

С. С. ШВАРЦ

## УЧЕНИЕ О МИКРОЭВОЛЮЦИИ И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ ПТИЦ

I. В начале 40-х годов нашего столетия оформилось современное направление систематики — «новая систематика» (Huxley, 1940; Mayr, 1942). Его основные постулаты: политическая концепция вида, признание широкого распространения постепенной (клинальной) изменчивости, комплексный биологический подход к определению понятия «вид». Ведущее значение приобрело изучение не особей, а популяций; типологический подход перестал быть основным в работах систематики.

В это же самое время произошли серьезные изменения в понимании сущности микроэволюции. Стало ясным, что начальные процессы эволюции разыгрываются на уровне популяций; изучение закономерностей преобразования популяций стало ведущей проблемой биологов-эволюционистов. Задачи теоретической систематики и эволюционного учения сомкнулись: построение естественной системы требовало ясного понимания механизмов генетического преобразования популяций, внутривидовой дивергенции, соотношения микро-и макроэволюционных процессов, а изучение всех этих сложнейших эволюционных проблем требовало разработки теоретических основ систематики. Если раньше практическое систематизирование признавалось чуть ли не единственной достойной научной деятельностью, то в 40—60-х годах ведущее значение приобретает разработка принципов таксономии.

Развитие этого направления привело к расширению таксономической проблематики, комплексному решению ряда проблем, внедрению новых, непривычных для систематиков старой школы, методов исследования. Работы зоологов-систематиков все чаще появляются на страницах специализированных экологических, генетических, биохимических журналов, а генетик, эколог, биохимик находят в таксономических изданиях профессионально заинтересованную аудиторию. Этот,

казалось бы, чисто внешний показатель изменения направленности таксономических исследований превосходно иллюстрирует сущность переживаемого нами этапа развития науки: систематика на наших глазах из описательной, «справочной», превращается в синтетическую науку о развитии органического мира.

Этот процесс не проходил и не проходит гладко. Прогресс сменяется отступлениями, переоценка теоретических ценностей нередко порождает нигилистические тенденции. Для того, чтобы разобраться в сущности современного этапа в развитии учения о микроэволюции и теоретической систематике, необходимо предельно кратко остановиться на конкретных фактах, это состояние отражающих. Факты эти весьма разнородны, но именно их разнородность — характерная черта современной таксономии.

1. К исследованию межвидовых различий и внутривидового разнообразия были привлечены новые методы исследования, позволяющие вскрыть физиологическую, биохимическую, морфогенетическую (аллометрические зависимости и другие закономерности формообразовательных процессов), иммунобиологическую специфику отдельных форм. Сравнительно-цитогенетические исследования сделались новым средством познания филогенетических отношений между близкими видами и формами (*Sharma et al*, 1961 и др.). С их помощью было установлено наличие внутривидового хромосомного полиморфизма и его географической изменчивости (*Smith*, 1962) и показано, что цитогенетические различия возможны и между морфологически неразличимыми формами (*Valentine a. Love*, 1958), а, с другой стороны, что даже резкие цитогенетические различия (в числе хромосом) недостаточны для подразделения морфологически гомогенных популяций (*Hamer-ton*, 1958). На разных видах (особенно убедительно — на фазанах) было выяснено, что внешнее сходство не всегда соответствует генетической близости (*Hall*, 1963).

Исследования этого типа, несмотря на их кажущуюся тематическую и методическую разнородность, характеризуются общей направленностью и привели к важным выводам.

Любая, в репродуктивном отношении изолированная, популяция морфо-физиологически специфична. Не только виды и подвиды, но и любые природные популяции — различны. Установление этих различий — лишь вопрос техники, времени и трудолюбия исследователя. Отсюда следует, что классическое представление о подвидах как о морфо-физиологически специфичных внутривидовых категориях оказывается недостаточным; его нельзя использовать для разграничения понятий

«подвид» и «популяция». Подтвердился вывод Дементьева, сделанный им еще в 1946 г.: «В работах практических систематиков подвиды обычно признаются всякие морфологически отличающиеся и пространственно обособленные популяции. Это положение в сущности мало приемлемо».

2. Постепенное преодоление типологического подхода к проблемам систематики и связанное с этим исследование серийного материала показало, что генетическая разнородность популяции — её важнейшее и всеобщее биологическое свойство. Отсюда следует, что популяция в целом обладает значительно большими приспособительными возможностями, чем отдельные особи, и что изменение условий существования может привести к быстрому преобразованию структуры популяции, связанному с изменением диагностических признаков и, следовательно, учитываемому в систематике. В настоящее время возможность быстрых генетических перестроек популяций, в результате которых их морфологическая характеристика изменяется в таксономически существенном масштабе, доказана как экспериментами в природе (*C. Haskins a. E. Haskins*, 1954), так и в лаборатории (Шварц и Покровский, 1964). Показано также, что средняя норма изменчивости популяции может варьировать не только по годам, но и по сезонам (хронографическая изменчивость, Шварц, 1963), что, естественно, ставит перед систематиками вопрос, возникавший и раньше, но в несравненно менее острой форме: каким различиям между исследуемыми формами следует придавать таксономическое значение?

Сложность этого вопроса значительно усугубляется тем, что генетическая разнородность популяции охватывает буквально все признаки организма (у птиц в числе прочих и «психологические») и может определяться буквально любыми цитогенетическими механизмами. Важно также, что характер индивидуальной и сезонной изменчивости в разных возрастных группах может быть различным, что, по-видимому, имеет особое значение при исследовании популяций птиц (*Wince a. Waren*, 1963).

Проведенные нами теоретические расчёты показывают, что повторяющаяся в течение ряда лет в одно и то же время (в масштабе сезонной динамики жизнедеятельности вида) неизбежная элиминация может привести к более существенным сдвигам в генетической структуре популяции, чем направленный отбор в течение многих сотен поколений (Шварц, 1964).

3. Детальное исследование внутрипопуляционной изменчивости показало, что группа особей, объединяемая панмик-

сией, далеко не всегда является взаимно скрещивающимся единством. Накапливаются данные, свидетельствующие о том, что избирательное спаривание характерно для многих групп животных, начиная с простейших, но, видимо, особенно характерно для птиц (*O'Donald, 1959; Silson, 1963; Lowther, 1961*). Особо важно, что изменение условий среды может изменить характер формирования пар (*Petit, 1956*). Эти и аналогичные наблюдения (значение стереотипа поведения в возникновении репродуктивной изоляции и др.) ставят перед систематиками совершенно новую проблему: условия возникновения репродуктивно изолированных групп внутри популяции (*Kosswig, 1963* и др.).

