

А. К. Рустапов

М. А. МЕНЗБИР О ПАРАЛЛЕЛИЗМЕ *

Хорошо известно, что разные виды, находясь примерно в одинаковых условиях, сходным образом реагируют на действия факторов среды. В результате они приобретают подобные морфо-физиологические и эколого-этологические адаптации. Это явление, в основе которого лежит географическая изменчивость, точнее — экогеографический изоморфизм, было подмечено еще до Ч. Дарвина. Можно напомнить, например, экогеографические правила Глогера (Gloger, 1833) и Бергмана (Bergmann, 1847). Глогер высказал мысль, что формы, обитающие в местностях с теплым и влажным климатом, окрашены интенсивнее, чем формы тех же видов, распространенные в холодных и сухих областях. Бергман дополнил Глогера, установив, что в холодных районах формы крупнее, чем в теплых.

В «Происхождение видов» Ч. Дарвина (1859) красной нитью проходит идея о том, что эволюция организмов под давлением отбора протекает в основном по двум направлениям: путем расхождения (дивергенции) и схождения (конвергенции). Хотя Ч. Дарвин и не употреблял термин «параллелизм», но писал о приобретении организмами различных видов, обитающими в аналогичных условиях среды, сходных приспособительных изменений. Следовательно, наряду с конвергенцией и дивергенцией, он признавал существование параллельных эволюционных изменений.

Конвергентная эволюция — важнейший принцип дарвинизма. Этот принцип позднее, в связи с успехами генетики, получил новое подтверждение и развитие. Было установлено, что в случаях, когда организмы имеют общую наследственную основу, их эволюция происходит путем параллельного развития, а в случаях, когда ее нет, она протекает конвергентно. О существенных различиях конвергенции и параллелизма пишется теперь и в учебниках (Бобринский, 1951). В. Г. Гелтнер в книге «Общая зоогеография» (1936) по существу говорит о параллелизме, но называет его параллельными биологическими рядами. Значение этого принципа дарвинизма особо подчеркивал М. А. Мензбир.

М. А. Мензбир выступал не только в качестве пропагандиста и защитника дарвинизма. Его работы, особенно по систематике, давали ему оригинальный материал для решения эволюционных вопросов. Одной из таких работ является «Параллельные формы в животном царстве» (1972).

Первую ссылку на эту работу мы находим в биографическом очерке об академике М. А. Мензбуре, написанном Г. П. Дементьевым (1950)**. Автор очерка метко охарактеризовал статью М. А. Мензбира как сжатое и яркое изложение теории эколого-географического изоморфизма. Статья*** была напечатана в 1932 г., а не в 1927, как об этом писал

* Доклад сделан на чтениях, посвященных памяти академика М. А. Мензбира 28 февраля 1980 г. в Киеве.

** К очерку приложен список печатных трудов М. А. Мензбира. Его составители Р. П. Гаухман и Л. Н. Арандаренко по какому-то недоразумению не включили упомянутую работу.

*** Точнее — стенограмма доклада М. А. Мензбира, прочитанного им в Ленинградском Доме ученых им. А. М. Горького.

Г. П. Дементьев (1964), а вслед за ним и я. Несмотря на оценку Г. П. Дементьева (1950), мысль М. А. Мензбира не привлекла внимания и только через 30 лет получила развитие на III Всесоюзной орнитологической конференции (Дементьев, 1964; Рустамов, 1964; Успенский, 1964; Ильичев, 1964). И все же второе рождение эта работа получила благодаря публикации А. М. Судиловской (1972).

Полный текст доклада, к сожалению, пока не обнаружен. Но и из краткой стенограммы видно, какое большое значение в процессе эволюции животного царства ученый придавал развитию параллельных форм. Он писал: «В настоящее время как-то забросили чрезвычайно интересный вопрос о развитии так называемых параллельных форм, а между прочим он не только мало изучен, но вернее сказать, еще совсем не изучен».

