, чтобы популяция приобрела новые видовые особенности, направленные на поддержание ее численности на определенном уровне, консолидацию и расширение ареала, установление новых связей с другими видами и т. д. К этим видовым особенностям следует отнести: плодовитость, структуру популяций, определенный тип динамики возрастного и полового состава, сезонные и суточные миграции и перемещения, определенные «механизмы» поддержания жизнеспособности популяции на высоком уровне (В. Н. Павлинин и С. С. Шварц, 1955), биологические особенности разновозрастных животных и т. д.

Основываясь на вышеизложенном, мы пытаемся дать принципиальное определение понятию «подвид» применительно к позвоночным животным.

Подвид — есть форма существования вида, занимающая определенный участок ареала вида, возникающая в процессе приспособления отдельных его популяций к определенным условиям существования, характеризующаяся общей для вида в целом приспособительной реакцией на определенные условия существования и единым типом взаимосвязи со средой и создающая в процессе своего развития условия для зарождения в недрах старого вида новых видовых качеств.

Подвид, таким образом, есть реакция одной из популяций вида на определенные условия существования.

В первых главах настоящей работы показано, что не только виды, но и подвиды отличаются сложным комплексом признаков, среди которых признаки биохимические и физиологические.

---

* Следует, однако, еще раз подчеркнуть, что виды «неразделенные» по изученным признакам, могут в действительности быть разделенными хиатусом, касающимся таких особенностей животных, которые в настоящее время еще не изучены.

Наша попытка определить специфику вида на основе сравнительного анализа развития группы интерьерных признаков животных дает возможность видеть, что принципиальное отличие вида от различных внутривидовых категорий (в том числе и подвидов) заключается в характере приспособлений, направленных на поддержание энергетического баланса в определенных условиях существования *.

Подвид	Вид
Морфологическая характеристика подвида никогда не может быть распространена на всех его представителей. Наличие «нетипичных» особей — характернейший признак подвида как систематической категории. «Нетипичные особи», как правило, сходны, а иногда и тождественны «типичным» особям другого подвида того же вида.	Морфологическая характеристика вида в принципе распространяется на всех его представителей. Наличие особей, уклоняющихся от видового типа, является очень редким исключением. У нетипичных особей никогда не обнаруживается более или менее полного сходства с представителями близкого вида.
Индивидуальная изменчивость в пределах подвида приводит к появлению отдельных особей, трудно отличимых от представителей другого подвида того же вида, отдаленного иногда громадным расстоянием и не связанного с рассматриваемой разновидностью генетически. Это важнейшее проявление параллелизма индивидуальной и географической изменчивости в пределах вида указывает на принципиальное тождество взаимосвязи различных подвидов одного вида со средой и на единые закономерности, управляющие индивидуальной изменчивостью различных подвидов одного вида даже и в том случае, когда морфологические различия между подвидами больше, чем между близкими видами.	В порядке проявления индивидуальной изменчивости в рамках определенного вида не констатировано появление особей, приближающихся к другому виду, а, тем более, неотличимых от него **.
Потомство от скрещивания подвидов неограниченно плодовито, обладает повышенной жизненностью и повышенной способностью приспособления к разнообразным условиям существования. Это увеличивает эволюционные возможности вида и исключает возможность совместного существования двух разновидностей одного вида. При отсутствии изоляции (в том числе и экологической) подвиды одного вида будут представлять единое взаимноскрещивающееся единство.	Потомство от гибридизации близких видов, даже в тех случаях, когда оно неограниченно плодовито, обладает пониженной приспособляемостью (если не в первом, то в последующих поколениях). Это создает предпосылки для совместного существования близких видов и их самостоятельной эволюции.
При сходных изменениях условий среды, изменения различных подвидов принципиально тождественны изменениям отдельных особей, подвергающихся анало-	При изменении внешней среды, допускающем нормальное размножение и поддержание численности вида, особенности вида остаются неизменными. Конста-

* При этом мы исходим из признания теории Н. И. Калабухова (1946), согласно которой основа всякой адаптации есть сохранение энергетического баланса.

** Для позвоночных животных не известно ни одного случая прямого порождения одного вида другим. Известно лишь очень незначительное число случаев, когда потомки определенного вида обладали некоторыми чертами сходства с особями, принадлежащими к другому виду. Так, среди популяции лесных мышей в большем или меньшем количестве встречаются иногда особи с развитым горловым пятном, что является характерным признаком желтогорлой мыши (Apodemus flavicollis). Описан случай, когда две особи зарянки (Erithacus rubecula) из Англии имели окраску, очень похожую на окраску японского соловья Luscinia akahagi (J. Harrison, 1946). Вряд ли нужно доказывать, что примеры эти (хотя и в высшей степени интересные) не идут ни в какое сравнение с тем, что наблюдается в отношении разновидностей.

гичным воздействиям. Этим подчеркивается принципиальное тождество в реакции различных подвидов одного вида на изменение внешних условий и указывает тем самым на принципиально тождественный тип взаимосвязи различных подвидов одного вида со средой.	тируемые изменения у различных видов при сходных изменениях внешней среды могут быть принципиально различными и не аналогичны изменениям отдельных особей, подвергающихся подобным воздействиям. Этим подчеркивается принципиальное различие в реакции различных видов на изменение внешних условий и указывает тем самым на различный тип взаимосвязи различных видов с внешней средой.
У подвидов одного вида, находящихся в различных условиях поддержания энергетического баланса, различия в уровне обмена веществ обеспечиваются морфофункциональными изменениями.	У близких видов различия в уровне обмена веществ сопровождаются менее значительными отличиями их морфофункциональных особенностей, что указывает на принципиальное различие в механизме приспособления к определенным условиям поддержания энергетического баланса у подвидов одного вида и у различных видов. Ведущими приспособлениями к изменившимся условиям поддержания энергетического баланса являются приспособления тканевого, биохимического порядка, определяющие своеобразный тип взаимосвязи организма данного вида со средой.

Сопоставление проанализированных ранее фактов создает основу для более детального обсуждения вопроса о сути различия между близкими видами и подвидами одного вида.

Наши исходные положения мы представляем в схематической форме. Их обоснование дано в предыдущих главах.

Подчеркнем еще раз, что в приведенной схеме имеются в виду только наземные позвоночные животные; для беспозвоночных и тем более растений эта схема неприменима во многих существенных отношениях.

Если в условиях, допускающих нормальное существование вида (имея прежде всего в виду нормальное размножение и поддержание численности на характерном для вида уровне), изменение среды не отражается на признаках, характеризующих данную форму как вид, а подвидовые особенности подвергаются существенным изменениям, то это свидетельствует о том, что в характеристику вида (как систематической категории) в обязательном порядке должна включаться его способность приспосабливаться к различным условиям существования при сохранении своих видовых особенностей.

Способность отдельных популяций вида приспособительно реагировать на определенные условия существования, не изменяя своей видовой специфики,— одна из основных характеристик вида. При этом, вряд ли есть необходимость доказывать, что приспособительная реакция подвида связана с изменением его специфических особенностей. Изучение изменчивости домашних животных в этом смысле особенно показательно: при изменении условий содержания или существования порода очень быстро теряет специфические особенности при неизменности видовых свойств.

Если различные подвиды вида на сходные изменения внешних условий реагируют одинаковым образом, то это означает, что видовая общность заключается в единой реакции на изменение внешних условий (понимая под этим как реакции отдельных особей, так и изменения популяции в целом под влиянием естественного отбора).

Частным проявлением указанной закономерности является отчетли-

вый параллелизм индивидуальной и географической изменчивости в пределах вида.

Основываясь на приведенных ранее фактах, основным свойством вида, из которого вытекают многие другие существенные его особенности, мы считаем его реакцию на внешние условия, понимая под этим изменение его биологических, морфологических, физиологических, биохимических особенностей при изменении внешней среды.

В основе специфической реакции различных видов на внешние условия лежит специфика их физиологических и биохимических особенностей. (Подчеркиваем еще раз, что эта точка зрения находит себе подтверждение в анализе морфологических особенностей вида и разновидностей).

Если различные виды отличаются друг от друга реакцией на изменение условий существования, то между ними неизбежно должен возникнуть хиатус, так как ждать появления принципиально одинаковых особей среди форм, различно реагирующих на изменение внешних условий, невозможно.

Диагностический разрыв мы рассматриваем, следовательно, как результат различной реакции близких видов на условия существования.

В предыдущих главах мы уделяли главное внимание вопросу изменчивости признаков подвидов, здесь же следует подчеркнуть, что наследственная закрепленность подвидовых особенностей должна считаться доказанной многочисленными наблюдениями. Часть из них уже приводилась. С другой стороны, в ряде случаев удается непосредственно доказать, что при скрещивании подвидов одного вида с животными, принадлежащими к другому виду, в потомстве обнаруживаются не только признаки исходных видов, но и признаки конкретной внутривидовой формы. Важно отметить, что указанная закономерность имеет настолько серьезное значение, что учитывается в практике. Так, например, для получения горно-вьючных мулов в качестве муломаток используют лошадей степных верховых пород, обладающих крепкой спиной и крепкими копытами (А. Ф. Доброхотов, 1949).

Наконец, в целом ряде случаев наследственная закрепленность подвидовых особенностей животных доказана экспериментально. В качестве примера можно привести исследования, проведенные с различными видами рода Peromyscus (F. Summer, 1915, 1923, 1932), на фазанах (H. Poll, 1910), на голубях (Ch. Withman, 1919) и других позвоночных.

Сказанное не означает, что характерные особенности всех известных в настоящее время подвидов позвоночных животных — наследственны. Наоборот, есть серьезные основания полагать, что большое количество подвидов, например, у грызунов не являются формами, особенности которых наследственно закреплены. Их выделение основано на таких признаках как незначительные отличия в окраске, размерах, пропорциях тела и т. п., то есть признаках, очень легко изменяющихся под влиянием изменений условий существования в первом же поколении. Законно полагать, что в пределах определенного ареала, характеризующегося специфическими условиями среды, может формироваться специфический фенотип животных данного вида даже без существенных изменений в генетической структуре популяции. Данные экспериментальных исследований, приведенные в главе III, делают это предположение вполне обоснованным. Однако в целом ряде случаев в наследственной закрепленности подвидовых особенностей сомневаться не приходится. Это дает возможность подчеркнуть, что изменение наследственной природы подвидов происходит на основе сохранения наследственной природы того вида, к которому они принадлежат. При изменении подвидовых особенностей, видовая специфика остается постоянной.

Видовые особенности допускают приспособление отдельных популяций вида к разнообразным условиям среды путем изменения тех или иных морфологических, физиологических, биохимических, физических свойств животных, что обеспечивает возможность процветания вида в разнообразных условиях существования.

Учитывая приведенные в настоящей работе данные и теоретические соображения, изложенные в последних главах, мы получаем основание для формулирования определения биологической сущности вида, как основной систематической категории.

Вид есть совокупность особей, характеризующаяся специфической морфо-физиологической реакцией на внешние условия и обладающая, в силу этого, морфологической определенностью, сохраняющейся в процессе приспособления отдельных популяций вида к различным условиям существования. Из этой характеристики и вытекают его главнейшие биологические свойства, определяющие специфику вида как основной систематической категории.

1. Специфические общевидовые приспособления, направленные на поддержание его численности и жизненности его отдельных популяций.

2. Наличие диагностического перерыва (хиатуса) между близкими видами.

3. Самостоятельный ареал.

4. Ограниченная плодовитость и приспособляемость межвидовых гибридов.

5. Возможность приспособления отдельных популяций вида к различным условиям существования при сохранении основных свойств вида.

6. Параллелизм индивидуальной и географической изменчивости внутри вида.

Процесс видообразования — есть процесс наиболее совершенного приспособления одной из популяций исходного вида к новым условиям существования, основанный на изменении взаимосвязи организма со средой.

Внешним выражением нового типа взаимосвязи со средой является специфическая морфо-физиологическая реакция на определенные условия существования.

ЛИТЕРАТУРА

Абдергальден Е. Исследование гибридов при помощи защитно-протеинозной реакции. Физиол. журн. СССР, т. XXIV, в. 1—2, 1938.

Авдеева, М., Проворотова Е., Савич Н. и Терентьева Е. Химические и физико-химические свойства крови овец романовской и гемпширской пород. Биол. журн., т. 1, в. 5—6, 1932.

Аврех В. В. и Калабухов Н. И. Кровное родство горных и равнинных форм лесной мыши (Apodemus sylvaticus) и других близких видов мышей. Зоол. журн., т. XVI, в. 1, 1937.

Акопян К. А. Сравнительные данные о составе крови остфризов, ярославок и их метисов. Докл. ВАСХНИЛ, № 12, 1929.

Акопян К. А. Показатели крови у коров разных пород. «Успехи зоотехн. науки», т. IV, в. 11, 1937.

Александров В. Я. О связи между теплоустойчивостью протоплазмы и температурными условиями существования. ДАН СССР, т. 88, № 1, 1952.

Арав И. М. Картина крови у завозного и местного зебувидного крупного рогатого скота в Таджикистане. Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, в. 24, Сталинабад, 1950.

Аргиропуло А. И. К вопросу об индивидуальной и географической изменчивости у некоторых видов рода Apodemus. Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. VIII, Л., 1946.

Арнольди К. В. К вопросу о непрерывной географической изменчивости в ее общем и таксономическом значении. Зоол. журн., т. XVIII, в. 4, 1939.

Архангельская Н. А. Об изменениях чувствительности к аноксии у гетеротермных организмов. Бюлл. экспер. биол. и мед., № 11, 1949.

Аршавский И. А. Механизмы возникновения приспособительных реакций к гипоксии в онтогенезе. Конф. по кислородной недостаточности организма, Киев, 1948.