4. В результате совершенствования методов картирования и анализа географической изменчивости отдельных признаков у разных видов был установлен факт независимого распределения признаков в ареале вида (*Mayr, 1959*). Детальное изучение этого явления, проведенное в нашей лаборатории Береговым (1963), приводит к заключению: в любой части ареала вида особенности локальных форм определяются сочетанием признаков, географическая изменчивость которых различна. Отсюда следует, что морфологическая определенность (основная предпосылка при выделении подвидов) внутривидовых форм определяется набором используемых признаков (повышение числа используемых признаков нередко приводит к коренному изменению границ между подвидами). Это означает, что выделение подвидов на основе формального критерия неизбежно ведет к описанию подвидов-артефактов, которые отражают не реальное соотношение вещей в природе, а систему исследования.

Исследования этого же направления привели к ясному пониманию закономерности появления в разных частях ареала вида параллельных изменений, развивающихся на основе единого генофонда (подробнее см. Шварц, 1959; Шварц и Покровский, 1964). Значение морфо-географического критерия понятия «подвид» оказывается в силу этого ограниченным.

5. «Клиальная изменчивость» становится ведущей главой учения о внутривидовой изменчивости. Многие зоологи видят в исследовании клинов объективный метод познания законов внутривидовой дифференцировки, предпочитают описывать самый процесс изменчивости не в терминах внутривидовой систематики (подвиды), а в терминах непрерывной изменчивости (*Lack, 1946*: «Начинаешь сомневаться в пользе и значении триномиальной подвидовой терминологии... проще и точнее описывать подвидовые вариации в терминах географи-

ческих тенденций и избежать тирании подвидовых названий»).

6. Разработаны радиометрические методы исследования, позволяющие определять абсолютный возраст различных таксонов и содействующие тем самым развитию конкретных представлений о темпах эволюционных преобразований. Установлено, что возраст многих современных родов птиц измеряется десятками миллионов лет, видов — миллионами и сотнями тысяч, подвидов — тысячами и десятками тысяч. Вместе с тем изучение результатов естественной и искусственной акклиматизации показало, что в ряде случаев морфологическое преобразование популяций, масштабы которого соответствуют «хорошим» подвидам, осуществляется в течение десятилетий. (Отдельные популяции домового воробья в Америке за 110 лет настолько изменилось, что отличаются от предковых популяций на уровне 100% — отличается любая особь; *Selander*, 1963). Противоречия между палеонтологическими и зоогеографическими данными ясно указывают на огромные колебания скорости микроэволюционного процесса (их причина — различные условия развития отдельных форм), говорят о том, что длительное сохранение типичных подвидовых признаков возможно лишь при сохранении направления отбора и заставляет сомневаться в поистине огромном числе гипотез, анализирующих пути становления современного ареала отдельных видов на основе чисто морфологического сходства между разными географическими популяциями. Характерно высказывание Харрисона (*Harrison*, 1963): «Генетическая структура популяций определяется окружающими условиями, а не родственными отношениями». Создаются предпосылки для экспериментального исследования эволюционного процесса (Шварц, 1964).

7. Совершенствование гибридологических, биохимических и особенно иммунобиологических методик позволило проверить предполагаемое гибридное происхождение многих «подозрительных» форм. Результаты этих исследований требуют пересмотра ряда принципиальных положений, касающихся так называемых «зон интерградации» (Шварц, Покровский, Смирнов, 1961) и заставляют с большой осторожностью относиться к выделению «промежуточных» форм. В отдельных случаях показано, что перемена условий среды может привести к таким изменениям средней нормы изменчивости популяции, которые создают видимость гибридизации между различными подвидами. Таким путем доказана реальная опасность смешения фенотипической изменчивости с генетической, со всеми вытекающими отсюда последствиями.

8. Необходимость тщательного анализа генетической природы отдельных признаков явилась также следствием наблюдений, показывающих, что вариабильность фенотипических признаков соизмерима с вариабильностью признаков, строго детерминированных генетически. Это исключает возможность использования степени варьирования в качестве показателя генетической природы отдельных форм. С другой стороны, большой серией исследований было установлено, что очень многие признаки, считавшиеся ранее наиболее стабильными (им приписывалась особая диагностическая ценность!) в действительности изменяются под косвенным влиянием условий среды, определяющих тип обмена веществ и особенно характер деятельности желез внутренней секреции (на птицах: *Völker*, 1957; *Tewarya, Thaplijal*, 1962 и др.).

9. Для понимания генетической природы различных внутривидовых форм и отдельных групп признаков особенно много дали исследования по экспериментальной и популяционной генетике. Можно считать достаточно вероятным, что у высших животных моногенный тип наследственности характерен лишь для относительно простых и биологически второстепенного значения признаков (Шмальгаузен, 1964). Важнейшие признаки организма обусловлены полигенно, определяются спецификой генома в целом. Это заставляет резко ограничить возможную роль изоляции и генетико-автоматических процессов в эволюции. Возникает возможность объяснения мозаичного кружева географической изменчивости вида следствием существования разных географических популяций (подвидов) в разных условиях среды, выражающемся в комплексном географически закономерном изменении его морфо-физиологических особенностей, на фоне которого в «беспорядке» рассеяны моногенно детерминированные, биологически второстепенные, но резко бросающиеся в глаза признаки (детали окраски, рисунок и т. п.). Распространение последних в ареале вида в значительной степени определяется действием генетико-автоматических факторов. Проведенные в нашей лаборатории исследования (Шварц, 1959, 1963; Береговой, 1963, 1964; Добринский, 1964), основанные на параллельном изучении изменчивости признаков, относящихся к указанному двум группам, показали, что игнорирование специфики их наследования и изменчивости может создать ложное представление о структуре вида, так как обладающие чёткой морфо-физиологической спецификой внутривидовые группировки могут быть замаскированными, рассеянными в ареале вида признаками — маркерами. Это обстоятельство имеет особое значение в систематике птиц, до последнего времени базирующейся на из-

менчивости внешних, явных, но по существу моногенно детерминированных признаках (во внутривидовой систематике млекопитающих относительно большее значение придается полигенным признакам — размеры, пропорции тела и т. п.).