Суть выступления М. А. Мензбира сформулирована им в следующих словах: «Несомненно, что влияние местных причин объясняет . . . однообразные изменения, распространяющиеся на целые группы животных». «Под местными условиями, — продолжает он, — надо разуместь экологические условия, употребление и неупотребление разных органов, защитное сходство окраски и т. д.». Подытаживая свою мысль и аргументируя ее фактами на примере моллюсков, насекомых и птиц, М. А. Мензбир далее пишет: «Из всего сказанного мною легко видеть, что изменения, вызываемые внешними условиями, разумея под ними экологические, биологические собственно и другие, не могут не влиять на изменения и превращения животных разных групп, начиная от простейших и кончая высшими».

Нельзя не сказать еще об одном. Сейчас термин «параллелизм» получил полные права гражданства и широко применяется в научной и учебной литературе по эволюции (Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Завадский, 1968 и др.). К сожалению, в обширных библиографических списках этих книг работа М. А. Мензбира «Параллельные формы в животном царстве» (1932, 1972) не числится. Между тем термин «параллелизм» впервые применил, насколько нам известно, именно М. А. Мензбир. Ученый хотя и назвал свой доклад «Параллельные формы в животном царстве», однако в нем он употребил слова «параллелизм в развитии».

М. А. Мензбир ясно представлял, что параллелизм — не конвергенция. Генетический механизм, лежащий в основе этих двух путей эволюционного развития, как теперь установлено, различный. Параллелизм (Майр, 1968), в отличие от конвергенции, «...представляет собой результат ответа общей наследственной основы на сходные требования среды (сходные давления отбора)». Чтобы отличить параллелизм от конвергенции справедливо предложено называть его истинным параллелизмом (Майр, 1968, 1974).

Сейчас о приобретении животными различных систематических групп сходных адаптивных черт и в целом о параллельном развитии в пределах однотипного ландшафта мы знаем немало. Можно привести много примеров. Прежде всего один любопытный факт поразительного сходства различных видов хотя и близких родов, который приводил сам М. А. Мензбир (1932, 1972). Он писал: «Имеются два рода соколов, которые отличаются таксономическими признаками, ходом возрастных изменений и окраской. Один род — кречета, распространен кругополярно, другой — балобаны, распространен южнее кречетов и не заходит так широко в Сев. Америке. Кречета по окраске варьируют от снежно-белого цвета до черновато-сизого, часто с пестрым рисунком, особенно на верхней стороне тела, балобаны преобладающего охристого цвета сверху, с охристо-бурыми пестринками на нижней стороне. Вообще отличить

балобанов от кречетов нетрудно уже по самой окраске; но один из них — тибетский отличается более резкой беловатой окраской снизу и рыжеватобурой сверху — я говорю о взрослой птице. Несмотря, однако, на такой характерный для балобана цвет, тибетский сокол поразительно похож по подробностям окраски на типичного кречета и, что особенно замечательно, проходит те же возрастные изменения, как кречет. Я долго не умел отличать его от балобанов, но теперь думаю, что ошибался, и что тибетский балобан в сущности является кречетом, который благодаря своему местонахождению в пустынной части Центральной Азии под влиянием местных условий и вследствие приобретения защитной окраски, стал по внешнему виду напоминать собой балобана».

Мне и моим ученикам, многие годы занимающимся изучением фауны пустыни, удалось собрать значительное количество фактов адаптивного параллельного развития у птиц многих видов. Эти параллельные приспособления во многом общи для пустынных форм и направлены на существование различных видов в экстремальных условиях дефицита влаги, избытка инсоляции, резкого перепада температур. Было установлено, что все морфо-физиологические и эколого-этологические приспособления, выработавшиеся под давлением отбора, служат птицам пустыни для экономии энергетических затрат (в частности, для экономного расходования влаги) и поддержания обмена веществ на относительно низком уровне (Рустамов, 1954, 1955, 1964; Rustamov, 1955; Сопьев, 1965; Rustamov а.о., 1974; Аманова, 1979). О том, что общий уровень обмена веществ у аридных животных снижен, доказано не только на птицах, но и на грызунах, пресмыкающихся и домашних животных пустыни.