Ашмарин И. П. Изучение свойств сократительных белков мышц при помощи новых методических приемов. «Биохимия», в. 3, 1951.

Бажанов В. С. К систематике двух видов сусликов из Казахской ССР. Вестн. Казах. фил. АН СССР, № 5/8, 1945.

Барбашова З. И. Материалы к проблеме акклиматизации к низким парциальным давлениям кислорода. Изд. АН СССР, 1940.

Барбашова З. И. и Гинецинский А. Г. Особенности приспособления к высоте у гиссарских овец. Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, 1942.

Барбашова З. И. Новые данные о механизме акклиматизации к гипоксии. Сб. «Кислородная терапия и кислородная недостаточность», Киев, 1952.

Бей-Биенко Г. Я. О зонально-экологическом районировании саранчевых. Труды по защите растений, т. 1, в. 1, Л., 1930.

Берг Л. С. Рыбы. Т. III, в. 2, Пг., 1914.

Берг Л. С. О ботанической номенклатуре и о понятии вида у ботаников. Природа, № 9, 1950.

Благовещенский А. В., Вадова А. В. Каталаза крови теплокровных и холоднокровных животных. Бюлл. экспер. биол. и мед., т. III, в. 4, 1937.

Благовещенский А. В. Биохимические факторы естественного отбора у растений. Журн. общ. биол., т. VI, в. 4, 1945.

Бианки В. Л. Вид и подчиненные таксономические формы. Русск. зоол. журн., т. 1, в. 9—10, 1916.

Биохимия рыб. ИЛ, 1953.

Бобринский Н. А. Основные сведения по систематике. Определитель млекопитающих СССР. М., Изд-во «Сов. наука», 1944.

Богданов Е. А. Происхождение домашних животных. Спб, 1913.

Боголюбский С. Н. Эволюционная морфология домашних животных. Изв. АН СССР, сер. биол., в. 2—3, 1936.

Боголюбский С. Н. Опыт анализа комплекции разводимых зверей сем. Canidae. Труды ин-та морфол. имени А. Н. Северцева, т. 3, М., 1939 а.
Боголюбский С. Н. О сравнительной комплекции домашних и диких овец. ДАН СССР, т. XXV, в. 3, 1939 б.
Боголюбский С. Н. Соотношение массы органов и размеров тела у разводимых Mustelidae. Труды Моск. зоотехн. ин-та, т. 1, М., 1941.
Борисов П. Г. Рыбы реки Лены. Труды Якутской комиссии АН СССР, 1928, (Цит. по Н. И. Никольскому «Межвидовая гибридизация рыб», 1952).
Букин В. Н. и Скоробогатова Е. П. Печень китов как сырье для получения витамина А. Витаминные ресурсы рыбной промышленности. Изд-во АН СССР, 1951.
Булатова Н. Н. Физиологические особенности высокогорных животных. Канд. дисс., Л., 1953.
Быков К. М. и Слоним А. Д. Среда обитания и физиологические функции в организме млекопитающих. Вестник АН СССР, в. 9, 1949.
Васильев А. В. Гематология сельскохозяйственных животных. М., Сельхозгиз, 1948.
Верболович П. А. Влияние тренировки на содержание миоглобина в мышцах собак. Бюлл. экспер. биол. и мед., в. 29, 1950.
Верболович П. А. Миоглобин и его роль в физиологии животного организма. Успехи совр. биол., т. XXXI, в. 2, 1951.
Вержбинская Н. А., Крепс Е. М., Фетисенко И. В., Ченыкаева Е. Ю., Матова Е. Г. О влиянии высокогорных условий на угольную ангидразу крови. Журн. общ. биол., т. IX, в. 4, 1948.
Вержбинская Н. А. Цитохромная система мозга в филогенезе позвоночных животных. Физиол. журн. СССР, т. XXXIX, № 1, 1953 а.
Вержбинская Н. А. Цитохромная система мозга в филогенезе позвоночных животных. Физиол. журн. СССР, т. XXXIX, в. 1, 1953 б.
Вестник ЛГУ, Дискуссия о виде — отчет сессии. № 10, 1954, стр. 43—92.
Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и размеры ракообразных. Журн. общ. биол., т. XI, в. 5, 1950.
Виноградов Б. С. и Аргируполо А. И. Определитель грызунов. М., Изд-во АН СССР, 1941.
Виноградов Б. С. и Громов И. М. Грызуны фауны СССР. М., Изд-во АН СССР, 1952.
Виноградов А. П. Химический элементарный состав организмов моря. Труды биохим. лаборатории АН СССР, т. VI, М., 1944.
Виноградов А. П. Биохимия. БСЭ, т. V, 1950.
Виноградова З. А. Сравнительная характеристика содержания витамина А в печени рыб Черного моря. «Витамины», Киев, Изд-во АН УССР, 1953.
Владимиров Г. Е. Изменения обмена веществ при кислородном голодании и при акклиматизации к высотам. Конф. по кислородной недостаточности организма. Киев, 1948.
Воронцова М. А. Восстановление утраченных органов у животных и человека. М., Изд-во «Сов. наука», 1953.
Гавриленко Н. М. Содержание витамина А в печени некоторых млекопитающих и птиц Чукотки. Сообщ. Дальневост. фил. АН СССР, в. 4, Владивосток, 1952.
Гауровитц Ф. Химия и биология белков. М., ИЛ, 1953.
Генн Д. Д. Температура тела пойкилотермных животных. Успехи совр. биол., т. XVII, в. 1, 1944.
Герасимова М. А. Изменчивость качества меха белки-телеутки и алтайской белки, акклиматизированных в Крыму и на Северном Кавказе. Труды ВНИО, в. XV, 1955.
Гершензон С. М. Распространение черных хомяков в УССР. ДАН СССР, т. XVII, в. 8, 1945 а.
Гершензон С. М. Сезонные изменения частоты встречаемости черных хомяков. ДАН СССР, т. XVIII, в. 9, 1945 б.
Гептнер В. Г. Проблема вида в современной зоологии. Вступительная статья к книге Э. Майр «Систематика и происхождение видов». ИЛ, 1947.
Гептнер В. Г. и Цалкин В. И. Олени СССР. Изд-во МОИП, 1947.
Гладков Н. А. Сравнение особенностей ныряющих (поганки) и плавающих (чайки) птиц. Бюлл. МОИП, т. XVI, в. 1, М., 1937.
Глебина Е. И. О виде в зоологии. Зоол. журн., т. XXXII, в. 5, 1953.
Глебина Е. И. О некоторых биологических особенностях помесных животных. Журн. общ. биол., т. XVI, в. 3, 1955.
Голдовский А. М. Проблема органической целесообразности в биохимическом аспекте. Журн. общ. биол., т. VII, в. 6, 1946.
Голдовский А. М. Очерки биохимических изменений организмов в ходе эволюции. Журн. общ. биол., т. IX, в. 3, 1948.

Гольдштейн Б. И., Кондратьева Л. Г., Герасимова В. В. Влияние витамина С на превращение нуклеиновых кислот в клетке животного организма. Биохимия, т. XVII, в. 3, 1952.
Гоосен П. Главнейшие константы некоторых пушных зверей. Труды моск. зоотехн. ин-та, в. 1, 1941.
Гребень Л. К. К вопросу о получении потомства при спаривании коз с баранами и овец с козлами. Бюлл. Зоотехн. опытной и племенной станции. Гос. науч.-исслед. ин-т «Чапли», в. 7, 1932.
Громова В. И. Опыт изучения процесса образования форм млекопитающих (род Equus, лошади). Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. VI, в. V, Л., 1941.
Гудвин Т. Сравнительная биохимия каратиноидов. ИЛ, 1954.
Гулий Г. И. Систематические признаки курганчиковой мыши. Изв. Северо-Кавказского СТАЗРа, в. 5, Ростов-на-Дону, 1930.
Дарвин Ч. Изменения животных и растений в домашнем состоянии. Сельхозгиз, 1941.
Дарвин Ч. Происхождение видов. Сельхозгиз, 1952.
Делль Т. Р. Влияние воспитания молодняка кроликов при пониженных температурах на тонкое строение их органов. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., № 33, 1953.
Дементьев Г. П. К вопросу о границах основных систематических категорий. Зоол. журн., т. XV, в. 4, 1936.
Дементьев Г. П. К вопросу о помесях пластинчатоклювых птиц в естественных условиях. Бюлл. МОИП, т. XLVIII, в. 1, 1939.
Дементьев Г. П. Руководство по зоологии. Т. VI. Птицы. М., Изд-во «Сов. наука», 1940.
Дементьев Г. П. и Ларионов В. Ф. Исследования по окраске позвоночных животных. Зоол. журн., т. XXIII, в. 5, 1944.
Дементьев Г. П. Концепция целостности организма и некоторые задачи систематики. Зоол. журн., т. XXV, в. 6, 1946.
Дементьев Г. П. Соколы-кречеты. М., Изд. МОИП, 1951.
Дементьев Г. П. Замечания о виде и некоторых сторонах видообразования в зоологии. Зоол. журн., т. XXXIII, в. 3, 1954.
Денисов В. Ф. Некоторые данные по характеристике яков и их гибридов в Киргизии. Видовая гибридизация домашних животных с дикими видами. Изд-во АН СССР, 1935.
Денисов В. Ф. Гибриды яков с киргизским скотом и швицами. Изв. АН СССР, сер. биол., № 4, 1938.
Дергач А. К. Хозяйственное и биологическое значение продолжительности эмбрионального развития у каракульских овец. Труды Воронежского зоовет. ин-та, т. XII, Воронеж, 1950.
Джелинсо С. Прилагованье термогенеза на теплотну середину. Српска-Краљевска Академиа, кн. XCVIII, 1933.
Джумагалиев И. К. Некоторые данные изучения результатов гибридизации верблюдов. Изв. АН Казах. ССР, сер. биол., № 113, в. 6, Алма-Ата, 1951.
Дмитриева Т. В. Изменение окраски домовых мышей как возможный критерий прогноза их численности. Труды Воронежского гос. ун-та, зоол. выпуск, т. XVIII, 1949.
Доброхотов А. Ф. Частное животноводство. Сельхозгиз, 1949.
Домрачев Г. П. О гематологическом профиле лошадей, крупного рогатого скота и собак. Уч. зап. КГВИ, т. 39, в. 1—2, Казань, 1930.
Дубинин В. Б. Понятие о виде в зоологии. Зоол, журн., т. XXXII, в. 6, 1953.
Жила Е. С. Материалы к сравнительной физиологии терморегуляции. Физиол. журн. СССР, т. XXVIII, в. 4, 1940.
Житков Б. М. Возрастная изменчивость и эволюция. М., 1922.
Житков Б. М. Зоологическая систематика и терминология пушного дела. Пушное дело, в. 4—5, 1935.
Житков Б. М. О возрастной изменчивости и корреляции. Бюлл. МОИП, нов. сер., т. 46, в. 4, 1937.
Житков Б. М. Систематика как наука и как прикладное знание. Бюлл. МОИП, отд. биол. в. 3, 1946.
Забоев П. Г. Мясо диких животных. Календарь охоты. М., Изд. МОИП, 1953.
Заблоцкий М. А. Необходимость изучения особенностей зубра и его восстановления в СССР. Главн. упр. по заповедникам, научно-методические записки, в. XIII, М., 1949.
Завадский К. М. О прогрессивном значении взглядов В. Л. Комарова на реальность и целостность вида. Вестник ЛГУ, в. 4, Л., 1952.
Зайцев В. О взаимоотношении конституции и картина крови у кур. Уч. зап. Казанского гос. вет. ин-та, т. 44, 1934.
Зайцев В Конституция и кровь домашних животных. Труды Моск. зоовет. ин-та, т. III, 1938.
Зенкевич Л. А. Система и филогения. Зоол. журн., т. XVIII, в. 4, 1939.