Развитие исследований в указанном плане может содействовать быстрому прогрессу в познании структуры вида, в особенности если они будут дополнены исследованиями так называемого эпигенетического полиморфизма (*Berry a. Searle, 1963; Berry, 1963*), позволяющими уловить самые первые стадии генетической дифференциации популяций, наметить границы элементарных репродуктивно изолированных внутривидовых групп и установить примерный размах параллельной изменчивости в разных частях ареала вида.

Особое значение указанных методов вытекает также из некоторых новейших исследований, в которых генетика смыкается с физиологией развития. Стало ясным, что генетическое разнообразие огромного большинства природных популяций животных в результате совершенства гомеостатических и формообразовательных реакций может быть замаскировано фенотипической однородностью (*Mayr, 1963*), что скорость эволюционных преобразований в значительной степени определяется соотношением направления отбора с непосредственным действием среды (*Waddington, 1953, 1956, 1959; Шварц, 1963*), что внутривидовая дифференциация может быть не только результатом действия внутривидовой индивидуальной отбора, но и результатом межпопуляционной селекции (*Levontin, 1963*) или селекции внутривидовых групп (*Шварц, 1963*). Это направление исследований создает предпосылки для ясного понимания различий в скорости, темпе эволюционных преобразований (см. § 6) и показывает, что успехи в изучении микроэволюции (а, следовательно, и теоретической систематики) в значительной степени определяются успехами популяционной экологии.

II. Приведенные данные показывают, что современная таксономия действительно сталкивается с целым рядом принципиальных трудностей при построении естественной (филогенетической) системы. Это привело к разделению систематики на три больших направления, отражающих по существу не столько таксономические, сколько эволюционные и филогенетические взгляды их авторов.

Первая, относительно небольшая группа исследователей придерживается крайне нигилистической точки зрения, которая представляет собой фактический отказ от попыток создания научно обоснованной системы органического мира. Не вдаваясь в подробности гносеологического анализа этого на-

правления, ограничимся лишь несколькими примерами. *Clark, 1956*: познание эволюционного процесса превосходит возможности биологии и, быть может, навсегда останется таким; сказать, где кончается один вид и начинается другой, принципиально невозможно (вся таксономическая система оказывается, по-Кларку, чистой условностью). *Zdansky, 1962*: морфологическое сходство не имеет никакого отношения к филогенетическому родству; изменение генетического аппарата клетки (ДНК) не может выйти за видовые рамки, виды постоянны (возврат к додарвиновским представлениям). Ряд испанских зоологов (по материалам Симпозиума по эволюции, Испания, 1956): эволюция финалистична, крупные таксоны — результат сальтаций (игнорирование исторического принципа и принципа причинности в биологии). *Brien, 1962*: единственно реальные единицы жизни — особи; видообразование и эволюция — разные процессы (отрицание качественных изменений в эволюции).

Эти и им подобные точки зрения явно противоречат не только опыту современной биологии, но и современной науке вообще; их дальнейшее обсуждение поэтому излишне. Помнить, однако, о подобных тенденциях в теоретических исследованиях второй половины XX века необходимо, так как их истинная сущность часто маскируется ультрасовременной терминологией, что нередко может ввести в заблуждение читателя, непосредственно не знакомого с анализируемым материалом.

Сторонники второго направления в теоретической систематике стремятся построить «новую таксономию» на основе чисто количественных методов. Исходя из достаточно обоснованных положений о трудностях определения генетической природы различных признаков (см. 1, §7, 8) и природы сходства и различия сравниваемых форм (родство или конвергенция), представители этого направления при построении таксономической системы пользуются так называемыми «статистическими взаимоотношениями», определяемыми степенью сходства между сравниваемыми формами, которое может быть выражено коэффициентом корреляции (или % сходства) по максимальному числу любых признаков. Группируя виды с максимальным коэффициентом корреляции (максимальное число общих признаков), получают роды, которые таким же путем могут быть объединены в таксоны еще более высокого ранга. На подобных принципах основана «количественная таксономия»<sup>1</sup> («*numerical taxonomy*», *Sokal, 1962; Sneath a. Sokal, 1962*

<sup>1</sup> Я предпочитаю переводить *numerical taxonomy* не буквально (числовая таксономия) именно потому, что для неё характерно стремление заменить качество количеством.

и др.). Поскольку «статистические взаимоотношения» могут быть использованы для определения степени дивергенции, а применение статистических методов («количественная таксономия» их существенно усовершенствовала) позволяет оценить степень морфологической изоляции отдельных видов в системе рода, постольку методы количественной таксономии могут оказаться полезными при решении некоторых частных проблем систематики, но общая теоретическая основа этого направления в корне порочна. Она возводит в принцип чисто технические трудности (то, что эти трудности значительны, в историческом аспекте проблемы несущественно), закрывая таким образом путь к их решению и исходит из неверного представления о принципиальной равнозначности всех признаков организма. Можно только присоединиться к мнению, высказанному на XVI Зоологическом конгрессе: «считать все признаки равноценными — это преступление перед наукой» (*Kiriakoff, 1963*).

Третье направление исходит из того, что, несмотря на невозможность в очень многих случаях филогенетической оценки отдельных признаков, действительное родство многих форм оказывается неустановленным и в силу этого любая система в значительной степени является фенетической и искусственной, современная естественная система не только должна давать максимальное количество информации об определенной группе организмов, но и стремиться отразить их филогенетическое родство. Эта точка зрения является единственно научной, так как только она удовлетворяет основному принципу современной биологии — принципу историзма. Мы придаем этому положению принципиальное значение, считая, что в настоящее время систематика — это наука, отражающая пути эволюции животного мира. На наших глазах она превращается в науку, изучающую законы эволюции; на этой основе в ближайшем будущем будет создана теория управления эволюционным процессом. Это подчеркивает ведущее значение систематики в современной науке. Отсюда следует, что главная проблема современной теоретической систематики заключается в разработке филогенетической оценки отдельных признаков («взвешивание признаков»). Конкретные аспекты этой проблемы применительно к задачам внутривидовой и надвидовой систематики существенно различны.

III. Как указывалось (см. I, § 1, 4), формальные критерии при определении подвидов постепенно теряют свое значение, так как на их основе все труднее становится отличать популяции от подвидов. В ряде случаев сделать это и принципиально невозможно. В настоящее время трудно назвать серьезное

таксономическое исследование, которое не поднимало бы этот кардинальный вопрос современной внутривидовой систематики. Его решение возможно в трех направлениях.

а) Делать вид, что ничего не произошло, и продолжать описывать подвиды так же, как это делается уже несколько десятилетий. Работа эта в известном отношении полезна, потому что и формальное описание подвидов способствует изучению изменчивости вида, но она не может стимулировать прогресс ни в познании механизмов эволюционного процесса, ни в создании теоретической систематики.