О параллельных поведенческих, экологических и морфологических адаптациях на примере представителей авифауны Каракумов приходилось писать неоднократно. Здесь перечислим их в тезисной форме (Rustamov а.о., 1974).

Поведенческие адаптации: двuverшинный «пик» активности — заметно выше в утренние часы, чем вечерние; сумеречная и ночная активность некоторых видов (авдотка, буланный козодой); использование тени и микроклиматических условий (суммарная радиация на затененные участки в 4—5 раз меньше, чем под солнцем) для гнездования, отдыха, водопоя; покрытие больших расстояний в поисках корма и водопоя (быстрый полет — чернобрюхий и белобрюхий рябки и бег — авдотка, бегунок, саксаульная сойка); стремление птиц к подбору сочных и влажных кормов; поиск солонцов; уход от преследования своеобразным приемом притаивания; конкуренция в выборе благоприятных мест для построения гнезда (между видами близкими по экологии и внутри вида); защита яиц и птенцов от перегрева и засыпания песком путем перемещения взрослых по краю гнезда в зависимости от направления солнечных лучей и ветра; отсутствие случаев наземного гнездования птиц, у видов, которые в других условиях гнездятся и на растениях и на земле; максимальное использование подходящих гнездовых мест и в этой связи отсутствие «группового» гнездования; поиск теплоизоляционного гнездового материала; ранний прилет и отлет.

Экологические сходные адаптации: строгое соответствие календаря размножения времени наступления экологического оптимума в пустыне; раннее гнездование оседлых видов (март — апрель, иногда и февраль); вынужденные повторные циклы (воробьиные) и слабая выраженность полициклики; гибель кладок и птенцов (50—60% от весенних похолоданий, теплового удара, засыпания песком, от хищников) и их некоторая компенсация повторными кладками, взамен утраченных; изменение толщины стенок гнезда в зависимости от сроков размножения (у саксауль-

ной сойки стенка мартовских гнезд 20—47 мм, апрельских — 10—25 мм, у скотоцерки вес мартовских гнезд 67 г и апрельских — 38,7 г); ускорение репродуктивного цикла путем достройки и утолщения стенок гнезда в период кладки и насиживания; увеличение высоты расположения гнезд в случаях повторных кладок в связи с усилением жары (скотоцерка, пустынный воробей); низкая плодовитость, хорошо заметная на подвидах широкораспространенных видов (филин, домовый сыч, ворон, хохлатый жаворонок, серый сорокопут, большая синица); общее уменьшение размеров яиц благодаря последовательности их откладки (у саксаульной сойки первые яйца длиннее на 2—3 мм); изменение интенсивности насиживания яиц и кормления птенцов в зависимости от температурных условий и места нахождения гнезд; угасание рефлекса «выпращивания» корма у птенцов открытогнездящихся птиц в жаркие часы дня; сильное ослабление реакции птенцов на прилет родителей (у защищенных от жары дуплогнезdnиков это почти не выражено).

Своеобразие водного баланса: накопление влаги в мышцах и во внутренних органах (саксаульная сойка, пустынный воробей, буланный вьюрок, хохлатый жаворонок, плясунья, буланный козодой); экономное использование воды при пищеварении и более интенсивное обратное ее всасывание (буланный козодой, белокрылый дятел, саксаульная сойка, скотоцерка, пустынный воробей); отсутствие кожного испарения; повышенная концентрационная способность почек (относительный вес почек у саксаульного и пустынного воробьев — 12,8 и 11,2%, а у полевого и домового воробьев — 9,9 и 9,1%); частый прилет на водопой (зерноядные — в среднем за 1 час 200 раз, а насекомоядные только 5 раз).

