

Географическое распространение организмов и учение об эволюции¹

Л.С. Берг

1. Чем обусловлено географическое распространение организмов

Древние полагали, что единственной причиной географического распространения организмов является климат. Греческое слово климат значит собственно «наклонение». Этим словом греки хотели указать на угол падения (наклонение) лучей солнца во время его наивысшего стояния в данном месте. Они делили всю земную поверхность на ряд поясов или зон, ограниченных параллелями, и принимали, что каждой зоне соответствует свой климат, своя флора, фауна и люди.

Такое воззрение господствовало очень долго. Теперь, однако, мы знаем, что вопрос этот много сложнее. Нельзя отрицать, конечно, что климат играет огромную роль; стоит вспомнить громадную разницу в флоре и фауне между полярными странами и тропиками. Но с другой стороны, одним климатом далеко не объяснить всего. При одинаковом климате мы сплошь и рядом встречаем совершенно различную фауну и флору, при разном – напротив, довольно сходную. Так, степи Аргентины («пампы») по климату и даже по характеру растительности и по почвам схожи со степями юга России: и там и здесь, например, встречается ковыль, и там и тут распространен чернозем, но как различна их фауна. В аргентинских степях мы находим американского страуса, или нанду² (*Rhea americana*), броненосцев из отряда неполнозубых, своеобразных грызунов вискачу и кавию, водного грызуна коипу (*Myopotamus*), совершенно чуждых фауне Европы.

¹ Печатается по изданию: Берг Л.С. Географическое распространение организмов и учение об эволюции // Происхождение животных и растений. – М.: ГИЗ, 1924. – С. 181–213. (Ред.)

² Этот вид хорошо переносит климат южнорусских степей: в зоологическом парке «Аскания Нова» в Днепровском уезде Таврической губернии он даже размножился.

Другим примером разницы в фауне и флоре могут служить Великобритания и Новая Зеландия: по климату эти острова довольно схожи друг с другом, но тогда как в Великобритании мы за очень небольшими исключениями находим обычную европейскую фауну и флору, на Новой Зеландии нас поражает полное отсутствие млекопитающих (кроме летучих мышей), змей, карповых рыб³. Зато мы находим удивительную ящерицу гаттерию, нелетающую птицу киви (*Ap-teryx*), несколько видов попугаев, из коих замечательны нестор (*Nestor*) и земляной попугай (*Stringops*), похожий на сову, и многое другое; растительный мир Новой Зеландии отличается богатым развитием древовидных папоротников, пальм, панданусов (сем. Pandanaceae), лиан и многочисленных крупных вечнозеленых деревьев, принадлежащих к семействам миртовых, магнолиевых и других.

Какая громадная разница между фауной Мадагаскара и тропической Африки, во многом сходных по климату. Мадагаскар столь отличен по своей фауне от Африки, что некоторыми учеными, например Бленфордом и Лидеккером, выделяется в особую зоологическую область: мы находим тут одиннадцать только ему свойственных (эндемичных) родов полуобезьян (лемуров), включая сюда оригинального ай-ай (*Chiromys*), эндемичное семейство тенреков из насекомоядных (Centetidae), ряд свойственных только Мадагаскару хищников из семейства виверр, несколько эндемичных родов грызунов. С другой стороны, весьма характерно для Мадагаскара полное отсутствие человекообразных обезьян (гориллы и шимпанзе, живущих в Африке), неполнозубых,

³ Из амфибий в Новой Зеландии встречается только одна жаба-жерлянка (*Liopelma hochstetteri*), из семейства дискоглоссид, Discoglossidae, куда относится и наша жерлянка (*Bombinator*).

копытных (кроме одной свиньи *Potamochoerus* и сравнительно недавно вымершего гиппопотама), семейств белок, дикобразов, зайцев, кошачьих собак, хорьковых и других, широко представленных на материке Африки. Ни антилоп, ни жираффы, ни зебр, ни носорогов, ни слона, льва, леопарда и других столь характерных для Африки крупных млекопитающих, мы не находим на Мадагаскаре. Флора этого острова отличается весьма сильно развитым эндемизмом: из 5000 видов растений, известных для Мадагаскара, около 3000 свойственны одному ему. Объяснение заключается в том, что Мадагаскар очень давно отделился от тех материков, с которыми у него некогда была общая флора и фауна. Население его с тех пор успело сильно видоизмениться, а кроме того значительно изменилось и население соседней Африки. Растения и животные Великобритании, напротив того, очень сходны с материковыми, европейскими, и это объясняется сравнительно недавним отделением ее от Европы: Великобритания еще во вторую половину ледниковой эпохи была соединена с материком.

В настоящее время, мы знаем, что географическое распространение животных и растений зависит от следующих причин:

1. От всей совокупности современных физико-географических условий. Соответственная отрасль науки о географическом распространении живых существ (или биогеографии) изучает, как влияют на распространение организмов географическое положение места, высота над уровнем моря, глубина, освещение, состав окружающей неорганической среды, климат, почва, субстрат, грунт и т.п. Приведем несколько примеров: лиственница может существовать только там, где средняя температура тех месяцев, когда идет ее рост (вегетационный период), равна 14° по Цельсию; в высших поясах Альпов вегетационный период для лиственницы продолжается с середины июня до начала августа, и в это время средняя температура воздуха как раз равна 14°. Ель не переносит засушливого климата и засоленных грунтов юга Европейской России. Красноперка, рыба из семейства карповых, гибнет, если содержание кислорода в литре воды падает ниже 0,4–0,5 кубических сантиметра, и т.д.