б) Отказаться от понятия подвид (*Pimental, 1959; Hagemier, 1961; Терентьев, 1964* и многие другие) и описывать внутривидовую изменчивость в терминах клинальной изменчивости или, по выражению Лэка,— «географических тенденций». Этот подход к проблеме обладает многими преимуществами, так как содействует более глубокому пониманию законов изменчивости, почему он и продолжает завоевывать популярность, в особенности среди молодых исследователей. Он имеет, однако, и принципиальные недостатки. Важнейший из них заключается в том, что внутри вида, несмотря на клинальную изменчивость и независимое распределение признаков, мы очень часто (фактически всегда, когда исследование проводится на достаточно высоком техническом уровне и вид достаточно глубоко и всесторонне изучен) обнаруживаем формы, морфо-физиологическая специфичность которых несравненно выше, чем у «средних» популяций, отличающихся комплексом приспособлений к условиям географической среды области их распространения и морфо-физиологическая определенность которых никак не может быть объяснена простым следствием панмиксии. Это не виды, но это формы, которые заслуживают того, чтобы быть как-то названы. Отсюда — третья точка зрения.

в) Искать новые, не формальные, а функциональные подходы к определению понятия «подвид». Мы не имеем возможности дать здесь анализ всех вариантов этого направления (подробнее см. Шварц, 1959, 1963, 1964). Они во многом различны, но объединяются одним общим теоретическим положением (выраженным часто в разной форме): специфическая эволюционная судьба — это та основа, на которой можно строить современную концепцию подвида.

«Специфическая эволюционная судьба» определяется морфо-физиологическими особенностями внутривидовых форм, соответствующими условиями среды их обитания. Эта точка зрения вытекает из современных представлений о путях приспособления вида к разным частям его ареала. В процессе

этого приспособления вид, сохраняя свое морфо-физиологическое и генетическое единство, дифференцируется на группы популяций, специфические свойства которых позволяют ему процветать в разных условиях среды. «Способность отдельных популяций вида приспособительно реагировать на определенные условия существования не изменяя своей видовой специфики — одна из основных характеристик вида» (Шварц, 1959).

Указанная точка зрения соответствует современным представлениям о сущности эволюционного процесса. Новый вид возникает в результате генетического преобразования одной или нескольких популяций предкового вида в процессе приспособления к изменившимся условиям среды (в том числе и биотическим её факторам). Эволюция — непрерывный процесс. Это значит, что разные его стадии можно наблюдать и сейчас. Утверждать обратное — это значит встать на позиции «теории» затухания эволюции.

Отсюда следует, что внутривидовая систематика должна строиться в соответствии с современными представлениями о путях микроэволюции. Выделение подвидов, в которых материализуется специфическая эволюционная судьба разных популяций вида, представляет совершенно исключительное значение не только для систематики, но и для теории эволюции.

За последние несколько лет мы неоднократно имели возможность выступать в печати с описанием тех методов, которые могут содействовать решению этой задачи (Шварц, 1959, 1963, 1964 и др.). Поэтому здесь мы ограничимся простым их перечислением и более детально остановимся лишь на некоторых новых положениях, которые явились результатом как наших исследований, так и синтеза литературных данных, появившихся в печати в самое последнее время.

В результате серии экспериментов, проведенных в нашей лаборатории, было показано, что многие подвидовые особенности даже резко дифференцированных подвидов принципиально обратимы (Шварц, 1964; Шварц и Покровский, 1963; Овчинникова, 1964 и др.). К ним прежде всего относятся фенотипически обусловленные признаки отдельных групп популяций (подвидов), которые по характеру их индивидуальной и хронографической изменчивости не отличаются от генетических и генетическая природа которых не может быть, следовательно, установлена без специальных экспериментов. Учитывая сказанное (см. I, § 2), можно считать, что подобные случаи встречаются значительно чаще, чем это сейчас представляется. Безусловно обратимыми являются и такие особенности популяций, которые проявляются лишь в измене-

нии их генетической структуры (относительное преобладание разных генотипов) при сохранении общего диапазона изменчивости.

Изменение диапазона изменчивости, в результате чего возникают морфологически своеобразные формы, также не всегда стабильно. Исходная ситуация может быть восстановлена изменением направления отбора в течение немногих поколений (экспериментальные данные). Количественные изменения структуры популяции служат важной предпосылкой эволюционных преобразований, но еще не являются ими. Даже происходящее в результате изменения генетической разнообразности возникновение хиатуса по отдельным признакам не всегда можно рассматривать как свидетельство эволюционного сдвига, так как хиатус по отдельным признакам может быть уничтожен путем соответствующего отбора в течение ряда поколений.

Следует подчеркнуть, что высказанные здесь в тезисной форме положения являются результатом экспериментальных работ, описанию которых были посвящены специальные статьи. Мы убеждены в том, что экспериментальные подходы к изучению внутривидовой изменчивости покажут относительно широкое распространение принципиально обратимых изменений популяций<sup>1</sup>, которые следует рассматривать как приспособительные реакции вида на изменения условий среды, но которые нет еще основания считать эволюционными уклонениями, даже в пределах микромасштаба. Вместе с тем подробные исследования безусловно выявят и такие популяции, особенности которых принципиально необратимы, о специфической эволюционной судьбе которых можно, следовательно, говорить с полным основанием.

Исследования, проведенные в последние годы в нашей лаборатории, привели нас к заключению, что уже сейчас можно наметить ряд полевых и лабораторных методов, позволяющих выявлять подобные популяции, которые с полным правом можно назвать подвидами.

Один из наиболее перспективных методов заключается в изучении направления отбора в текущий момент истории популяции. Обычно, когда сравниваются две или несколько популяций — сопоставляются лишь средние величины отдельных показателей и лимиты. Математическая обработка полученных данных гарантирует исследователя от ошибок, связанных

---

<sup>1</sup> Заслуживает внимания, что очень сходная точка зрения была высказана недавно *Slattenenko* (1963); раса, по мнению этого автора, есть совокупность особей, потерявших способность восстановить типичные черты вида.