Поведенческие и экологические адаптации приводят к выработке у птиц пустыни ряда параллельных морфологических приспособлений: удлинение ног (бегунок, буланный козодой, саксаульная сойка, серый сорокопут, скотоцерка, плясунья); наличие острых «скоростных» крыльев (рябки); удлинение внутренних второстепенных маховых перьев — это способствует лучшему прикрыванию крыла и большему соответствию общей окраски верхней стороны птицы с окраской субстрата (саджа, чернобрюхий и белобрюхий рябки, бегунок, каспийский зуек); наличие спиралевидных пластин на стенке кишечника, что способствует продолжительному движению химуса и обратному всасыванию влаги (саксаульный и пустынный воробьи, у непустынных птиц — домовый и полевой воробьи — эти пластины прямые); увеличение общей всасывательной поверхности в толстом кишечнике у аридных птиц.

Влияние аридности на сходную географическую изменчивость видов познается все полнее. Оставляя в стороне исследования зарубежных авторов (Etcheson et al., 1957; Шмидт-Нильсон, 1972 и др.), сошлемся на интересные факты параллелизма, отмеченные недавно Н. Н. Дроздовым (1977) при сравнительном анализе фауны и населения птиц Каракумов и пустыни Симпсона. Сходство в облике ландшафта и характере растительного покрова этих пустынь, несмотря на резкие различия в составе их фауны, привели к формированию аналогичных структурных компонентов со сходными приспособлениями, выполняющими идентичные функции в биогеоценозах. Так, параллельные черты во внешнем облике и поведении хорошо проявляются у *Scotocerca inquieta* (Каракумы) и *Stipiterus ruficeps* (Симпсон), у *Erythropygia galactotes* (Каракумы) и *Rhipidura leucophrys* (Симпсон). Эти же пары видов птиц в упомянутых пустынях демонстрируют параллелизм в выборе мест и характере гнездования. Близкие параллели обнаружены также в общей плотности населения птиц. В гнездовой период в кустарниковых зарослях в Каракумах на 1 км² приходится 200—500 особей, в пустыне Симпсона — 200—400 особей.

Антропогенное воздействие, как метко заметил В. И. Вернадский, выступает в качестве крупнейшей геологической силы, трансформирующей биосферу и ее элементарные единицы — биогеоценозы. В самом деле в экологических и микроэволюционных процессах антропогенные воздействия и антропические факторы играют важную роль как движущая сила отбора. На этот счет в зоологии, в частности, орнитологии, накоплен значительный материал (Новиков, 1964; Гладков и др., 1965, 1975; Попов, 1971; Владышевский, 1975 и др.).

Формирование антропогенных (городских) популяций грачей, серых ворон, стрижей, черных дроздов, скворцов, краек и др., сходные изменения суточного ритма птиц в условиях городов, размещенных в западном и восточном полушариях, меньшая пугливость и широко распространенное среди них «нахлебничество», стремление перелетных видов к оседлости (дрозды, грачи, вороны и др.), сдвиги в сроках гнездования (теплый микроклимат города и лучшая обеспеченность пищей), своеобразии в расположении гнезд и в использовании гнездового материала, увеличение повторяемости гнездования и другие эколого-этологические адаптации свидетельствуют о приобретении птицами антропогенных биотопов сходных приспособлений. Нельзя пройти мимо и некоторых аналогичных морфологических изменений, наблюдаемых у птиц антропогенного ландшафта; значительный альбинизм, полный или частичный; относительно частая встречаемость среди синантропных видов воробьиных птиц особей с аномальным клювом.