Зенкович Б. А. Молоко крупных китообразных. ДАН СССР, т. XX, в. 2—3, 1938.
Зиновьев А. А. Химия жиров, М., 1952.
Иванов М. Ф. Акклиматизация и вырождение домашних животных (1910). Избранные соч., т. III, М., 1950.
Инихов Г. С. Биохимия молока. М., Снабтехиздат, 1933.
Инихов Г. С. Химия молока и молочных продуктов. М., Пищепромиздат, 1951.
Ирихимович А. И. Причины видовых различий в личиночном развитии. ДАН СССР, т. XXVII, в. 1, 1940 а.
Ирихимович А. И. Видовые различия порогов чувствительности тканей амфибий к тиреоидному гормону. Бюлл. экспер. биол. и мед., т. X, в. 6, 1940 б.
Исаакян Л. А. Кортикальные механизмы терморегуляции у различных отрядов млекопитающих. Тезисы XIII Совещания по физиол. проблемам, М., 1948.
Кабак Я. М. и Тереза С. И. Роль температуры и света в регуляции сезонных изменений половой системы. Труды по динамике развития, т. XI, М., Госмедгиз, 1939.
Калабухов Н. И. «Анабиоз» у позвоночных и насекомых при температуре ниже 0°. ДАН СССР, т. VII, в. 1, 1934.
Калабухов Н. И. Особенности реакции некоторых видов равнинных грызунов на понижение атмосферного давления. Зоол. журн., т. XVI, в. 3, 1937.
Калабухов Н. И. Некоторые экологические особенности близких видов грызунов. 1. Особенности реакции лесных мышей и сусликов на интенсивность освещения. Зоол. журн., т. XVII, в. 3, 1938.
Калабухов Н. И. Некоторые экологические особенности близких видов грызунов. 2. Суточный цикл активности лесных мышей (Apodemus sylvaticus и A. flavicollis) и сусликов (Citellus pygmaens и C. suslica). Вопросы экологии и биоценологии, № 7, 1939.
Калабухов Н. И. Соотношение термотактического оптимума и критической температуры у млекопитающих. Успехи совр. биол., т. X, в. 3, 1939а.
Калабухов Н. И. Особенности реакции лесных и желтогорлых мышей и малого и крапчатого сусликов на градиент температуры. Зоол. журн., т. XVIII, в. 5, 1939 б.
Калабухов Н. И. Суточный цикл активности животных. Успехи совр биол., т. XII, в. 1, 1940 а.
Калабухов Н. И. Влияние температуры на потребление кислорода лесными и желтогорлыми мышами. ДАН СССР, т. XXVI. в. 3, 1940 б.
Калабухов Н. И. Изменчивость и массовое размножение. Журн. общ. биол., т. II, в. 3, 1941.
Калабухов Н. И. О зависимости темпа дыхания млекопитающих от температуры. ДАН СССР, т. XIII, в. 9, 1944.
Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса организма как основа адаптации. Журнал общ. биол., т. VII, в. 6, 1946.
Калабухов Н. И. и Полузадова О. Б. Некоторые эколого-физиологические особенности арктического и пустынного видов (лисиц, песца и корсака). ДАН СССР, т. 54, в. 4, 1946.
Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Харьков, Изд. ХГУ, 1950 а.
Калабухов Н. И. Критический анализ некоторых экологических понятий. Тезисы Второй экологической конференции. Киев, 1950 б.
Калабухов Н. И. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных. М., Изд-во «Сов. наука», 1951.
Калабухов Н. И. Сезонные изменения реакции желтогорлых мышей на воздействие условий среды. Бюлл. МОИП, т. LVIII, в. 3, 1953.
Калабухов Н. И. и Ладыгина Н. М. Возникновение эколого-физиологических особенностей у млекопитающих под воздействием внешней среды. Зоол. журн., т. XXXII, в. 2, 1953.
Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности географических «форм существования вида» и близких видов животных. Бюлл. МОИП, т. IX, вып. 1, 1954.
Кашкаров Д. Н. Адаптивна ли эволюция и что такое видовые признаки? Зоол. журн., т. XVIII, в. 4, 1939.
Кизеветтер И. В. и Лаговская Е. В. Содержание витамина А в рыбах Дальнего Востока. Сб. Витаминные ресурсы рыбной промышленности. М., Изд. АН СССР, 1951.
Кизель А. Р. О специфичности и изменчивости строения белков в организме. Успехи совр. биол., т. IX, в. 8, 1938.
Кизель А. Р. Химия протоплазмы. М.—Л., Изд. АН СССР, 1940.
Кириков С. В. К распространению черного хомяка. Зоол. журн., т. XIII, в. 2, 1934.
Кисловский Д. А. Речь на сессии ВАСХНИЛ, 1948.
Ковальский В. В. Периодическая изменчивость химических свойств организмов и ее биологическое значение. Успехи совр. биол., т. XIV, в. 3, 1941.

Ковальский В. В. и Падучева А. Л. Вопросы водного обмена у каракульской овцы. Каракулеводство и звероводство, № 1, 1951.
Ковальский В. В., Шульгина Н. С., Ржешевский И. К. Роль наследственности в приспособительных изменениях водного обмена у близких видов. Укр. биохим. журн., в. 3, 1951.
Кожанчиков И. В. Сезонные различия реакции газообмена остромордой лягушки (Rana terrestris) на термические влияния. ДАН СССР, т. XII, в. 3, 1948.
Колесник Н. Н. Эволюция крупного рогатого скота. Сталинабад, 1949.
Колесник Н. Н. Некоторые вопросы экологических адаптаций у домашних животных. Труды Тадж. АН СССР, т. XXVIII, Сталинабад, 1951 а.
Колесник Н. Н. О животноводстве Таджикистана в связи с местными особенностями природных условий. Труды Тадж. фил. АН СССР, т. XXVIII, 1951 б.
Комаров В. Л. Учение о виде растений. Изд. АН СССР, 1944.
Комкова А. И. и Ушаков Б. П. Температурная инактивация аденозинтифосфатазы мышц травяной и озерной лягушек. ДАН СССР, т. 102, № 6, 1955.
Коржуев П. А. и Коштоянц Х. С. Материалы к сравнительной физиологии пищеварительных ферментов. Зоол. журн., т. 13, в. 3, 1934.
Коржуев П. А. Влияние высокой температуры на трипсин теплокровных и холоднокровных позвоночных животных. Физиол. журн. СССР, т. 21, № 3, 1936.
Коржуев П. А. Эволюция дыхательной функции крови. Изд-во АН СССР, 1949.
Коржуев П. А. и Булатова Н. Н. Дыхательная функция крови дельфинов. Труды ин-та морфол. животных, в. 6, Изд-во АН СССР, 1952.
Коштоянц Х. С. Основы сравнительной физиологии. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.
Коштоянц Х. С. и Бузников Г. А. Об активности и вероятном функциональном значении энзимагиалуронидазы в разные стадии онтогенеза рыб. ДАН СССР, т. XCIII, в. 5, 1953.
Красилов Е. М. Изменение некоторых гематологических и клинических показателей при гибридизации диких свиней с домашними. Автореферат канд. дисс., Алма-Ата, 1953.
Краснинский Л. М., Гречишкина Е. А., Будинская И. З. Изучение состава и свойств мочи у серебристо-черных лисиц. Вопросы ветеринарии. М., 1950.
Краснинский Л. М., Гречишкина Е. А., Будинская И. З. Изучение состава и свойств мочи у песцов. Вопросы ветеринарии. М., 1950.
Кратинов А. Г., Горбина Е. А., Морина В. В., Решетникова Н. С. Сравнительные данные о содержании аскорбиновой кислоты в органах некоторых видов грызунов в нормальных условиях. Бюлл. экспер. биол. и мед., № 3, 1946.
Крепс Е. М. Сравнительная биохимия мышцы и эволюционное учение. Природа, № 8—9, 1933.
Крепс Е. М., Вержбинская Н. А., Ченыкаева Е. Ю., Чирковская Е. В. и Гавурина Ц. К. О приспособлении животных к хронической гипоксии. Физиол. журн. СССР, т. XII, № 1, 1956.
Крепс Е. М., Вержбинская Н. А., Ченыкаева Е. Ю., Чирковская Е. В. и Гавурина Ц. К. О приспособлении животных к хронической гипоксии. Физиол. журн. СССР, т. XII, № 2, 1956.
Кудрявцев А. А. Особенности физиологии высокопродуктивных коров. Сов. зоотехния, № 5, 1949.
Кудряшов Б. А. Витамины, их физиологическое и биологическое значение. Изд. МОИП, 1953.
Кузнецов Б. А., Основы товароведения пушно-мехового сырья. Гос. изд-во техн. и эконом. литературы по вопросам заготовок, М., 1952.
Кузякин А. П. Летучие мыши. М., Изд-во «Сов. наука», 1950.
Купревич В. Ф. Проблема вида у гетеротрофных и автотрофных растений. Комаровские чтения, Изд-во АН СССР, 1949.
Курсанов Л. И. Понятие о виде у низших растений. Изд-во АН СССР, 1947.
Кушнер Х. Ф. Исследования состава крови ярославского скота в связи с его продуктивностью. ДАН СССР, т. XXIV, в. 9, 1938 а.
Кушнер Х. Ф. Состав крови яков, крупного рогатого скота и гибридов в связи с гетерозисом гибридов. ДАН СССР, т. XIX, в. 3, 1938 б.
Лаговская Е. А. Печень китов, как сырье для изучения витамина А. Изв. ТИНРО, т. 23, 1947.
Ларионов В. Ф. Региональные окраски птиц и факторы, ее определяющие. ДАН СССР, т. XXIII, в. 2, 1939.
Ларионов В. Ф. Сравнение линьки диких и домашних голубей. «Охрана природы», Сб., № 6. М., Изд. МОИП, 1949.
Ларионов В. Ф. Географическая изменчивость размножения кряквы. Тезисы докл. Орнитол. конф. АН Латв. ССР, Рига, 1951.
Лебедева Н. Г Особенности в строении органов дыхания некоторых новых пород овец и коз. Изд. ин-та экспер. биол. АН Казах. ССР, 1954.

Леви Э. К. Изменение морфологических особенностей популяции обыкновенной полевки под влиянием условий жизни. Третья экол. конф., ч. III. Киев, 1954.
Ленин В. И. Соч., т. 21, изд. 4, 1948.
Леонтьев И. Ф. Видовые различия инсулинов. Природа, № 4, 1950.
Лискун Е. Ф. Порода и корм. Речь на Дарвиновской сессии ВАСХНИЛ, 1939.
Лискун Е. Ф. Вопросы племенного дела. Природа, № 6, 1954.
Локотко В. О. Взаимоотношение сердечной и дыхательной функции у холоднокровных и теплокровных животных при изменении температуры их тела. Автореферат канд. дисс., Томск, 1949.
Лопырин А. И., Логинова Н. В., Карпов П. Л. Влияние измененных условий эмбриогенеза на рост и развитие ягнят. Сов. зоотехния, № 11, 1951.
Лопырин А. И. Повышение плодовитости овец и коз. Сельхозгиз, 1953.
Лопырин А. И., Логинова Н. В. К вопросу об отдаленной гибридизации животных. Успехи совр. биол., т. XXXVI в. 2, 1953.
Лус Я. Я. Современное состояние отдаленной гибридизации животных и перспективы дальнейшей работы. Изв. АН СССР, сер. биол., № 4, 1938.
Лобашев М. Е. Генетика и условный рефлекс. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, 1956.
Люданов А. В. К изучению породных различий в обмене веществ и энергии овец. Докл. ВАСХНИЛ, в. 4, 1949.
Лысенко Т. Д. Новое в науке о биологическом виде. Философские вопросы современной биологии. Изд-во АН СССР, 1951.
Лэк Д. Дарвиновы вьюрки. ИЛ, 1949.
Майр Э. Систематика и происхождение видов. ИЛ, 1947.
Мамедов Г. Мясные качества грубошерстных овец и помесей их с мериносами. Мясная индустрия СССР, № 4, М., 1951.
Мамедов С. И. Зависимость морфологических особенностей популяции общественной полевки (Microtus socialis) в Закавказье от условий их жизни. Автореферат канд. дисс., Л., 1952.
Масленникова Е. М. и Хромач Д. Б. О различной потребности животных в витамине B_2. Тезисы научн. сессии Ин-та питания, М., Медгиз, 1954.
Мацко С. Н. К вопросу о состоянии позвоночных животных при замерзании. ДАН СССР, т. IX, в. 3, 1948.
Машковцев А. А. Влияние горного климата на конституцию млекопитающих. Тр. лаборатории эволюционной морфологии АН СССР, т. II, № 3, изд. АН СССР, 1935.
Машковцев А. А. Биологическое и физиологическое значение полового диморфизма у позвоночных животных. ДАН СССР, т. XXVIII, в. 1, 1940.
Мейер М. Н. Изменения черепа малого суслика от возраста и экологических условий. Третья экол. конф., ч. III, Киев, 1951.
Меладзе Д. Д. К вопросу акклиматизации алтайской белки (Sciurus vulgaris altaicus) в Грузинской ССР. Третья экол. конф., ч. III, Киев, 1954.
Мельниченко А. Н. Зонально-климатическое изменение местообитаний животных как фактор эволюции. Уч. зап. Горьк. гос, ун-та, сер. биол, в. 19, 1951.
Менард Г. А. Пантовое хозяйство. М.— Л., Госторгиздат, 1930.
Мечников И. И. Очерк вопроса о происхождении видов (1876). Избр. произведения. М., Изд-во АН СССР, 1950.
Минин Н. В. Пределы колебаний температуры тела у некоторых грызунов. (К вопросу о значении терморегуляции в экологии животных). Вопросы экол. и биоценол., № 5—6, Л., 1939.
Миропольский С. В. Газообмен и теплорегуляция у каракульских овец и в пустынях Средней Азии. Вопросы экол. и биоценол., № 6, Л., 1939.
Миролюбов И. И. Гибридизация пятнистого оленя с изюбрем. «Каракулеводство и звероводство», № 2, 1949.
Мичурин И. В. Избр. соч., т. 1, Сельхозгиз, 1948.
Никольский Г. В. О некоторых вопросах проблемы вида. Зоол. журн., т. XXXII, в. 5, 1953.
Никольский Г. В. Труды совещания по проблеме акклиматизации рыб и кормовых беспозвоночных (1952). Выступление на совещании. М., Изд-во АН СССР, 1954.
Никольский Г. В. О содержании, теоретических основах и основных задачах экологии животных. Зоол. журн., т. XXXIV, в. 1955.
Никольский А. П. Взаимоотношение телосложения, картины крови и молочной продуктивности тагильского скота. Труды Молотовского с.-х. ин-та, т. X, 1946.
Новиков Б. Г. и Благодатская Г. И. Механизм развития сезонных покровительственных окрасок. ДАН СССР, т. 61, в. 1, 1948.
Новиков Б. Г. Регионально чутливость оперення до гормонив. Труды Ин-та зоологии АН УССР, т. II, Киев, 1949.
Новиков Б. Г. Экспериментальный анализ развития сезонных окрасок покрова у белок. Наукови записки, Киивск. Держ. ун-ту, Киев, т. II, в. 12, 1952.