со случайным подбором материала и дает, следовательно, возможность точно определить существенность наблюдаемых отличий. Разработаны однако и специальные методы, которые с той же степенью достоверности позволяют определить и направление изменчивости. Работа, проведенная в этом плане в нашей лаборатории Л. Н. Добринским (1964), изучавшим географическую изменчивость серии показателей речной и полярной крачек, показала, что между отдельными популяциями наблюдаются не только биологически понятные различия в абсолютном выражении отдельных признаков, но и различия в направлении их изменчивости. Эти данные дают основания для обоснованного предвидения ближайшей судьбы этих популяций, что является важнейшим критерием при определении их таксономического ранга. Подобные исследования могут также ясно указать, насколько стабильны (в эволюционном плане) те особенности отдельных форм, которым мы придаем таксономическое значение. В одних случаях мы наблюдаем популяции в момент (в эволюционном масштабе времени) расхождения их признаков (важный повод для их выделения в самостоятельную таксономическую единицу), в других — схождения. Легко представить и иные возможные варианты этого процесса.

Другой подход к проблеме заключается в следующем. Данные, свидетельствующие о том, что в определенных ситуациях эволюционные преобразования отдельных форм совершаются за десятки—сотни лет (см. I, § 6) позволяют думать, что при очень большом материале (возможность оценить достоверность очень малых различий) процесс направленной эволюционной изменчивости (здесь полностью применима подобная терминология) может быть уловлен при сравнении животных разного возраста. Если, например, животные старших возрастных групп, рост которых давно закончился, мельче молодых, то это неоспоримо доказывает, что отбор работает в пользу мелких вариантов. Работа, проведенная у нас Копейным (в печати), показала не только полную реальность подобной постановки вопроса, но сразу же дала конкретный материал для суждения о ближайшей «эволюционной судьбе» изученных им популяций. Проведение работ в подобном плане было бы особенно перспективным на крупных долго живущих видах птиц.

Ряд завоевавших заслуженную популярность экспериментальных данных по генетике (*Waddington*, 1953, 1956, 1959) показывает, что новые свойства быстро утверждаются в популяциях в тех случаях, когда направление отбора и непосредственная реакция животных на условия существования совпа-

дают. Анализ данных при изучении большого числа видов млекопитающих и птиц Крайнего Севера показал применимость этих выводов генетики к анализу явлений, наблюдающихся в природе (Шварц, 1963). Поэтому во всех тех случаях, когда генетические особенности популяции не соответствуют тем особенностям животных, которые должны были бы проявиться в данных условиях среды, имеются основания для утверждений об очень далеко зашедшей дифференциации. Лучший пример — крупные размеры южных популяций гомотермных животных (из птиц, например, *L. lagopus major*, *Anser fabalis sibiricus*, *Motacilla personata*, туркменская серая ворона и др.).

О далеко зашедшей дифференциации свидетельствуют также и «переломы клинов». В нашей лаборатории на очень большом числе видов было показано, что даже на фоне непрерывного градиента среды происходят перерывы клинов — возникают зоны стабилизации (Шварц и Большаков, 1961), которые свидетельствуют об изменении нормы реакции вида на изменение условий среды. В подобных случаях, особенно если они касаются комплекса не только морфологических, но и физиологических признаков, есть полное основание говорить о дифференциации, достигшей подвидового ранга.

Наконец, при определении таксономического ранга популяций принципиальное значение имеет исследование морфофизиологических, физиологических и биохимических признаков животных. Изучение их распространения в ареале вида — самостоятельная глава учения о микроэволюции. Здесь мы имеем возможность упомянуть лишь о некоторых путях ее развития. Особое значение имеет иммунобиологическая методика. На птицах показано (Mainardi, 1963), что изучение антигенных свойств эритроцитов даёт возможность определить иммунологическую дистанцию между сравниваемыми формами и таким путем установить «индекс родства» между ними. Исследования с домашними птицами (Sasaki a. Suzuki, 1962), а также предварительная работа Михалева, проведенная в нашей лаборатории с помощью электрофоретической методики, показали, что индекс родства не всегда соответствует степени морфологической дивергенции. Экспериментальный анализ этого явления, основанный на применении комплексных методик, позволит, следовательно, установить условия, которые управляют темпами внутривидовых преобразований.

Значение собственно физиологических и морфофизиологических методик несколько иное. Большое количество работ, проведенных в нашей лаборатории на нескольких десятках видов птиц (Шварц, Добринский, Береговой, Бойков), совер-

шенно ясно показало, что изучение географической изменчивости морфо-физиологических особенностей животных позволяет оценивать условия среды в реакциях различных видов, выявить «пороговые» значения отдельных факторов с учетом физиологических особенностей отдельных видов. Сопоставляя полученные таким путем данные с материалами, характеризующими внешние морфологические особенности изучаемых форм, на которых основана их систематика, мы создаем предпосылки для объективного анализа следующих важнейших вопросов: совпадает ли таксономическая характеристика отдельных популяций (или подвидов) с их морфо-физиологической характеристикой и каково соотношение границ внутривидовых категорий, проведенных на основе изучения разных групп признаков; какова роль отбора, непосредственного действия среды и генетико-автоматических процессов в становлении популяций, которые заслуживают выделения в подвид; какова степень панмиксии на обследованном участке ареала вида. Анализ этих вопросов создает основы для вполне объективного выделения внутривидовых таксономических категорий. Следует также отметить, что в случае, если по техническим или иным причинам в конкретном таксономическом исследовании морфо-физиологические методы не могут найти себе настолько широкого применения, чтобы создать основы для анализа указанных вопросов, они не теряют своего выдающегося значения, так как если применение принципиально новых критериев и оценок не нарушает системы, первоначально основанной на других критериях и оценках, то это значит, что такая система — естественная.

IV. Эволюционный подход к решению вопросов внутривидовой систематики заключается преимущественно в объективной оценке тех различий, которые существуют между внутривидовыми формами и в изучении относительной роли климатической изменчивости и внутривидового формообразования в становлении современной структуры вида. Иное положение складывается в надвидовой систематике; здесь ведущее значение приобретает установление взаимного родства между близкими видами и их группами (проблема соотношения между более крупными таксонами выходит за тематические рамки настоящего доклада). Как указывалось во введении, трудности, связанные с решением этого вопроса, и породили скептическое отношение к созданию естественной (филогенетической) системы. Однако эти трудности кажутся действительно непреодолимыми лишь до тех пор, пока вопрос решается абстрактно, безотносительно к конкретным видам и их группам. Действительно, неразработанность теории понятий «паралле-

лизм», «конвергенция», «дивергенция» (теоретический анализ вопроса см. Дементьев, 1954; Светлов, 1962) привела к тому, что практически ни один из признаков, используемых систематиками, не может дать решающего ответа на вопрос: объясняется ли сходство между двумя формами или их группами родственными отношениями или конвергентным (параллельным?) развитием. Однако, как только от общих рассуждений переходят к анализу конкретных вопросов, положение существенно меняется.