Накапливается все больше фактов о приспособлении животных к ядохимикатам, применяемыми человеком для борьбы с вредителями. Насекомые, например, не только привыкают к яду, но образуют целые популяции, адаптированные к ядохимикатам. Совсем недавно Д. Р. Кинг и др. (1979) установили, что крыса *Rattus fuscipes*, живущая в кустарниковых зарослях Западной Австралии, и встречающийся там же лисий кузу *Trichosurus vulpecula* переносят большую дозу яда и настолько сумели приспособиться к нему, что поедают растения, содержащие этот яд (фторацетат). «Привыкание» животных к ядохимикатам — результат параллельных реакций организмов различных видов к воздействиям сходного фактора среды. Заметим, что еще С. С. Шварц (1976) подчеркивал, что «...численность видов, обладающих повышенной стойкостью к ядам, лекарственным препаратам и т. п. непрерывно увеличивается».

Мы видим, таким образом, что антропические факторы способствуют приобретению животными различных систематических групп сходных адаптивных черт. В результате возникают городские (Исаков, 1980) и другие антропогенные популяции. Эти популяции, по всей вероятности, более или менее соответствуют так называемому экотипу или тому, что Штреземанн (Stresemann, 1943) обозначил *ökologische Sippen*. В этой связи можно вспомнить исследование Хеш (Hoesch, 1940), имевшего возможность наблюдать становление фауны антропогенного ландшафта в Юго-Западной Африке. Он писал, что все возникающие сходные «уклонения» лежат внутри границ гнездового поведения различных видов птиц.

В свое время Эльтон (Elton, 1930) употребил термин «биотопический отбор». В последующем многие исследователи показали, что «биотопический отбор» является важным фактором формообразований. Применительно к антропогенным биотопам роль «антропогенного отбора» в экологических и микроэволюционных процессах вполне очевидна, и она еще раз недавно показана Б. С. Кубанцевым (1979).

В связи с темой настоящей статьи следует подчеркнуть, что антропогенный отбор, закрепляя полезные, приобретенные отдельными видами, сходные приспособительные изменения (эколого-этологические),

обеспечивает существование животных в трансформированных хозяйственной деятельностью человека условиях. Поэтому весьма перспективными представляются комплексные исследования животного мира антропогенных биотопов, с целью выяснения экологических и микроэволюционных изменений у видов из различных систематических групп, о чем писал академик М. А. Мензбир.