Овсяников А. М. Пищеварение и обмен веществ у метисов промышленного скрещивания. Вестник животноводства, № 4, 1948.
Огнев С. И. Проблемы систематики. I. Значение морфологии для систематических исследований. Зоол. журн., т. XXI, в. 6, 1942.
Огнев С. И. Проблемы систематики. II. Вопрос о виде в свете новейших данных. Зоол. журн., т. XXIII, в. 1, 1944.
Огнев С. И. Обратим ли процесс эволюции? Бюлл. МОИП, т. 50, в. 1—2, 1945.
Огнев С. И. Звери СССР и сопредельных стран. Т. I, 1928; т. II, 1931; т. III, 1935; т. IV, 1940; т. V, 1947; тт. VI —VII, 1950.
Ольнянская Р. П. и Слоним А. Д. О приспособлении организмов к очень низким температурам среды. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, 1947.
Павлинин В. Н. и Шварц С. С. Поддержание жизненности у млекопитающих в природных условиях. Журн. общ. биол., т. XVI, № 4, 1955.
Палладин А. В. и Дарименко И. П. Содержание креатина в различных мышцах рыб. Укр. биохим. журн., в. 12, 1938.
Палладин А. В. Биохимия тренировки мышц. Успехи совр. биол., т. XIX, в. 3, 1945.
Патрушев В. И. Состав крови яросл. крупного рогатого скота в связи с его живым весом и молочной продуктивностью. ДАН СССР, т. XXI, в. 1, 1938 а.
Патрушев В. И. Наследственность биохимических особенностей животных в связи с ростом. Изв. АН СССР, сер. биол., № 4, 1938 б.
Патрушев В. И. Физиологические различия лошадей в связи с их возрастом, породой и производительностью. ДАН СССР, т. XXIII, в. 7, 1939 а.
Патрушев В. И. Резвость и состав крови у английских скаковых лошадей. ДАН СССР, т. XXIII, в. 7, 1939 б.
Патрушев В. И. Конституция животных. Журн. общ. биол., т. III, № 5—6, 1942.
Перельдик Н. Ш. и Абрамов М. Ф. Газообмен и обмен энергии у молодняка серебристо-черных лисиц. Труды ЦНИЛПЗ, в. 3, М., 1950.
Перельдик Н. Ш. и Титова М. И. Обоснования норм кормления взрослых норок (Mustela vison). Труды ЦНИЛПЗ, в. 5, 1950.
Переплетчик Р. Р. Содержание витамина А в печени и других внутренних органах промысловых рыб и дельфинов Балтийского и Азово-Черноморского бассейна. Сб. «Витам. ресурсы и их использование». М., Изд-во АН СССР, 1951.
Повецкая М. А. Изменение товарных качеств шкурок белок, акклиматизированных в новых районах. Вопросы товароведения пушно-мехового сырья. Труды ВНИО, М., 1951.
Поляков И. А. О природе приспособляемости домашних животных к условиям гор и пустынь. Журн. общ. биол., т. XIV, в. 5, 1953.
Поляков И. Я. Теоретические основы прогноза численности мышевидных грызунов и мероприятий по предотвращению их вредоносности в Европейской части СССР и Закавказье. Автореферат докт. дисс., Л., 1950.
Пономарев Л. Л. Реакция некоторых куньих (Mustelidae) на градиент температуры. Зоол. журн., т. XXIII, в. 1. 1944.
Понугаева А. Г. Контрольные механизмы терморегуляции при различных условиях теплоотдачи организма. Тезисы XIII совещ. по физиол. пробл., Л., Изд-во АН СССР, 1948.
Попов В. А. Материалы по экологии норки (Mustela vison) и результаты акклиматизации ее в Татарской АССР. Труды Казанск. фил. АН СССР, в. 2, 1949.
Попова-Царева Т. В. О центральном механизме физической терморегуляции. Сообщ. 1, О механизме термического polypnoe. Физиол. журн. СССР, т. 32, в. 2, 1946.
Попова Т. В. Условнорефлекторный механизм физической терморегуляции. Тезисы V совещ. по физиол. пробл., Изд-во АН СССР, 1939.
Портенко Л. А. О взаимоотношении форм овсянки камышовой (Emberiza schoeniclus) и полярной (Emberiza pallasii). Ежегодник Зоол. музея АН СССР, Л., 1938 а.
Портенко Л. А. Обзор подвидов каменки Oenanthe oenanthe, населяющих территорию СССР. Изв. АН СССР, сер. биол., № 5—6, 1938 б.
Привольнев Т. И. Физиологические приспособления у рыб к новым условиям существования. Труды совещ. по проблеме акклиматизации рыб и кормовых беспозвоночных, М., 1952.
Привольнев Т. И. Влияние температуры и солнечного света на активность каталазы рыб. Изв. ВНИОРХ, т. 33, 1953.
Птицы Советского Союза. М., Изд-во «Сов. наука». Тт. I, II, III — 1951; Т. IV — 1952; Т. V — 1954.
Пузанов И. И. Сальтомутации и метаморфозы. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. IX, в. 4, 1954.
Пучков Н. В. Физиология рыб. Пищепромиздат, 1954.
Родионов В. М. Некоторые данные по газообмену у рептилий в состоянии переохлаждения. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. XLVII, в. 2, 1938.

Рольник В. В. Развитие терморегуляции у некоторых птиц севера. Зоол. журн., т. XXVII, в. 6, 1948.
Рубцов И. А. Биологические методы борьбы с вредными насекомыми. Сельхозгиз, 1948.
Рюмин А. В. Температурная чувствительность позвоночных животных и биологический путь происхождения теплокровных форм. Сб. научн. работ. студ. МГУ, Биология, в. VI, М., изд. МГУ, 1939 а.
Рюмин А. В. Изменение чувствительности организма птиц к температуре. Вопросы экол. и биоценол., в. 7, Л., 1939 б.
Сахаров П. П. Наследование приобретенных признаков. Изд-во «Сов. наука», 1952.
Световидов А. Н. О чертах сходства между треской и сельдью. Очерки по общим вопросам ихтиологии. Изд. АН СССР, М., 1953.
Светозаров Е. и Штраух Г. Факторы, определяющие половой сезонный диморфизм в оперении у уток. Изв. АН СССР, сер. биол., № 3, 1936.
Северцов С. А. Проблемы экологии животных. Изд-во АН СССР, М., 1951.
Семенов-Тяншанский А. П. Таксономические границы вида и его подразделений. Записки АН, сер. VIII, т. XXV, № 1, Спб, 1910.
Сергеев А. М. Температура пресмыкающихся в естественных условиях. ДАН СССР, т. XXII, в. 1, 1939.
Серебровский А. С. Гибридизация животных. М., Биомедгиз, 1935.
Серебровский П. В. Критика «теорий» кругов форм. Труды ЗИН, т. VI, в. 4, Л., 1941.
Сисакян Н. М. Проблема единства внешнего и внутреннего в биологическом обмене веществ. М., Изд. Всес. об-ва по распростр. полит. и научн. знаний, 1952.
Сисакян Н. М. Биохимия обмена веществ. М., Изд. АН СССР, 1954.
Сканави-Григорьева М. С. К вопросу о химическом элементарном составе рыб. Труды биогеохим. лаб. АН СССР, т. VII, М., 1944.
Слоним А. Д., Щербакова О. П. Материалы к сравнительной физиологии терморегуляции. Сообщ. III, Терморегуляция у хищников. Бюлл. ВИЭМ, № 11—12, 1935 а.
Слоним А. Д., Щербакова О. П. Материалы к сравнительной физиологии. Сообщ. II, Терморегуляция у обезьян-макак. Бюлл. ВИЭМ, № 11—12, 1935 б.
Слоним А. Д. К эволюции регуляции тепла в животном организме. Успехи совр. биол., № 6, 1937 а.
Слоним А. Д. К физиологии терморегуляции у некоторых тропических и горных животных. Физиол. журн. СССР, т. 22, в. 1, 1937 б.
Слоним А. Д. и Щербакова О. П. О последующем влиянии высоких температур среды на газообмен и температуру тела. Физиол. журн., т. XXV, в. 6, 1938.
Слоним А. Д., Безуевская Р. Я., Жила Е. С. К физиологии терморегуляции у грызунов и насекомоядных. Бюлл. эксп. биол. и мед., т. 10, 1940.
Слоним А. Д. и Щербакова О. П. Физиология терморегуляции у низших обезьян. Архив биол. наук, 1940.
Слоним А. Д. Физиологические основы изучения экологических особенностей млекопитающих. Труды Вт. экол. конф., т. II, Киев, 1950.
Слоним А. Д. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. М., Изд-во АН СССР, 1952.
Смирнов А. А. Об особенностях угольной ангидразы крови в разных классах позвоночных. Биохимия., т. 18, в. 1, 1953.
Смирнов В. С. Белка-телеутка лесостепного Зауралья и возможности ее использования. Дисс., Свердловск, 1954.
Смородинцев И. А. Биохимия мяса. М., Пищепромиздат, 1952.
Соколов Е. А. Емкость пищеварительного тракта и показатели переваримости у пушных зверей. Труды Моск. зоотехн. ин-та, т. 1, 1941.
Соколов Е. А. Биологическое значение дыхательного обмена. Каракулеводство и звероводство, № 1, 1951.
Солун А. С. Авитаминозы с.-х. животных. Витам. ресурсы и их использование, № 2. Изд-во АН СССР, 1954.
Сорокин М. Г. Акклиматизация енотовидной собаки в Калининской области. Природа, № 6, 1953.
Старков И. Д. Биология и разведение соболей и куниц. В/о «Международная книга», М., 1947.
Степаненко Б. М. Новые данные в изучении гликогена и его биологических превращений. Изв. АН СССР, сер. биол., № 1, 1951.
Степаненко Б. М. и Афанасьева Е. М. О строении гликогенов различных видов животных. ДАН СССР, т. XC, № 6, 1953.
Степанов Д. Л. Некоторые вопросы палеонтологической систематики. Вестник ЛГУ, № 10, 1952.
Стрельников И. Д. Физиологические основы экологии грызунов. Сб. ВИЗР, № 7, Л., 1933.

Стрельников И. Д. Значение теплового обмена в экологии роющих грызунов. Изв. АН СССР, сер. биол., № 3, 1940.
Студитский А. Н. Некоторые задачи науки о развитии животных организмов. Вестник АН СССР, № 2, 1955.
Суворов Е. К. Основы ихтиологии. М., Изд-во «Сов. наука», 1948.
Сушкин П. П. Птицы Советского Алтая. Т. 1, М., Изд-во АН СССР, 1938.
Талиев Д. Н. К познанию реакции гемоагглютинации у рыб. Труды Байк. Лимнолог. ст., т. VI, М., Изд-во АН СССР, 1935.
Талиев Д. Н. Серологические реакции в новых областях зоологических дисциплин. Природа, № 7—8, 1938.
Талиев Д. Н. Серологический анализ рас байкальского омуля. Труды ЗИН, т. VI, в. 4, Л., 1941.
Талиев Д. Н. Серологический анализ некоторых диких и одомашненных форм сазана. Труды ЗИН, т. VIII, в. 1, Л., 1946.
Терентьев П. В. О применимости правила Бергмана к животным с постоянной температурой тела. Вестник ЛГУ, № 12, 1947.
Терентьев П. В. и Чернов С. А. Пресмыкающиеся и земноводные СССР. Изд-во «Сов. наука», 1949.
Терентьев П. В. Влияние климатической температуры на размеры змей и бесхвостых земноводных. Бюлл. МОИП, сер. биол., т. VI, № 2, 1951.
Титова М. И. Нормы поддерживающего кормления взрослых соболей. Труды НИЛПЗ, в. V, М., Заготиздат, 1950.
Толмачев А. М. О некоторых вопросах теории видообразования. Бот. журнал, т. 38, № 9, 1953.
Томилин А. Г. К биологии и физиологии черноморских дельфинов. Зоол. журн., т. 27, в. 1, 1948.
Томме М. Ф. Обмен веществ и энергии у сельскохозяйственных животных. М., Сельхозгиз, 1949.
Третьяков Н. П. и Пельтцер С. О. Инкубация яиц цесарок. Труды НИИП, т. 24, М., 1954.
Тугаринов А. Я. Варакушка Восточной палеарктики. Ежегодник зоол. музея АН СССР, Л., 1928.
Успенский Г. А. и Салганский А. А. Опыт одомашнивания антилопы канна в зоопарке «Аскания-Нова». Агробиология, № 6, 1951.
Успенский Г. А. и Салганский А. А. Опыт одомашнивания антилопы канна. Природа, № 12, 1952.
Утилина П. А. и Кудряшов Б. А. Видовая специфичность протромбокиназы и тромботропина. ДАН СССР, т. XXVII, в. 9, 1951.
Учаров А. А. Микроскопические исследования семенников куланойдов. (К вопросу об их бесплодии). Труды Ин-та коневодства, в. 18, М., 1950.
Ушаков Б. П. Теплоустойчивость соматической мускулатуры земноводных в связи с условиями существования вида. Зоол. журн., т. XXXIV, в. 3, 1955.
Ушаков Б. П. Теплоустойчивость клеточных белков холоднокровных животных в связи с видовым приспособлением к температурным условиям существования. Журн. общ. биол., т. XVII, № 2, 1956.
Филатова Л. Г. Опыт эколого-физиологического исследования дикой фауны полупустынь Киргизии. Дисс., Кирг. мед. ин-т, Фрунзе, 1945.
Филатова Л. Г. Особенности легочного дыхания и физиологическая гипоксия у ежа. Бюлл. экспер. биол. и мед., т. 11, 1946.
Филатова Л. Г. Основной обмен и терморегуляция у млекопитающих — обитателей полупустыни. Опыт изучения регуляции физиологических функций. Изд-во АН СССР, 1949.
Филлипова Л. А. Содержание глютатиона в крови у кроликов разных пород. Успехи зоотехн. наук, т. V, в. 1, 1937.
Филлипс Р. Разведение с.-х. животных в неблагоприятных климатических условиях. ИХЛ, 1954.
Фирстов А. А. Биологические особенности в основном обмене у пушных зверей. Труды Москов. пушно-мех. ин-та, т. III, 1952.
Флоркэн М. Ф. Биохимическая эволюция. ИЛ, 1947.
Цалкин В. И. Географическая изменчивость в строении черепа песцов Евразии. Зоол. журн., т. XXIII, в. 4, 1944.
Цалкин В. И. О вертикальном распространении диких баранов. Бюлл. МОИП, т. 50, в. 1—3, 1945.
Церевитинов Б. Ф. Изменчивость меха ондатры в связи с ее акклиматизацией в СССР. Вопросы товароведения пушно-мехового сырья. М., Заготиздат, 1951.
Церевитинов Б. Ф. Изменчивость мехового покрова уссурийского енота при акклиматизации. Сб. научн. работ Моск. ин-та народн. хоз., № 3, 1953.
Чернов С. А. Проблема вида. Труды ЗИН, т. VI, в. 4, Л., Изд-во АН СССР, 1941.