Современная система птиц на уровне родов в основном сложилась до внедрения в систематику тех новых методов, о которых мы говорили в 1, § 1 (некоторые изменения в понимании объема отдельных родов несущественны). Последующие наблюдения, проведенные с помощью таких методов, которые позволяют резко расширить число используемых признаков (вплоть до строения белковых молекул, химических особенностей жиров, иммунобиологических свойств отдельных тканей и т. п.) дали интереснейшие результаты, но мы не знаем ни одного случая, когда бы применение новых методов (воспользуемся этим термином для краткости) существенно изменило бы наши представления о взаимном родстве исследуемых форм<sup>1</sup>. Более того, даже самые тонкие методы, позволяющие исследовать «тканевую специфичность» (иммунологические реакции, гомо- и гетеротрансплантации и т. п.) и степень наследственной несовместимости (см., например, опыты по гибридизации кур и цесарок с предварительным иммунологическим сближением, *Vojtiskova*, 1959), ни в одном из случаев не могли поколебать сложившихся представлений о филогенетических отношениях внутри отдельных групп (обычно они их просто подтверждали, в лучшем случае—уточняли). Эти факты говорят о том, что морфологический критерий оказался достаточным для создания системы, в основном правильно отражающей родственные отношения между видами и их естественными группировками—родами<sup>2</sup>. В противном случае нам пришлось бы признать, что сходный образ жизни (тип питания, характер полета и т. п.) ведет не только к конвергентно-

---

<sup>1</sup> Все те примеры, которые обычно приводятся для доказательства революционизирующего значения и всемогущества новых методов (*Sibley*, 1960 и др.) в действительности говорят как раз об обратном, так как за очень редкими исключениями они применялись именно к тем видам и группам, которые казались «подозрительными» с морфологической точки зрения.

<sup>2</sup> Мы умышленно не касаемся здесь более высоких таксонов. Не случайно основные споры идут сейчас в отношении группировок семейств и отрядов, а не более мелких таксонов. Ср., например, *Wetmore*, 1951; *Stresemann*, 1959 и др.

му развитию морфологических структур, но и изменению химических особенностей зародышевого белка, антигенных свойств эритроцитов и т. п. Для подобных предложений нет решительно никаких теоретических оснований, а многие конкретные исследования их отвергают. Отсюда следует, что современные морфологические методы оказались достаточными для построения естественной (-филогенетической) системы. Нам кажется, что результаты анализа накопленного опыта по внедрению в систематику новых методов исследования убеждают нас в могуществе морфологического направления, а не принижают его роль в развитии систематики, в частности, в создании естественной системы.

Это не значит, однако, что новые методы имеют в надвидовой систематике подчиненное значение, несравненно меньшее, чем при исследовании внутривидовой дифференциации. Внедрение этих методов может сыграть главную роль в решении второго принципиального вопроса надвидовой систематики, который для морфологического направления представляет совершенно исключительные трудности.

При каких условиях в процессе видообразования создаются предпосылки для макроэволюционных сдвигов? Этот вопрос приобретает все большую актуальность, и все большее число исследователей склоняется к убеждению, что ни одна теория микроэволюции не может быть признана удовлетворительной, если она не дает разумной интерпретации соотношения макро- и микроэволюционных процессов. Противоположная точка зрения с логической неизбежностью ведет к почти мистическому противопоставлению видообразования и эволюции.

В своей конкретной форме указанный вопрос звучит так: при каких условиях происходит «зарождение» новых родов, какими свойствами должен обладать вид, чтобы стать потенциальным родоначальником? Как и во многих других случаях, ответ может быть чисто формальным: род — это группа видов, объединяемая наибольшим взаимным сходством. При такой постановке вопроса «род» рассматривается в качестве чисто условного, искусственного объединения. Многие авторы, стоящие в целом на позиции филогенетической систематики, придерживаются подобной точки зрения (*Mayr, Lenseley, Usinger, 1953; Simpson, 1961; Huxley, 1940* и др.). Тем не менее она нам представляется ошибочной, так как она закрывает путь к решению центрального вопроса эволюционного учения — о соотношении макро- и микроэволюции.

При этом мы исходим из следующих соображений. Вид — объективная реальность. Об этом говорят поистине бесчислен-

ное количество фактов и многие глубокие теоретические исследования. Мы ограничимся одним замечанием. Если бы окружающий нас живой мир не состоял бы из видов, ограничивающих половое размножение относительно узким кругом гармонически развитых живых систем, эволюция остановилась бы, вероятно, на уровне бактерий, так как всеобщая панмиксия, основанная на случайных встречах особей, привела бы к массовому вымиранию случайно совместившихся несовместимых генотипов. Поэтому сомневаться в объективной реальности видов — это значит сомневаться в объективной реальности эволюции. С другой стороны, и высшие категории — это также объективные реальности, а не условные категории. Можно ли сомневаться в том, что классы — это **объективные** этапы эволюции, **объективно** характеризующиеся общим типом освоения арены жизни. То же самое можно сказать в отношении многих отрядов и даже семейств. Выходит, что низшая таксономическая единица — вид — реальность, высшие единицы — тоже, а промежуточные — условные единицы. Не вероятнее ли предположить, что мы просто еще не нашли объективного критерия для выделения начальных звеньев макроэволюционного процесса? Задача состоит в том, чтобы найти этот критерий.

Рабочая гипотеза предлагаемого нами решения вопроса сводится к следующему.

Вид характеризуется генетическим единством и единой морфо-физиологической реакцией на изменение условий среды, основанной на общности биохимических (тканевых) особенностей всех популяций вида. Внутривидовая дифференциация ведет к обособлению форм (подвидов), обладающих необратимыми морфо-физиологическими особенностями. Это первый шаг на пути эволюции. Дальнейшая эволюция под вида приводит к возникновению различий на тканевом уровне проявления жизни. Неизбежное следствие этого процесса — «тканевая несовместимость» — возникновение репродуктивной изоляции<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Эта точка зрения находит себе фактическое подтверждение в исследованиях путей приспособления видов и внутривидовых групп к специфическим условиям среды (Шварц, Большаков, Пястолова, 1964; *Morrison a. Elsner*, 1962; *Reynafarje a. Morrison*, 1962 и др.). В настоящее время в нашей лаборатории идет подготовка к экспериментальной проверке нашей гипотезы. Анализируя различные стороны этого вопроса, мы пришли к заключению, что репродуктивная изоляция — это не причина, а следствие дифференциации, достигшей видового уровня (Шварц, 1959). Эта точка зрения кажется нам заслуживающей внимания, так как она резко ограничивает роль случая в процессе видообразования. Поэтому мы с удовлетворением восприняли исследование *Beaudry* (1960), основной вывод которого сводится к следующему: единство вида не зависит от репродуктивных барьеров, репродуктивная изоляция — второстепенный атрибут вида.