- Аманова М. Эколого-морфологические и физиологические адаптации водного обмена птиц Каракумов.— Автореф. дис. ... докт. биол. наук.— Ашхабад, 1979.— 57 с.
- Бобринский Н. А. География животных.— М.: Учпедгиз, 1951.— 382 с.
- Владышевский Д. В. Птицы в антропогенном ландшафте.— Новосибирск: Наука, 1975.— 197 с.
- Гептнер В. Г. Общая зоогеография. М.; Л.: Биомедгиз, 1936.— 548 с.
- Гладков Н. А., Рустамов А. К. Основные проблемы изучения культурных ландшафтов.— В кн.: Современные проблемы орнитологии.— Фрунзе, 1965, с. 111—156.
- Гладков Н. А., Рустамов А. К. Животные культурных ландшафтов.— М.: Мысль, 1975.— 219 с.
- Дарвин Ч. (1859). Происхождение видов путем естественного отбора.— М.: Л., 1939.— 831 с.
- Дементьев Г. П. Михаил Александрович Мензбир.— М.: Изд-во Москов. ун-та, 1950.— 40 с.
- Дементьев Г. П. Задачи экологической классификации и понятие о жизненных формах.— В кн.: Проблемы орнитологии.— Тр. III Всесоюз. орнит. конф., 1964, с. 5—17.
- Дроздов Н. Н. Сравнительный анализ орнитофауны и населения птиц в аридных областях Средней Азии, Северной Африки и Австралии.— В кн.: Адаптивные особенности и эволюция птиц.— М.: Наука, 1977, с. 40—44.
- Завадский К. М. Вид и видообразование.— Л.: Наука, 1968.— 404 с.
- Ильичев В. Д. Параллелизмы в строении слухового анализатора и жизненная форма у птиц.— В кн.: Проблемы орнитологии.— Тр. III Всесоюз. орнит. конф., 1964, с. 37—43.
- Исаков Ю. А. Процесс урбанизации населения животных и его зоогеографические аспекты.— В кн.: VII Всесоюзная зоогеограф. конф.: Тез. докл.— М.: Наука, 1979, с. 194—198.
- Кинг Д. Р. и др.— Природа, 1980, № 1, с. 104—105.
- Кубанцев Б. С. О роли антропогенных воздействий и антропогенных факторов в некоторых экологических и микроэволюционных процессах.— Экология, 1979, № 6, с. 5—14.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция.— М.: Мир, 1968.— 597 с.
- Майр Э. Популяция видов и эволюция.— М.: Мир, 1974.— 460 с.
- Мензбир М. А. Параллельные формы в животном царстве.— Бюл. Москов. об-ва испытат. природы, отд. биол., 1972, 77(1), с. 145—146.
- Новиков Г. А. Изменение видового стереотипа гнездования птиц в условиях культурного ландшафта.— Зоол. журн., 1964, 43, вып. 8, с. 1193—1202.
- Попов В. А. К вопросу о роли человека в формировании современной фауны птиц.— В кн.: Природные ресурсы Волжско-Камского края.— Казань, 1971, вып. 3, с. 32—43.
- Рустамов А. К. Птицы пустыни Каракум.— Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954.— 344 с.
- Рустамов А. К. К вопросу о понятии «жизненная форма» в экологии животных.— Зоол. журнал, 1955, 34, вып. 4, с. 710—718.
- Рустамов А. К. Еще раз о понятии «жизненная форма» в экологии животных.— В кн.: Проблемы орнитологии.— Тр. III Всесоюз. орнит. конф., 1964, с. 18—29.
- Сопьев О. Гнездовой период жизни птиц пустыни Каракум.— Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Ашхабад, 1965.— 28 с.
- Судиловская А. М. Забытая статья академика М. А. Мензбира.— Бюл. Москов. об-ва испытат. природы, отд. биол., 1972, 77(1), с. 145.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. и др. Краткий очерк теории эволюции.— М.: Наука, 1969.— 407 с.
- Успенский С. М. Основные черты жизненной формы «арктическое животное» на примере авифауны Арктики и Субарктики.— В кн.: Проблемы орнитологии.— Тр. III Всесоюз. орнит. конф., 1964, с. 30—36.
- Шварц С. С. Эволюция биоценозов и экологическое прогнозирование.— В кн.: Мат-лы советско-американского симпозиума по биосферным заповедникам, ч. II.— М., 1976, с. 327—332.

- Шмидт-Нильсон К. Животные пустынь.— Л.: Наука, 1972.— 308 с.
- Bergmann C. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse.— Göttinger Studien, 1847, p. 1, S. 595—708.
- Elton C. S. Animal ecology and evolution.— Oxford, Clarendon Press, 1930.— 96 p.
- Etchécopar R. D., Hüe F. Données écologiques sur L'avifaune de la zone désertique arabosaharienne.— Ecologie humaine et animale, UNESCO Publ., 1957, p. 49—61.
- Gloger C. L. Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klimas, 1833.
- Hoesch W. Über die Auswirkungen der Besiedlung auf den Vorelbestand in Südwest-Afrika.— Journ. f. Ornithol., 1940, 98, N 3, S. 68—81.
- Rustamov A. La faune avienne des déserts de L'URSS. Essai écologique et biogéographique.— Acta XI Cong. Intern. Ornith.— Basel—Stuttgart, 1955, p. 510—515.
- Rustamov A., Sopyev O., Amanova M. Behavioural and ecological adaptations of birds in Middle Asia.— Abstracts. 16 Intern. Ornithological Congress, Canberra, 1974, p. 34—36.
- Stresemann E. Ökologische Sippen, Rassen und Artunterschiede bei Vögeln.— Journ. f. Ornith., 1943, 91, H. 2/3, S. 14—21.

Туркменский
сельскохозяйственный институт

Поступила в редакцию
25.VII 1980 г.