Черномордиков В. В. О температурных реакциях млекопитающих. Зоол. журн., т. 22, № 5, 1943.
Четвериков Д. А. Карбоангидраза тканей глаза в онтогенезе. Изв. АН СССР, сер. биол., № 4, 1948.
Чеченкин М. Н. Химия жиров пресноводных рыб. Журн. общ. химии, т. 16, в. 10, 1946.
Чеченкин М. Н. Состав жиров пресноводных рыб разных семейств. Биохимия, т. 16, в. 3, 1951 а.
Чилингарян А. Изменение морфологических признаков животных в результате изменений условий их воспитания. Сб. трудов Ерев. гос. пед. ин-та, № 3, Ереван, 1951.
Чопек Г. и Чопек Ю. Сосудистая система дыхательных поверхностей желтобрюхой жерлянки. Бюлл. Польской АН, изд. 2, т. III, в. 8, 1955.
Шапошников Ф. Д. К экологии и морфологии алтайского северного оленя. Зоол. журн., т. XXXIV, в. 1, 1955.
Шварц С. С. Новые данные по относительному весу сердца и печени птиц. Зоол. журн., т. XXVIII, в. 4, 1949.
Шварц С. С. и В. Н. Павлинин. Опыт экологической оценки действия голодания на организм животных. Зоол. журн., т. XXX, в. 6, 1951.
Шварц С. С. Опыт экологического анализа некоторых морфо-физиологических признаков наземных позвоночных. Докт. дисс. М., МГУ, 1953.
Шварц С. С. К вопросу о специфике вида у позвоночных животных. Зоол. журн., т. XXXIII, в. 3, 1954.
Шварц С. С. Биология землероек лесостепного Зауралья. Зоол. журн., т. XXXIV, в. 3, 1955.
Шварц С. С. К вопросу о развитии интерьерных признаков наземных позвоночных. Зоол. журн., т. XXXV, в. 6, 1956.
Шварц С. С. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных. Зоол. журн., т. XXXVII, в. 2, 1958.
Шерман Г. Химия пищи и питания. Биомедгиз, 1937.
Шнитников В. М. Пресмыкающиеся Семиречья. Труды об-ва изучения Казахстана, т. VIII, № 3, 1928.
Шкорбатов Ю. Л. Физиологическая неоднородность и регуляция численности популяции у пресноводных животных. Вт. экол. конф., т. 3, Киев, 1950.
Шкорбатов Г. Л. Эколого-физиологические особенности и условия существования близких форм пресноводных животных. Зоол. журн., т. XXXII, в. 5, 1953.
Штегман Б. К. О функциональном значении подвидовых признаков у тростниковой овсянки (Emberiza schoeniclus). Зоол. журн., т. XXVII, в. 3, 1948.
Штегман Б. К. Исследования о полете птиц. Сб. памяти акад. П. П. Сушкина. М., Изд-во АН СССР, 1950.
Штегман Б. К. Особенности летных качеств вороновых птиц. Зоол. журн., т. XXXIII, в. 3, 1954.
Шульпин Л. М. Лесной каменный дрозд (Monticola saxatilis) Восточной Азии. Ежегодник зоол. музея АН СССР, т. XXXII, Л., 1931.
Шульпин Л. М. Орнитология. Л., изд. ЛГУ, 1940.
Щеглова А. И. Терморегуляция и кожно-легочные потери у больной песчанки. Опыт регуляции физиологических функций (под ред. акад. К. М. Быкова). Изд-во АН СССР, 1949.
Яковлев Н. Н. Сравнительно-биохимическая оценка скорости движения. Труды ЛНИИФК, в. 5, Л., 1950.
Энгельс Ф. Диалектика природы. Госполитиздат, 1946.
Abderhalden E. Lehrbuch d. physiol. Chemie, 1931a.
Abderhalden E. Forschungen u. Fortschritte, Bd. 15, H. 13, 1931б.
Abderhalden E. Die Feinstruktur von Eiweisstoffen des Organismus als Ausdruck seiner ererbten Gesamtkörperstruktur. Scientia, Bd. 45, H. 5, 1939a.
Abderhalden E. Rasse und Vererbung vom Standtpunkt der Feinstruktur von blut- und zelleigenen Eiweisstoffen aus betrachtet. Nova Acta Leopoldina (N. F.), Bd. 7, № 46, Leipzig, 1939б.
Abderhalden E. und Abderhalden R. Ändern sich die Plasmaproteine und diejenigen der Erytrocyten bei ein und demselben Individuum mit dem Lebensalter? Zschr. f. Altersforschung, Bd. 3, H. 1, 1941.
Adlersparre A. Einiges über Pigmentstoffwechsel und andere Farbenmodificationen bei Gefangenschaftsmilieu. Ornit. Monatsbericht, Bd. 46, H. 1, 1938.
Aldrich J. Habits and habitat differences in two races of Traill's flycatcher. Wilson Bull., vol. 65, № 1, 1953.
Amadon D. The species — then and now. Auk., vol. 67, № 4, 1950.
Annadele N. Zoological Results of a Tour in the Far East. Batrachia. Mem. As. Soc. Bengal, vol. 6, 1917.

Antonis O. Uber Tiergarten-Exemplare von Equus zebra frederici Trouss. Zool. Garten, Bd. 9, H. 3-4, 1937.
Aprivon M. H., Nathan P., Himwich H. E. Brain acetylcholinesterase activities in rabbits exhibiting three behavioral patterns following the intracarotid injection of di-isopropyl fluorophosphate. Am. J. Physiol, vol. 177, № 2, 1954.
Arpino G. Profilo dell'electrocardiagramma e costituzione del miocardio specifico. Boll. zool. Tonino, vol. 8, № 3-4, 1937.
Auber L. & Hill O. Examples of hibridization between two species of macaw (Ara). Proc. R. Soc. Edinbourgh, vol. 65, p. 1, 1953.
Bair W. Studien am alten Schädel von Sus scrofa domesticus. Zeitschr. Säugetierkinde, Bd. 2, H. 2, 1928.
Bair J. G. & Wolfe N. R. Quantitative serological relationships within the Artiadoctyla. Zoologica, vol. 27, 1942.
Baldwin S. & Kendeigh Ch. The physiology of temperature of birds. Sc. Publ. Clev. Mus. Nat. History, vol. III, 1932.
Beaux O. u Festa E. La Ricomporta del Cignoale nell'Italia settentrionale—occidentale. Mem. Soc. ital. Sc. nat. et. Mus. Stor, nat., vol. 9, № 3, Milano, 1927.
Beickert A. Zur Entstehung und Bewertung der Arbeitshypertrophie des Herzens, der Nebenniere und Hypophyse (Tierexperimentelle Untersuchungen). Arch. Kreislaufforsch. Bd. 21, № 1-4, 115—126, 1954.
Benedict F. G. The physiology of large reptiles. Carn. Inst. Publ. Wash., № 425, 1932.
Benedict F. G. The physiology of the elephant. Carn. Inst. Publ. Wash. № 474, 1936.
Benedict F. G. Vital energetics, a study in comparative basal metabolism. Carn. Inst. of Washington, Publ., № 503, 1938.
Benedict F. G. et Lee R. C. La production de chaleur de la souris. Etudes de plusieur races de souris. Ann. de Physiol, vol. 12, 1936.
Beninde J. Die Fremdblutkreuzung (sog. Blutauffrischung) beim deutschen Rotwild. Zeitschr. Jagdkunde, Sonderheft 3, 1940.
Bergmann C. Uber die Verhaltnisse der Wärmeökonomie der Thiere. Göttingen, 1848.
Bernstein H. Structural modifications of the amphibian skin. Proc. Penns. Acad. Sc., vol. 27, 1953.
Berlioz J. La hibridation entre les Torquilidos. Revista Soc. Colomb. Cient. Nat., vol. 18, № 102, 1929.
Berlioz J. Three new cases of presumed natural hybrids among Trochilidae. Ibis., vol. 14, № 1, 1937.
Bertalanffy L. & R. Estwick. Tissue Respiration of musculature in relation to body size. Am. J. Physiol., vol. 173, № 1, 1953.
Bertalanffy L., Pirozynski W. J. Tissue respiration, growth and basal metabolism. Biol. bull. vol. 105, № 2, 1953.
Bibek F. Influence determinant une variation de la durie de la gestation chez les juments. Rev. zootechn. t. 7, № 1, Paris, 1928.
Birch C. R. The oxygen consumption of the small strain of Calandra oryzae as affected by temperature and relative humidity. Ecology, vol. 28, № 1, 1947.
Blagoveschensky A. On the relation between the biochemical properties and the degree of evolutionary development of organisms. Biologia generalis, vol. 5, 1929.
Blair A. P. Variation, isolating mechanisms and hybridization in certain toads. Genetics, vol. 26, № 4, 1941.
Blair W. F. Tests for discrimination between four subspecies of deermice (P. maniculatus). Texas J. Sci., vol. 6, № 7, 1954.
Bloor W. R. & Snider R. H. Phospolipid content and activity in muscle. Biol. Chem., № 107, 1934.
Boetticher H. Zur Frage ob Nabel u. Rabenkrähe Rassen oder Arten sind. Kocsag, Bd. 4, H. 1, 1931.
Boetticher H. Über das Vikarieren roter und gelber Färbungselemente im Gefieder der Vögel. Zool.Garten (N. F.) Bd. 17, H. 5, 1950.
Boivin A., Vendrely R., Vendrely C. L'acide des oxyrybonucleic du noy au cellulaire. Cr. A. Sc. Paris, vol. 226, № 1061, 1948.
Bolliger A. The adrenals of the Koala (Phascolarctos cinereus) and their alleged relationship to eucalyptus leaf diet. Med. J. Australia, vol. 1, № 26, 1953.
Bolton E. T., Leone C. A., Boyden A. A. A critical analysis of the performance of the photronreflectometer in the measurement of serological and other turbid systems. J. Immunology, vol. 58, 1948.
Borasky R. & Bradbury J. T. Preparation of gonodotrophic extracts from plants, Am. J. Physiol., vol. 137, № 2, 1942.
Borowsky S. & Dehnel A. Materialy do biologii Soricidae. Annales Univ. M. C. S., sec. C. v. VII, Lublin-Polonia, 1952.

Borsow W. Abnormes Hirschgeweihe aus dem Transbaikalgebiet. Neue baltische Waldmannsblätter, № 20, 1912.
Boyden A. A. & Noble G. K. The relationships of some common Amphibia as determined by serological study. Am. Mus. Nov., № 606, 1933.
Braden A. W. & Austin C. R. Fertilization and fertility in mammals. Austr. Veter. J., vol. 29, № 5, 1953.
Bragg A. Taxonomic & physiological factors in the embryonic development in certain toads. Copeia, №. 1, 1955.
Brande R., Henry K., Kon S., Mitchell K. Journ. Dairy Res. vol. 18, 1951. (Цит. по Nutr. Rev., vol. 10, № 3, 1952).
Buddenbrock W. Uber die kinetische und statische Leistung grosser und kleiner Tiere und ihre Bedeutung für den Gesamtstoffwechsel. Naturwissenschaften, Bd. 22, H. 40, 1934.
Cama J. S. & Meara M. The component acids of milk fats of Balaenoptera physalus (Finner whale). Bioch. J., vol. 55, № 2, 1953.
Cassel L. Uber die Bezeihung zwischen d. funktionellen Beanspuchungen, Acetylcholinreaktion und dem Glutationgehalt der Vogelmuskeln. Pflügers Archiv, Bd. 236, H. 30, 1935.
Castle W. E. & Gregory P. W. The effects of breed on growth of the embryo in Fowls and Rabbits. Science (N. S.), vol. 73, № 1903, 1931.
Chatfield P. O., Battista A. F., Lyman Ch. P. & Garcia I. P. Effects of cooling on nerve conduction in a hibernator (Goldenhamster) and non hibernator (Albino rat). The Am. J. of Physiolog., vol. 155, № 2, 1948.
Chen P. S. The rate of oxygen consumption in the lethal hybrid between Triton and Salamandra. Exp. Cell. Res., vol. 5, № 2, 1953.
Chen P. S. Observations on the nucleic acids during the development of the lethal hybrid between Triton palustris and Salamandra atra. Experientia, vol. 10, № 5, 1954.
Choice of diets by rats. Nutr. Rev., vol. 12, № 4, 1954.
Christi C. The African Buffaloes. Proc. Zool. Soc., № 445, London, 1929.
Cohen N. W. Comparative rates of dehydration and hydration in some California salamandras. Ecology, vol. 33, № 4, 1952.
Cohen J. Action de divers substituants de plasma sur la structure histologique de l'instestion de Rat. Cômptes Rendû, t. 238, № 19, 1954.
Conaut R. and Clay W. A new subspecies of Garter Snake from Islands in Erie Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan, № 346, 1937.
Chance M. R. R. Enviromental Factors influencing gonadotrophy. Nature, v. 177, vol. 4501, 1956.
Clark F. H. Correlation and body proportions in mature mice of the genus Peromyscus. Genetics, 1941.
Connell J. J. Studies on the proteins of fishskeletal muscle. Electrophoretic analysis of low ionic strength extracts of several species of fish. Bioch. J., vol. 55, № 3, 1953.
Cook S. F. & Hannon J. P. Metabolic differences between three strains of Peromyscus maniculatus. J. Mammal., vol. 35. № 4, 1954.
Coon C. S. Some Problems of Human Variability and Natural selection in Climate and Culture. The Am. Nat., vol. LXXXIX, № 848, 1955.
Cooper R. S. Adult antigens (or specific combining groups) in the egg, embryo and larva of the frog. J. exp. zool., vol. 101, No. 2, 1946.
Cory B. L. & Manion J. J. Ecology and hybridization in the genus Bufo in the Michigan-Indian Region. Evolution, vol. 9, № 1, 1955.
Csik L. Nyerscellaloze emeesztesi vizsgalatok hazi-es ureginyulakon s hibridjeinem. Magyar fred. akad. tihynyi biol. kutatointezetenek evk., 21, 1953.
Czopek J., Pugaczewska H., Sopock V. Unoczynienil powierzchnoi odechowych u traszki grzbieniastej. Fol. morphol., vol. 5, № 2, 1954.
Comfort A. Biological aspects of senescens. Biol. Reviews, vol. 29, № 3, 1954.
Cyren O. Klima und Eidechsenverbreitung. Göteborgs vet., Vitt, Samh. Handl. Bd. 27, H. 3, 1924.
Dale F. H. Ability of the Bobwhite to grow and reproduce without a dietary source of vitamin B_1, Science, vol. 121, № 3149, 1955.
Dalcq A., van-Egmont N. Effèts de la centrifugation sur l'oocyte de trois mammiféres (rat, hamster, taupe). Arch. biol., vol. 63, № 3, 1953.
Danis V. Influence du climat sur la morphologie des Picidés. Bull. Soc. nat. Acclim. France, vol. 84, № 11, 12, 1937.
Danneel R. u. Schaumann K. Zur Physiologie der Kälteschwärzung beim Russenkaninchen. Biol. Zbl., Bd. 58, H. 5—6, 1938.
Darling F. F. Bird Flocks and the Breeding Cycle. Cambridge, 1938.
Datta S. & Harris H. Urinary amino-acid patterns of some mammals. Am. Augenics. vol. 18, № 2, 1953.