В тех случаях, когда новый вид может дать начало новому типу адаптивной радиации, мы имеем право говорить о зарождении нового рода. Этот процесс относительно легко зафиксировать *postfactum* (при ближайшем рассмотрении большинство современных родов материализуют определенный тип адаптивной радиации; вспомним о таких родах, как *Parus*, *Sitta*, *Ardea*, *Falco* и др.), но обнаружить его *in statu nasceudi* можно, по-видимому, лишь с помощью новых методов исследования.

Всестороннее изучение вида позволяет оценить не только степень его морфо-физиологической, но и эволюционной специфичности, позволяет с известной степенью достоверности предвидеть его возможную роль в дальнейшей эволюции группы. Виды, морфо-физиологические особенности которых определяют высокую степень специфичности отношений к среде обитания — в полном и буквальном значении слова — родоначальники.

Сказанное не более чем конспект рабочей гипотезы, но мы убеждены в том, что исследования в этом направлении совершенно необходимы для создания теории эволюции, в которой «микроразвития» и «макроразвития» будут не более чем взаимосвязанными главами. С другой стороны, в тех исследованиях, в которых возникла возможность подойти с единой меркой к большой серии видов одного отряда, специфика низших таксонов (не только рода, но и семейства) у высших позвоночных (особенно отчетливо — у птиц) выступала с полной отчетливостью. Это было, в частности, обнаружено нами (Шварц, Добринская, Добринский, 1964) при изучении корреляции морфо-физиологических особенностей разных видов с интенсивностью обмена веществ.

Мы отчетливо понимаем, что развиваемая нами гипотеза противоречит почти общепринятым представлениям, обоснованным к тому же такими крупными исследователями, как Майр, Симпсон, Гексли. Однако некоторые тенденции в новейших теоретических работах вселяют в нас еще большую уверенность в правильности избранного пути. Так, например, Броун (*Brown*, 1960) недавно выдвинул интересное понятие «адаптивной экстензии». Согласно Броуну, адаптации этого типа характерны для так называемых «потентных видов», которые имеют шанс дать начало новой единице выше вида. Более того, в последней обобщающей работе Майра (*Mayr*, 1964) указывается, что если вновь возникший вид открывает новую «адаптивную зону», он радирует до тех пор, пока эта зона не заполнится его потомками. Нам кажется, что отсюда следует сделать вывод: необходимо разработать методы, ко-

торые позволяли бы отразить этот объективный процесс в объективных таксономических категориях.

Эти и некоторые другие исследования убеждают нас в том, что не только виды, но и более высокие таксономические категории — биологические реальности, а не условные таксономические единицы. Это оправдывает в наших глазах любые усилия, направленные на изучение эволюционных механизмов становления новых родов. Некоторые тенденции современных таксономических исследований позволяют надеяться, что успеха в этом направлении можно ждать уже в ближайшие годы.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Береговой В. Е., 1963. Закономерности географической изменчивости и внутривидовая систематика птиц (на примере трех видов рода *Motacilla*). Автореф. дисс. на соискание уч. степ. канд. биол. наук.
- Береговой В. Е., 1964. Географическая изменчивость интерьерных признаков трех видов рода *Motacilla*. «Зоол. ж.» № 9.
- Береговой В. Е., Данилов Н. Н., 1964. Внутривидовая изменчивость птиц и фенгеография. Сб. «Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция». Изд. Ин-та биологии УФАН, Свердловск.
- Дементьев Г. П., 1946. Концепция целостности организма и некоторые задачи систематики. «Зоол. ж.», т. XXV, вып. 6.
- Дементьев Г. П., 1954. Замечания о виде и некоторые стороны видообразования в зоологии. «Зоол. ж.», т. XXXIII, вып. 3.
- Добринский Л. Н., 1964. Географическая изменчивость морфологических признаков двух близких видов крачек (*Sterna hirundo* L. *St. paradisaea* Pontopp). Тр. Ин-та биол. УФАН (в печати).
- Овчинникова Н. А., 1964. Биологические особенности номинального и северного подвидов полевки-экономки и их гибридов. Сб. «Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция». Изд. Ин-та биологии УФАН, Свердловск.
- Светлов П. Г., 1962. К анализу понятий параллелизма и дивергенции. Сб. «Вопросы общ. зоол. и мед. паразитол.», М.
- Терентьев П. В., 1964. Методические соображения по изучению внутривидовой изменчивости. Сб. «Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция». Изд. Ин-та биологии УФАН, Свердловск.
- Шварц С. С., 1959. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных. Тр. Ин-та биологии УФАН, вып. II.
- Шварц С. С., 1963 а. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы её изучения. «Зоол. ж.», т. XLII, вып. III.
- Шварц С. С., 1935 б. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Тр. Ин-та биологии УФАН, вып. 33.
- Шварц С. С., 1964. Экспериментальные методы исследования в теоретической систематике. Сб. «Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция». Изд. Ин-та биологии УФАН, Свердловск.
- Шварц С. С., Большаков В. Н., Пястолова О. А. 1964. Новые данные о путях приспособления животных к изменению среды обитания. «Зоол. ж.», вып. 4.