De Chambre E. Etudes genetiques sur les Porcs et les sangiiens. Rec. Med. vet. Abfort, № 105, 1929.
Davis W. B. Relation of size of the pocket gophers to soil and altitude. J. Mammal, vol. 19, № 2, 1938.
Degerbel M. Denmerks Pattehyr i Fortiden. Kopenhagen, 1933.
Dehnel A. Biologia rozmnazania ryjowki S. araneus w warunkach laboratoryinych. Ann. Univ. M. C. S. Lublin, Sec. C., vol. VI, № 11, 1952.
Dice L. R. The occurance of the subspecies of the same species in the same area. J. Mammal., vol. 12, 1931.
Dice L. R. Age variation in Peromyscus maniculatus gracilis. J. Mammal. vol. 17, 1936.
Dice L. R. Ecological and genetic variability within the species of Peromyscus. Am. Naturalist, vol. 74, 1940.
Dice L. R. & Blossom P. M. Studies of Mammalian Ecology in southwestern, North America. Carn. Inst. Publ., № 485, 1937.
Dice L. R. & Liebe M. Partial infertility between two members of the Peromyscus truei group of mice. Contr. Lab. Vert. gen. Michigan, vol. 5, № 1—4, 1937.
Diepen B. Über Lage u. Formveränderung des Hypothalamus und des Infundibulum in Phylogenese u. Ontogenese. Deutsche Zeitschr. f. Nervenkunde, № 159, 1948.
Dobzhansky T. Genetics and the origin of species. N. Y. 1941.
Dolyak F., Leone Ch. Some standart values of the blood and serum of the cotton rat Sigmodon hispidus texianus. Transact. Kansas Acad. Sci., vol. 56, № 2, 1953.
Dunn E. R. Systematic procedure in herpetology. Copeia, №. 4, 1934.
Durken R. Uber die Keimdrüsen und Chromosomen der Artbastarde Rana arvalis Nils und Rana fusca Ros. Ztschr. indukt. Abst. Vererb. Lehre, vol. 74, № 3—4, 1938.
Eisentraut M. Die Variation der balearischen Inseleidechse Lacerta lilfordi Günthr. SB. Ges Naturf. Fr., № 1—3, Berlin, 1929.
Ellerman J. K. & Morrison-Scott T. C. Checklist of palaeartic and Indian Mammals. London, 1951.
Ewart, Y. C. The Ponycnik experiments. London, 1899.
Ewart, Y. C. Guide to the zebra hybrids. Edinburgh, 1900.
Farraggiona R. Ricerche sull istogenesi del pancreas di Anfibi anuri con particolare riguardo alle isole di Langerhans. Arch. ital. Anat. Embr., vol. 34, № 1, 1935.
Fischer E. Variation within a brood of Pacific Garter Snakes. Univ. Calif. Publ. Zool., vol. 30, № 9, 1928.
Fox W. Genetic and Enviromental variation in the timing of the reproductive cycle of male Garter Snakes. J. Morphol., № 3, 1954.
Franz H. Morphologische und phylogenetische Studien an Carabus L. und den nächtsverwandten Gattungen. Zeitschr. wiss. Zool., 135, 1929.
Freshkop S. Animeaux protèges au Congo Belge. Brussell, 1941.
Friboes W. Uber Moser'sche Kristalle. Ein Beitrag zur Kenntnis der Blutfarbstoffe. Pflügers Archiv, vol. 98, 1903.
Fritsch H. Vergleichend-physiologische Beobachtungen der Blutgerinnung bei Kaltblütern. Zool. Jahrb., Bd. 57, 1936.
Fritsch H. und Studnitz G. Versuche über die Grenzen der systematischen Specifität bei der Blutgerinnung. Zool. Jahrb. Allg. Zool., Bd. 58, H. 4, 1938.
Fuse N. Nitrogen in urine of various mammals. Jap. J. Med. Sci., vol. 11, № 1, 1925.
Gee. E. P. Wild buffaloes and tame. Bombay Nat. Hist. Soc., vol. 51, № 3, 1953.
Ghigi A. Jbridisimo e specie nuove. Arch. Zool. Ital. (Rend. II Congr. Inst. Zool.), vol. 16, 1931.
Goffart H. Oxyhämoglobinkristalle placenter Säugetiere. Zool. Jahrb. Allg. Zoologie, Bd. 42, H. 2, 1925.
Goslar R. Vergleichende cytologische Untersuchungen zur Frage der Neurosekretion in Hypotholamas. Acta, Neurovegetativa, Bd. 4, 1952.
Gotronei G. et Perri T. I trapianti studiati in rapporto con le ibridazioni interspecifiche. Boll. Zool., 12, 1946.
Grace L. An example of interspecific mating in toads. Copeia, № 1, 1951.
Grosset E. & Zoutendyk A. Immunological studies in reptiles and their relation to aspects of immunity in higher animals. Publ. S. African Inst. Med. Res., vol. 4, 1929.
Gray P. Mammalian hybrids. London, 1954.
Griffin D. R. Physiological thermodynamics of Arctic animals. Proc. Sec. Alas. Sc. Conf., 1951.
Grinell J. A geographical study of the kangaroo rats of California. Univ. of Calif. Publ. in Zool., vol. 24, № 1, 1922.

Groebbels F. Der Vogel, Bd. 1, 1932.
Gruneberg H. The genetics of the mouse. Den Haag, 1952.
Gudmundson B. Kynblendingur of silfurreb og fjallaret i Loni Kelduhverfi. Natturufroedingurium 15, 1945.
Gyeer M. Atavism in guinea-chicken hybrids. J. exp. Zool., vol. 7, 1907.
Gyeer M. La livrée du plumage chez les hybrids de pintade et de poule. Bull de Mus. de l'histoire naturelle, vol. 1, 1909.
Gunstone F. D. & Paton R. P. Animal fats. Bioch. J., vol. 54, № 4, 1953.
Gunstone F. D. & Paton R. P. The component acids of python fat. Bioch. J., vol. 54, № 4, 1953.
Hagendorf F. Rot-Damwildkreuzung. Wien. allg. Forst-Jagdzeitung, № 44, 1926.
Hafer E. Normal haematogical values in the Buffaloe. Nature, vol. 174, № 4430, 1954.
Hall R. E. Interpadation versus hybridization in ground squirrels of the western United States. Am. Midl. Nat., 29, 1943.
Hall F. G., Dill D. B. Barnon E. S. Physiology of high altitudes. J. Cell, Compt. Physiol. 8, 1936.
Hammond F. Report on cattle breeding in Jamaica and Trinidad. E. M. B., Bd. 58, 1932.
Hanstrom B. The hypophysis in a Wallby, two tree-shrews, a marmosett and an orang-utan. Arkiv für zoologi. Bp. 6, № 6, 1953.
Harris H. Biochemical individuality in man VI. Biology and human affairs. vol. 19, № 2, 1954.
Harris van T. Experimental evidence of reproductive isolation between two subspecies of Peromyscus maniculatus. Contr. lab. vert. Biol. Univ. Mich., № 70, 1954.
Harrison J. M. The races of Mallard, Bull. B. O. C., № 453, 1944.
Harrison J. M. Exhibition of two varieties of the Robin Erithacus rubecula. Bull B. O. C., № 66, 1946.
Harrison J. W. & Garret F. C. The induction of the melanism in the Lepidoptera and its subsequent inheritance. Proc. Roy. Soc. London, № 99, 1925.
Haskins C. P. & Haskins E. F. Note on a «permanent» experimental alteration of genetic constitution in a natural population. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1954.
Hatfield D. M. A natural history study of Microtus californicus. J. Mammal., vol. 16, № 4, 1935.
Hatfield D. M. Rate of Metabolism in Microtus and Peromyscus. J. Mammal. vol. 21, № 3, 1939.
Heidermanns C. Untersuchungen über die chemische Anatomie der Skelettmuskeln der Anuren. Zool. Jahrb., Allg. Zool. u. Physiol., Bd. 43, H. 3, 1927.
Heidermanns C. Vergleichend-physiologisch-ökologische Untersuchungen über die Leistungsfähigkeit der Skelettmuskeln der Anuren und ihre Beeinflussung durch Umwelbedingungen. Zool. Jahrb., Allg. Zool., Bd. 46, H. 1, 1929.
Heidermanns C. Ermüdungserscheinungen der Skelettmuskeln der Anuren. Zool. Jahrb., Allg. Zool., Bd. 47, H. 4, 1930.
Heincke F. Die Naturgeschichte des Herings. Bd. 1. Abh. Deutsch. Seefischereivereine, Bd. 2, 1898.
Herlant H. Anatomie et histophysiologie comparèe de l'hypophyse anterieure chez les mammiféres. Ann. Soc. Roy. Belgique, Bd. 82, 1951.
Hermann G. The heart of the thoroughbred race horse. Proc. Soc. exp. Biol. vol. 26, 1929.
Herre W. Artkreuzungen bei Säugetieren. Biologia generalis, Bd. 12, H. 2, 1937.
Herre W. Die Schädel der Unterarten des Triton alpestris Lawr. Zool. Anz, Bd. 97, H. 7—8, 1932.
Herre W. Zur Abstammung und Entwicklung der Haustiere. Betrachtungen über vorgeschichtliche Wildschweine Mitteleuropas. Verh. Dtsch. Zool. Gesell. Kiel, 1948.
Herre W. Tierreste aus steinzeitlichen Fundstellen des Satrupholmer Moores in Schleswig-Holstein. Schr. Nat. Wiss. Verien Schl-Holst. Bd. 24 H. 1, 1949.
Herre W. u. Rawiel. Vergleichende Untersuchungen an Unken. Zool. Anz., Bd. 125, H. 11—12, 1939.
Herter K. Eine verbesserte Temperaturorgel und ihre Anwendung auf Insecten und Säugetiere. Biol. Zbl., № 59, 1934.
Herter K. Die Höhe des thermotaktichen Optimum als Art- und Rassenmerkmal bei Nagetieren. Zool. Anz., Suppl. Bd. 8, 1935a.
Herter K. Ein Igelbastard (E. roumanicus × E. europaeus). SB. Ges. Naturf. Fr. Berlin, № 1—3, 1935б.
Herter K. Das thermotaktische Optimum bei Nagetieren. Zeitschr. Vergl. Physiol., Bd. 23, H. 4, 1936.
Herter K. Uber Vorzugstemperaturen von Reptilien. Zschr, vergl. Physiol. Bd. 28, H. 2, 1940.

Herter K. Die Beziehungen zwischen d. Okologie und d. Thermotaxis d. Tiere, Biologia generalis, Bd. XVII, H. 1—2, 1943.
Herter K. Der Temperatursinn der Säugetiere, Leipzig, 1952.
Hertwig G. Kern- und Zellgrössenunterschiede der Eltern als Ursache der verschiedenen Ausfalle resiproker Krötenkreuzungen. Zschr. Anat., Bd. 92, H. 6, 1930.
Hertz R. Effect of B. vitamins on the Endocrinological aspects of Reproduction. «Vitamins and Hormones», vol. IV, 1946.
Hesse R. Das Herzgewicht der Wirbeltiere. Zool. Ib. Allg. Zool., Bd. 38. H. 3, 1921.
Hesse R. Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena, 1924.
Hickman K. and Harris P. Tocopherol interrelationships. Advances in enzymology, vol. VI, 1946.
Hicks R. Blood relationship within the order Rodentia. Science, vol. LXIX, № 1781. 1929.
Hilzheimer M. Uber Mus sylvaticus L., Mus wagneri Eversm und Mus minutus Pal. in den Museen zu Helsingfors und Stuttgart. Acta Societatis pro fauna et flora, Bd. 34, № 10, 1911.
Hofmann K. Chemistry and biochemistry of Biotin. Adv. in enzymology, vol. III, 1943.
Howell T. and Hankins A. Variation in topotypes of the Salamander Plethodon jordani melaventris. Copeia, № 1, 1954.
Hübner F. Die Mundhöhlendrüsen der Reptilien. Diss. Berlin, 1937.
Hurtado A., Rotta A., Morino P. Studies of Myohemoglobin at High Altitudes. Ann. J. Med. Sc., № 194, 1937.
Huxley J. Morphism and evolution. Heredity, 1955, vol. 9, № 1, 1956.
Ingles L. C. and Wormand J. B. The contiguity of the ranges of two subspecies of pocket gophers. Evolution, vol. 6, № 2, 1951.
Irvin M. K. Immuno-genetic studies of species relationships in Columbidae. J. Genet., vol. 35, 1937.
Irvin M. K. Evolutionary patterns of the antigenic sibstances of the blood corpuscles in Columbidae. Evolution, vol. 7, № 1, 1953.
Irvin M. K. and Cole L. J. Immunogenetic studies of species and of species hybrids from the cross of Columba livia and Streptopelia risoria. J. Exp. Zool., vol. LXXIII, № 2, 1936.
Irvin L., Krog H., Monson M. The metabolism of some Alaskan animals in winter and summer. Phys. Zool., 1955, vol. 28, № 3, 1956.
Johnson D. Hybrid sonnerats jungle fowl. Avicult. Mag., vol. 59, № 3, 1953.
Jacubek V. Die Variabilität der Trächtigkeitsdauer beim Rind. Sbornik cesk. Akad. zemod. Praga, Bd. 16, № 2, 1941.
Jamashina M. J. Studies on the sterility in hybrid birds. Jap. J. Gen., vol. 17, № 1—2, 1941.
Janes R. G. Studies on the Amphibian digestive system. 2. Comparative histology of the pancreas. J. Morph., vol. 61, № 3, 1937.
Jocum H. B. and Huestis R. R. Histological differences in the thyroid glands from two subspecies of Peromyscus. Anat. Rec., vol. 39, 1928.
Kammerer P. Beweise für die Vererbligkeit erworbener Eigenschaften durch planmässige Züchtung. Flugschr. d. Gesellschaft für Züchtungskunde. Berlin, 1910.
Kammerer P. Beitrag zur Kenntnis der Verwandschftl. Verhaltung. v. Salamandra atra u. maculosa. Arch. f. Entw.-Mech., 17, 1904.
Kammerer P. Vererbung erzwungener Farbveränderungen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 28, 1913.
Kammerer P. Neuvererbung oder Vererbung erworbener Eigenschafter. Wien, 1925.
Kammerer P. Der Artenwandel auf Inseln und seine Ursache ermittelt durch Vergleich und Versuch an den Eidechsen der Dalmatischen Eilande. Leipzig, Wien, 1926.
Kauth H. und Sommer H. Das Ferment im Tierkörper IV. Biol. Zbl., Bd. 72, H. 3/4, 1953.
Kellaway C. H. and Williams F. The serological and blood relationship o some common Australian Snakes. Austr. J. exp. Biol., vol. 8, № 2, 1931.
Keller C. Vergleichende Zellen- und Kernmessungen bei grossen und kleinen Hühnerrassen zur Plüfung der genetisch bedingten Wuchsunterschiede. Zschr. Zellforschung mikr. Anatomie, Bd. 20, H. 1—2, 1933.
Kellog C. E. Nutrition of animals; in Yearbook of Agriculture. Washington, 1939, p. p. 871—892.
Kemna A. Uber eine Rückkreuzung eines Löwen-Tiger Bastards mit einem Löwen in der zweiten Generation und tierärztliche Beobachtungen bei der Aufzucht der empfindlichen Jungtiere. Zool. Garten, 20, № 2—3, 1953.
Kestner O. und Plaut R. Physiologie des Stoffwechsels. Wintersteins Handb. vergl. Physiol., Bd. 11, 1924.
Kim B. Rassenunterschiede am embryonalen Schweineschädel und ihre Entstehung. Zschr. Morph. Antrop., Bd. 32. № 3, 1933.

Klatt B. Roux Arch, 107, 1926. Цит. Hesse-Doflein, 1943.
Klauber L. M. A further study of pattern dimorphism in the California king snake. Bull. zool. soc., № 15, San Diego, 1939.
Kleiber M. Body size and metabolic rate. Physiol. Rev., vol. 27, 1947.
Kramer G. Der Ruheumsatz von Eidechsen und seine quantitative Beziehung zur Individengrösse. Zschr. vergl. Physiol., Bd. 20, № 5, 1934.
Krebs H. A. Body size and tissue respiration. Acta Biochem. Biophys., vol. 4, 1950.
Kremer I. Die fortlaufenden Veränderungen der Amphibienleber im Hungerzustande. Zschr. mikr. u, anat. Forschung, Bd. 28, H. 1—2, 1932.
Krech D., Rosenzweig M., Bennett E., Krueckel B. Enzyme concentrations in the brain and adjustive behavior-patterns. Science, vol. 12, № 3128, 1954.
Krog H., Monson M. Notes on the metabolism of a mountain goat. Am. J. Physiol., vol. 178, № 3, 1954.
Kubik J. Micromys minutus Pall w Bialowieskim Parku Narodowym. Ann. U. M. C. S., Lublin, ser. C., vol. VII, № 7, 1952.
Kubik J. Analiza pulawskiej populacji Sorex araneus araneus L i Sorex minutus minutus L. Annales Univ. M. C. S., Lublin-Polonia, Ser. C., vol. V, 1952.
Lack D. Variation in the introduced English sparrow. Condor, vol. 42, 1940.
Lack D. The natural regulation of animals numbers. Oxford, 1954.
Lantz L. A. Essais d'hybridation entre different formes de lézards du sousgenre Podarcis. Rev. hist. nat. appl., Part 1, t. 7, 1926.
Lantz L. A. Uber Bastardierung von Kammolch und Marmormolch. Abh. Ber. Mus. Naturk. Magdeburg, Bd. 6, H. 1, 1939.
Lawaczek H. Weitere Untersuchungen über Cholesteringehalt verschiedenartiger Muskeln. Zschr. physiol. Chem. Bd. 125, 1923.
Lederer G. Ein Bastard von Elaphe guttata (L) × Elaphe quadrivittata quadrivittata (Holbrook) — und dessen Rückkreuzung mit der mütterlichen Ausgangsart. Zool. Garten, N. F., Bd. 17, H. 1—5, 1950.
Levine H. P. and Moody P. A. Serological investigation of rodent relationships. Physiol. Zool., vol. 12, 1939, pp. 400—411.
Leone Ch. and Wiens A. L. Comparative serology of carnivores. J. Mammalogy, vol. 37, № 1, 1956.
Leraas H. J. Variation in Peromyscus maniculatus osgoodi from the Uinta Mountains. Contr. Labor. vert. Genet. Univ. Michigan, № 6, 1938.
Lin T. T. Hybridization between Peromyscus maniculatus oreas and P. M. gracilis. J. Mammal., vol. 35, № 3, 1954.
Little C. C. Preliminary report on a species cross in rodents Mus musculus × Mus wagneri. Pap. Mich. Acad. Sci., 8, 1928.
Lovinsohn H. Der Einfluss u-v Strahlen auf den Erythrozytenspiegel von Rana fusca. Zool. Jahrb. Allg. Zool., Bd. 43, H. 3, 1930.
Loewy H. Physiologie des Höhenklimas. Jena, 1932.
Lutfi M. Das thermotaktische Verhalten einiger Reptilien. Berlin, 1936.
Marks H. P. and Young F. F. Species variation in the insulin content of pancreas. Nature, vol. 146, № 3688. 1940.
Mason K. E. Physiological Action of vitamin E and its homologues, «Vitamins and hormones», vol. II, 1944.
Mayr E. The nature of species. Adv. Gen. vol. 2, 1948.
Mazek-Fialla K. Die Körpertemperatur poikilothermer Tiere in Abhängigkeit vom Kleinklima. Zschr. wiss Zool., Bd. 154, 1941.
Meise W. Rassenkreuzungen an den Arealgrenzen. Zool. Anz., 3 Suplementband, 1928.
Meites J. Relation of nutrition to endocrine-reproductive functions. Iowa State Coll. J. Sci, vol. 28, № 1, 1953.
Meyer J. H. Die Bluttransfusion als Mittel zur Uberwindung letaler Keimkombinationen bei Lepidopteren-Bastarden. Zschr. Wien. Ent. Ges., Bd. 64, № 33, 1953.
Meyers D. K. Studies on Cholinesterase. G. Species variation in the specificity pattern of the pseudocholinesterases. Bioch. J., vol. 55, № 1, 1953.
Mezger-Freed L. Phospho-protein phosphatase activity in normal, haploid and hybrid amphibian development. J. Cell. Comp. Physiol., vol. 41, № 3, 1953.
Mc Cutcheo F. and Hall F. G. Hemoglobin in Amphibia. J. Cell. Comp. Physiol., vol. 9, № 2, 1937.
Mirsky A. E. and Ris H. Variable and constant components of chromosomas. Nature, 163, № 666, 1949.
Moller A. Die Struktur des Auges bei Urodelen verschiedener Körpergrösse. Zool. Jahrb., Abt. Physiol., Bd. 62, H. 3, 1950.
Montalenti G. L'ibridazione interspecifica degli Amfibi anuri. Annual. zool., 4, 1938.
Moody P. A., Cochran V. A., H. Drugg. Serological evidence in lagomorph relationships. Evolution, 1949.

Moor J. A. Studies in the development of frog hybrids. J. Exp. Zool. vol. 101. № 2, 1946.
Moor J. A. The role of temperature in speciation of frogs. Biol, Symp. № 6, 1942.
Moor J. A. Geographic and genetic isolation in Australian Amphibia. Am. Nat., vol. 88, № 839, 1954.
Müller J. M. Über Haemoglobinkristalle aus Hamsterblut. Acta Biol. exp., 1935.
Murie A. The ecological relationship of two subspecies Peromyscus in the Glacier Park region. Montana. Ocass. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan, № 270, 1933.
Musacchia X. J. A study of the lipoids in arctic migratory birds. Condor, vol. 55, No. 6, 1953.
Nath V. Cytological differences between closely allied species. Nature, vol. 130, № 3275, 1932.
Nachtshein H. Das Porto-Santo Kaninchen. Umschau, Bd. 45, № 10, 1941.
Noak Th. Uber den Schädel eines Bastards von Tiger u. Löwe. Zool. Anz., Bd. 38, H. 3, 1908.
Nolte A. Die Abhängigkeit der Proportionierung und Cytoarhitektonik des Gehirns von der Körpergrösse bei Urodelen, Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. Bd. 64, H. 4, 1953.
Norris R. A. and Williamson F. S. L. Variation in relative heart size of certain passerines with increase in altitude. Wilson Bull. № 67, 1955.
Nutritive value of sow's milk. Nutr. Rev, 1952.
Oboussier B. Uber die Grössenbeziehungen der Hypophyse und ihre Teile bei Säugetieren und Vögeln. Archiv f. Enrw. Mech. d. Organismen, Bd. 143, 1948.
Oliver J., Shaw Ch. The amphibians and reptiles of the Hawaiian islands, Zoologica, vol. 38, № 2, 1953.
Ord M. G. and Thompson R. H. The preparation of soluble cholinesterases from mammalian heart and brain. Bioch. J. vol. 49, № 2, 1951.
Padour L. Differenzen endokriner Drüsen bei Säugetieren verschiedener Körpergrösse, mit besonderer Berücksichtigung der Langerhanschen Inseln, Zool. Jahrb., Abt. Physiol., Bd. 62, H. 3, 1950.
Palmer L. J. Raising Reindeer in Alaska. Misc. Publ. U. S. Dep. Agricult. Part II, Pastoral Rev., 63, 1934.
Pearson T. The Tasmanian Brush opossum; its distribution and colour varieties. Pap. Proc. Soc. Tasmania, vol. 21, 1938.
Poll H. Uber Vogelmischung. Ber. V. Int. Ornit. Congress, Berlin, 1910.
Prosser C. L. (ed). Comparative animal physiology. Phil. & London, 1952.
Przibram H. Die Schwanzlänge der Nachkommen temperaturmodifizierter Ratten. Arch. f. mikrosk. Anatomie u. Entw. Mechanik, 1925.
Quiring D. F. Brain, heart, thyroid, adrenals and habitat. Growth № 10, 1946.
Rand A. K. Probability in subspecific identification of single specimens. The Auk., vol. 65, № 3, 1948.
Reguate H. Der bisher älteste Iltisfund von der Kembrischen Halbinsel. (Ein Beispiel klimatischen Merkmals Parallelität in der Zeit). Zool. Anz., Bd. 156, H. 3—4, 1956.
Reeder G. & Cowles R. B. Aspects of thermoregulation in bats. J. Mammal., vol. 32, № 4, 1951.
Reichert F. & Brown A. The crystallography of haemoglobins. Carnegie Inst. Washington Publ., № 116, 1909.
Rensch B. Die stammesgeschichliche Bedeutung geogr. Rassenkreise. Verh. Deutsch. Zool. Ges., Bd. 32. 1928.
Rensch B. Artbildung durch geographische Variation. Forschungen und Fortschritte, Bd. 6, H. 12, 1930.
Rensch B. Zool. Systematik und Artbildungsproblem. Verh. Deutsch. Zool. Ges., Bd. 35, 1933.
Rensch B. Замечания к работе: Hertwig P. «Rassen-und Artbildung bei Haushühnern». Zool. Bericht, Bd. 38, H. 9—7, 1935.
Rensch B. Die paläontologischen Evolutionsregeln in zoologischer Betrachtung. Biologia generalis. Bd. XVII, H. 1—2, 1943.
Rensch B. Organproportionen und Körpergrösse bei Vögeln und Säugetieren. Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool., Bd. 61, H. 4. 1948a.
Rensch B. Histological changes in consequence of evolution of body size. Evolution, 2, 1948б.
Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transpeziphische Evolution Stuttgart, 1954a.
Rensch B. The relation between the evolution of the nervous functions and the body size of animals. «Evolution in Progress», 1954б.
Rensch J. u. Rensch B. Relative Organmasse bei tropischen Warmblütern. Zool. Anzeiger, Bd. 156, 1956.
Richter C. P. & Rice K. K. Comparison of the effects produced by fasting on