- Шварц С. С., Добринская Л. А., Добринский Л. Н., 1964. О принципиальных различиях в характере эволюционных преобразований у рыб и высших позвоночных животных. Тр. Ин-та биологии УФАН (в печати).
- Шварц С. С., Покровский А. В. 1964. Опыт сближения специфической подвидовой окраски двух резко дифференцированных подвидов путем отбора в лабораторных популяциях. Сб. «Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция». Изд. Ин-та биологии УФАН, Свердловск.
- Шварц С. С., Покровский А. В., Смирнов В. С. 1962. Колориметрическое изучение изменчивости окраски грызунов в экспериментальных условиях в связи с проблемой гибридных популяций. Тр. Ин-та биологии УФАН. Сб. «Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих».
- Шмальгаузен И. И., 1964. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. Изд-во «Наука».
- Vaudry S. R., 1960. The species concept: its evolution and present status. *Rev. can. biol.*, v. 19, № 3.
- Berry R. I., 1963. Epigenetic polymorphism in wild populations of *Mus musculus*. *Gen. Res.*, v. 4, № 2.
- Berry R. I. a. Searle A. G., 1963. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton. *Proc. Zool. Soc. London*, v. 140, № 4.
- Brien P., 1962. Reflexions sur la classification, la speciation et l'evolution en biologie. *Bull. Soc. Roy. Sci., Liege*, v. 31, № 3—4.
- Cain A. J., 1962. The evolution of taxonomic principles. «Microbial classification», Cambridge Univ. Press.
- Clark R. B., 1956. Species and systematics. *System. Zool.*, v. 5, № 1.
- Hagmeier E. M., 1961. Variation and relationships in North American marten. *Can. Field Nat.*, v. 75, № 3.
- Hall B. P., 1963. The francolins, a study in speciation. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool.*, v. 10, № 2.
- Hammerton J. L., 1958. Problems of mammalian cytotaxonomy. *Proc. Linn. Soc. London*, v. 169, № 112.
- Harrison G. A., 1963. Genetic and race. *Eugenics Rev.*, v. 55, № 3.
- Haskins C. P. a. Haskins E. F. 1954. Note on a permanent experimental alternation of genetic constitution in a natural population. *Proc. Nat. Acad. Sci., U. S. A.*, v. 40, № 7.
- Huxley J. (ed.), 1940. *The New Systematics*. Oxford.
- Kiriakoff S. G., 1963. Time, space and computers. *Proc. XVI Int. Congr. Zool.*, v. 4, Washington.
- Kosswig C., 1963. Ways of speciation in fishes. *Copeia*, № 2.
- Lack D., 1946. The taxonomy of Robin, *Erithacus rubecula*. *Bull. Brit. Ornithol. Club*, v. 66, 55—65.
- Lewontin R. C., 1963. Selection in and of populations. *Proc. XVI Int. Congr. Zool.*, v. 6 (in press), Washington.
- Lowther J. L., 1961. Polymorphism in the white-throated sparrow, *Zonotrichia albicollis* (Gmelin). *Can. Journ. Zool.*, v. 39, № 3.
- Mainardi D., 1963. Erythrocyte antigens and avian evolution. *Proc. XVI Int. Cong. Zool.*, v. 2, Washington.
- Mayr E., 1942. Systematics and the origin of species. N.-Y.
- Mayr E., 1959. Trends in avian systematics. *Ibis*, v. 101, № 3—4.
- Mayr E., 1963. Animal species and evolution. Harvard.
- Mayr E., 1964. The evolution of living systems. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.*, v. 51, № 5.
- Mayr E., Linseley E. G., Usinger R. L., 1953. Methods and prin-

- ciples of systematic Zoology. N.-Y.
- Morrison P. a. Elsner R., 1962. Influence of altitude on heart and breathing rates in some Peruvian rodents. *J. Appl. Physiol.*, v. 17, № 3.
- O'Donald P., 1959. Possibility of assortive mating in the Arctic scua. *Nature*, v. 183, № 669.
- Petit C., 1956. L'influence de la temperature sur l'isolement sexuel. *C. R. A. Sci.*, t. 8, № 3.
- Pimental R., 1959. Mendelian infraspecific divergence levels and their analysis. *Syst. Zool.*, v. 8, № 3.
- Reynafarje B. a. Morrison P., 1963. Myoglobin levels in some tissues from wild Peruvian rodents native to high altitude. *J. Biol. Chem.*, v. 237, N.-Y.
- Selander R. K. a. Johnston R. F., 1963. Geographical variation and evolution in North American house sparrows (*Passer domesticus*). *Proc. XVI Int. Cong. Zool.*, v. 2.
- Sharma G. P. a. Parshad M. a. Krishan A., 1961. The chromosome number in pigeons and doves. *Ind. J. Veter. Sci.*, v. 31, № 4.
- Sibley Ch. G., 1960. The electrophoretic patterns of avian egg white proteins as taxonomic characters. *Ibis*, v. 102, № 2.
- Silson R. G., 1963. Assortative mating in producing new species. *Nature*, v. 197, № 4862.
- Simpson G. G., 1961. Principles of animal taxonomy. Columbia Press.
- Slastenenko E. P., 1963. Species and speciation. *Biol. Jaarb. Jaarg. 31. Den Haag-Antwerpen.*
- Smith S., 1962. Tempero-spatial sequentiality of chromosomal polymorphism. *Nature*, v. 193, № 4821.
- Sneath P. H. a. Sokal R. R., 1962. Numerical taxonomy. *Nature*, v. 193, № 4818.
- Sokal R. R., 1962. Typology and empiricism in taxonomy. *Journ. theor Biol.*, v. 3, № 2.
- Stresemann E., 1959. The status of avian systematics and its unsolved problems. *Auk*, v. 76, № 3.
- Tevary P. D. a. Thapliyal S. P., 1962. Plumage in spotted Munia (*Uroloncha punctulata*). *Auk*, v. 79, № 3.
- Valentine a. Love R., 1958. Taxonomy and biosystematic categories. *Britonia*, N.-Y., № 10.
- Vojtiscova M., 1960. Zur Frage des Mechanismus der Befruchtungskompatibilität bei der entfernten Kreuzung des Geflügels. *Arbeitstagung Fragen Evolution*, Jena, 1959.
- Völker O., 1957. Die experimentelle Rotfärbung des Gefieders beim Fichtenkreuzschnabel (*Loxia curvirostra*). *J. f. Ornithol.*, Bd. 98, № 2.
- Waddington C. H., 1953. Epigenetics and evolution. *Symp. Evolution*, v. VII; 1956. Genetic assimilation of the bithorax-phenotype. *Evolution*, v. 10, № 1; 1959. Evolutionary systems animal and Human. *Proc. Roy. Inst. Gr. Br.*, v. 37, № 5.
- Wetmore A., 1951. A revised classification for the birds of the world. *Smithson. Inst. Misc. Coll.*, v. 117, № 4.
- Wince M. A. a. Waren R. P., 1963. Individual differences in taste discrimination in the great tit (*Parus major*). *Animal behaviour*, v. 11, № 4.
- Zdansky R., 1962. Die Evolutionstheorie im Lichte experimenteller Mutationsforschung und biologischer Statistik. *Strahlen therapie*. Bd. 117, № 1.