gross bodily activity of wild and domesticated rats. Am. J. Physiol., vol. 179, № 2, 1954.
Riddle O. The inheritance of thyroid size and the establishment of thyroid races in ring doves. Am. Nat., vol. 63, № 688, 1929.
Riddle O. The establishment of races of Pigeons characterized by large and small thyroids. Anat. Rec., vol. 41, № 1, 1928.
Rhoad A. O. Some observations on the reponse of purebred Bos taurus and Bos indicus and their crossbred types to certain conditions of environment. Am. Soc. of Animal Production Proc., 1938.
Robinson D. The muscule hemoglobin of seals as an oxygenstore in diving. Science, № 90, 1939.
Rörig A. Welche Beziehungen bestehen zwischen den Reproductionsorganen der Cerviden und der Geweihbildung derselben? Arch. f. Entwicklungsmech. vol. VIII, 1899.
Rosahn P., Green H. & Hu C. Hereditary variations in the gestation period of the Rabbit. Science (N. S.), vol. 79, № 2058, 1934.
Ruttner F. Uber die Vererbung einiger Rassenmerkmale bei der Honigbiene (Apis mellifera). Öster. Zool. Z., Bd. 4, № 1—2, 1953.
Sasaki K. Precipitation test of a hybrid between Japanese Longtailed Fowl. Zschr. Tierzüchtung. Bd. 32, H. 1, 1935.
Sasaki K. Serological test for the blood relationship of some Eoviness with reference to the racial decriment. Zschr. für Tierzüchtung. Bd. 29. H. 2, 1934.
Savin P. & Dorcas D. C. Morphogenetic studies of the rabbit X. Racial variations in the gall bladder. Anat. Rec., vol. 110, № 4, 1951.
Schneren G. & Bonte I. Effet lethal des rayons ultraviolets chez Rana temporaria et innoculte apparante chez Rana esculenta. Compt. rendu soc. biol. t. 147, № 15—18, 1953.
Schlieper C. Versuch einer physiologischen Analyse der besonderen Eigenschafte r einiger eurythermer Wassertiere. Biol. Zlb. Bd. 71, № 9/10, 1952.
Schulz Ch. Die relative Grösse cytoarchitektonischer Einheiten im Grosshirn der weissen Ratte, weissen Maus und Zwergmaus. Zool. Jahrb. Abh. Physiol. Bd. 63, H. 4, 1951.
Schweizer H. Die Bastardform von Vipera aspis aspis × Vipera ammodytes ammodytes. Wschr. Aquar. Terrar. Kunde, Ed. 38. H. 35, 1941.
Sealander I. A. Food consumption in Peromyscus in relation to air temperature and previous thermal experience. J. Mammal., vol. 33, № 2, 1952.
Seiferle E. Atavismus und Polydyctylie der hyperdaktylen Hinterpfote des Haushundes Morh. Jahrb. Bd. 57, H. 3, 1927.
Senf E. Welchen Einfluss hat die Einkreuzung von Ungarblut auf die Entwicklung des Rotwildbestands der Schorfheide gehabt? Jahresber. Hävelsamml. Bd. 5, H. 14, 1931.
Shorten M. The grey squirrel in Britain. Zool. Life, vol. 8, № 2, 1953.
Skreb N. Nature et distribution des constants du cytoplasme dans les oocytes de deux cheiropteras. Compt. rendu Soc. Biol., t. 147, № 3—4, 1953.
Smith H. W. & Silvette H. Nitrogen excretion of camels. J. Biol. Chem., 78, 1928.
Smith C. L. Seasonal changes in blood sugar, fat body, liver glicogen and gonads in the common frog, Rana temporaria. J. Exp. Biol., vol. 26, № 4, 1950.
Stallcup W. B. Myology and serology of the avian family Fringilidae, A taxonomic study. Univ. Kans. Pubb. Nat. Hist. 8/29; 157—211, B. A. vol. 30, № 3, 1954.
Standfus M. Gesamtbild der bis Ende 1989 an Lepidoptera vorgenomennen Temperatur und Hybridizationsexperimente. Insectenbörse. № 16, 1899.
Standfus M. Experimentelle Zool. Studien mit Lepidipteren. Neue Denkschriften der allg. Schweiz. Gesell. Naturwiss., 1898.
Standfus M. Die Resultate 30-jähriger Experimente mit Bezug auf Artbildung und Umgestaltung in d. Tierwelt. Verh. scweiz. Naturf., 1905.
Stephan H. Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Hirnen von Wild-und Haustieren. Biol. Zbl., Bd. 73, H. 1—2, 1954.
Stickney J. C. & van Liere E. Y Acclimatization to Low Oxygen Tension. Physiol. Rev., vol. 33, № 1, 1953.
Stieren A. Die Tiergärten als zooklimatische Laboratorien. Zool. Garten (N. F.), № 10, 1938.
Stigler R. Vergleichende Untersuchungen der physiologischen Wärmeregulation. Arch. exp. Pathol. u. Pharmak. № 155, 1930.
Stoples-Brown R. On the crossing of some species of Columbidae. J. Genetics. vol. 13, № 2, 1923.
Stribling H. Uber Vorzugstemperaturen von Amphibien. Zschr. Morphol. u. Ökolog. Tiere, Bd. 43, № 4, 1954.

Strohl J. Die Massenverhältnisse des Herzens im Hochgebirge. Zool. Jahrb. Allg. Zool., Bd. 30, H. 1—2, 1910.
Stuart L. C. The distributional Implications of Temperature Tolerance and Hemoglobin values in the Toads Bufo marinus and B. bocourti. Copeia, № 3, 1951
Suchetet A. Les oiseaux hybride rencontrés à l'état sauvage. Paris, 1890.
Sumner F. B. Some effects of temperature upon growing mice and the persistence of such effects in a subsequent generation. Am. Nat., № 45, 1911.
Sumner F. B. Genetic studies of several geographic races of California deer-mice. Am. Nat., 49, 1915.
Sumner F. B. Results of experiments in hibridizing subspecies of Peromyscus. J. of Exp. Zool., № 38, 1923.
Sumner F. B. The analysis of a concrete case of intergradation between two subspecies. Proc. Nat. Ac. Sci. Washington, vol. 15, № 6, 1929.
Sumner F. B. Genetic, distributional and evolutionary studies of the subspecies of Deer Mice (Peromyscus). Bibliogr. genet., vol. 9, 1932.
Sundstroem E. S. Studies on the adaptation of albino mice to artificially produced tropical climate. Am. J. Physiol., № 60, 1922.
Svihla A. Change in colour pattern in a captive red squirrel. Am. Nat., vol. 65, № 696, 1931.
Timm J. Blood may tell. J. Hered., vol. 28, № 11, 1937.
Timann O. Vergleichende Untersuchungen an Haus-und Wildenten. Zool. Jahrb., Abt. Physiol., Bd. 36, 1919.
Tucker B. W. Purple-headed Starlings in the British Isles, 1945.
Ullrich H. Wärmehaushalt, geogr, Verbreitung. Biotop. u. Akklimatization. Zool. Garten (N. F.), Bd. 17, H. 1—5, 1950.
Ullrich H. u. Wagner K. Die Beziehung der Körpertemperatur u. d. Jodzahl der tierischen Fette zur Umwelt. Ein Beitrag zur Physiologie d. geographischen Rassenbildung. Forschungen u. Fortschritte, Bd. 25, 1949.
Vauk G. Uber den Einfluss der Domestikation auf die Körpertemperatur und deren Beziehungen zur Jodzahl des Fettes. Zool. Anz., Bd. 147, 1951.
Wasilewski W. Badania nad morphologia Clethrionomys glareolus glareolus Schr Ann. Univ. MCS, Lublin-Polonia, sec. C. vol. VII, № 3, 1952.
Wettstein O. V. u. Mühlhofer F. Die Fauna der Höhle von Merkenstein in Nieder-Osterreich. Arch. f. Naturgeschichte, № 7, 1938.
Wetzel G. und Brieger H. Das Wachstum der weissen Ratte bis zur Geschlechtreife bei Fleisch-Pflanzen und gemischter Nahrung. Arch. Entw. mech., 135 (4), 1937
Weymounth F. W., Crismon J. M., Hall V. E., Helding H. S., Fied J. Total and tissue respiration in relation to body weight. Physiol Zool. № 17, 1944.
White M. J. The spermatogenesis of hybrids between Triturus cristatus and Triturus marmoratus (Urodela). J. Exp. Zool., vol. 102, № 2, 1946.
Whiteman Ch. O. Inheritance, fertility and the dominance of sex and colour in hybrids of wild species of pigeons. Washington, 1919.
Wilber Ch. G. & Musacchia X. Y. Fat metabolism in the arctic ground squirrel. J. Mammal. vol. 31, № 3, 1950.
Williams R. J. The significance of the Vitamin content of tissues. «Vitamins and Hormones», vol. 1, 1943.
Wislocki G. B. Antlers in female deer, with a report of three cases in Odocoileus. J. Mammal. vol. 35, № 4, 1954.
Withman Ch. Inheritance, Fertility and the Dominance of sex and colour in hybride of wild species of Pigeons. Washington, 1919.
Wolfe H. R. Serological relationships among Bovidae and Cervdae. Zoologica, 24, 1939.
Wolterstorff W und Radovanovic M. Triturus alpestris reiseri Wern. u. T. a. alpestris (typica) Laur, vergesellschaft im Prokosko-See. Zool. Anz. Bd. 122, H. 1—2, 1938.
Wojcik S. i Zdybicki Z. Sklad chemiczny mleka nutrii. Ann. U. M.C.S., Lublin Sec. E., 1954.
Wright Ph. Intergradation between Martes americana and Martes caurina in western Montana. J. Mammal., vol. 34, № 1, 1953.
Wright S. Effects of age of parents on characteristics of the Guinea pig. Am. Nat., vol. 60, № 671, 1926.
Wright S. Summary of patterns of mammalian gene action. J. Nat. Cancer Inst. vol. 15, № 3, 1954.
Wright A. H. and Wright A. A. Handbook of Frogs and Toads. New-York., 1949.
Zapp J. A. and Wilson D. W. Quantitative studies of carnosine and anserine in mammalian muscle. II Difierent species. J. Biol. Chem., vol. 126, № 19, 1938.

Zeuthen E. Oxygen uptake as related to body size in organisms. The Quart, Review of Biol., vol. 28, № 1, 1953.
Zimmermann K. Zur Rassenanalyse der mitteleuropäischen Feldmäuse. Arch. Naturg. (N. F.), Bd. 4, № 2, 1935.
Zweifel R. G. Pattern Variation and Evolution of the mountain Kingsnake, Lampropeltis zonata. Copeia, № 3, 1952.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 3

Глава I. О биохимических и физиологических особенностях различных видов 4

Глава II. О биохимических и физиологических особенностях различных форм одного вида 19

Глава III. Об изменениях различных внутривидовых форм при изменении внешних условий 26

1. Экспериментальные данные . . . . . —
2. Изменение существенных особенностей подвидов в процессе акклиматизации 28
3. Изменение подвидовых особенностей к старости 31
4. Изменчивость домашних животных при изменении условий существования . . . . . —

Глава IV. О параллелизме индивидуальной и географической изменчивости . . 36

Глава V. Полиморфизм 45

Глава VI. Вид и разновидность и вопросы гибридизации 48

Глава VII. О некоторых общих отличиях в характере приспособлений видов и внутривидовых групп к условиям поддержания энергетического баланса 56

1. Индивидуальная изменчивость интерьерных признаков позвоночных . . . . . —
2. О связи интерьерных показателей животных с общими размерами тела 57
3. О зависимости интерьерных особенностей животных от их экологических особенностей 63
4. Обсуждение материалов 77

Глава VIII. Некоторые закономерности изменений особенностей вида при изменении условий среды 82

Глава IX. О биологической сущности вида и внутривидовых категорий . . 92

Литература 112

ЗАМЕЧЕННЫЕ ОПЕЧАТКИ

Стр.	Строка	Напечатано	Следует читать
10	18 сверху	данные	донные
11	1 снизу	делают	делает
71	18 сверху	filigula	fuligula
85	18 сверху	Qnas	Anas
95	16 сверху	juscus	fuscus
114	31 снизу	Джелинсо	Джелинео
116	13 сверху	виде растений	виде у растений
116	31 снизу	энзимагиалуронидазы	энзима гиалуронидазы
119	16 сверху	Семенов-Тяншанский	Семенов-Тян-Шанский
121	23 снизу	больной	большой
122	1 сверху	Antonis	Antonius