2. От биологических условий той жизненной обстановки, среди которой организмам приходится вести борьбу за существование, а также от степени приспособляемости данных организмов к внешним физико-географическим и биологическим условиям.

Мы хорошо знаем, что климат, почва и вообще физическая среда могут быть совершенно подходящими для данного растения или животного, и тем не менее оно не в состоянии акклиматизироваться в новой для него местности. Это потому, что оно вытесняется более сильными или более ловкими конкурентами. Перевезенные в Новую Зеландию европейские форели (*Salmo fario*) прекрасно здесь акклиматизировались; но затем в некоторые речки, населенные европейской форелью, были пущены американские речные форели (*Salvelinus fontinalis*), и вот оказалось, что европейские рыбы стали вымирать, не выдержав борьбы за существование с американскими пришельцами. В 1872 году в Буэнос-Айрес завезли воробья, чуждого фауне Аргентины. Он скоро размножился здесь и вытеснил южноамериканского домового вьюрка (*Brachyospiza capensis*).

Как влияет на судьбу организмов изменение биологической (т.е. не физической) обстановки, прекрасно видно на явлениях смены древесных пород. Вот как изображает этот процесс профессор Г.Ф. Морозов, лучший знаток нашего леса. Если пожар от молнии или по вине человека уничтожит часть елового леса, или если будет в еловом лесу произведена сплошная вырубка, то образуется поляна с совсем иными жизненными условиями, чем те, которые господствовали здесь, когда это место было покрыто лесом. В чем же заключаются происшедшие изменения? Поляна пользуется полным солнечным освещением, тогда как лесная почва защищена лесным пологом от прямого действия лучей солнца; но зато поляна и быстро охлаждается, теряя тепло путем излучения. Поэтому организмы, боящиеся солнцепека, а особенно не переносящие заморозков, не могут на ней поселиться, а если поселятся, то обречены на гибель. Так, на открытых местах в елово-пихтовых лесах ель страдает от утренников, а пихта еще и от сильного освещения солнцем. На освобожденном от елового леса месте ель сразу не поселится. Сначала тут появятся светолюбивые травы, каков вейник и другие злаки, а также осоки; одновременно с ними или несколько позже поселяется береза или осина, а иногда белая ольха, дающие почти ежегодно обильный урожай легких, свободно разносимых ветром семян. Всходы этих пород растут быстро и, будучи прикрыты травой, заморозков не боятся. Вскоре они перегоняют в росте первых пришельцев из травяных пород и, продолжая расти в высоту, смыкаются в сплошной полог.

Теперь мы снова присутствуем при перемене жизненной обстановки. Под пологом березового или осинового леса образуется затенение, и светолюбивая травяная растительность, некогда давшая приют нежным всходам березы и осины, начинает гибнуть; на поверхности почвы складывается обычный мертвый покров из опадающих листьев и остатков отгнивающей травы. С этого момента ель снова начинает возвращаться на территорию, которая ей когда-то принадлежала, но с которой она была вытеснена. Под пологом лиственных пород ель снова находит для себя подходящую жизненную обстановку. Будучи теневыносливой породой, она довольствуется тем количеством света, какой пропускают ей сомкнутые кроны берез и осин. С течением времени еловые кроны подымутся настолько, что начнут проникать сквозь лиственный полог, и наконец ель перегоняет в росте березу и осину. Постепенно она будет все более и более вытеснять лиственные породы, и в результате получится лес, верхний ярус которого будет хвойный, с небольшой лишь примесью осины или березы, а нижний – из угнетенных елей и лиственных пород. «Последние, попав под полог ели, уже более чувствительно отразят на себе угнетающее влияние елового полога: раньше была теневыносливая порода под светолюбивой, теперь же более светолюбивые элементы очутились под пологом теневыносливой, и само собою разумеется, что им не выдержать конкуренции». Лет через 80–100 после пожара или порубки ель снова вступает в обладание всей потерянной территорией: она образует одноярусное еловое насаждение с небольшой примесью лиственных пород.

Такова картина смены пород, прекрасно иллюстрирующая значение биологических условий. Не только климат и почва, но и жизненные свойства лесных пород обуславливают собою состав растительности. В разобранным случае

жизненными свойствами пород являются: их отношение к свету или, как говорят, теневыносливость, способность плодоносить часто (береза, осина) или редко (ель), чувствительность к заморозкам, быстрый рост в молодости, как у березы и осины, или медленный, как у ели, большая или меньшая долговечность и т.д.

3. Современное распространение организмов находится в коренной зависимости от их географического распространения в прежние геологические эпохи, то есть от тех физико-географических и биологических условий, какие господствовали в давно прошедшие времена. Большие хвойные деревья, известные под названием «болотного кипариса» (*Taxodium*), распространены в настоящее время в южной части северной Америки и в Китае. Такое прерывистое распространение с первого взгляда является непонятным. Однако в ископаемом состоянии болотный кипарис известен и для Европы (плиоцен). Но с того времени климат и биологическая обстановка в Европе изменились, и здесь плиоценовый болотный кипарис (*Taxodium distichum*) вымер, тогда как во Флориде, например, жизненная обстановка изменилась сравнительно мало, и вид этот продолжает существовать по сие время.

Итак, причины, обуславливающие географическое распространение организмов, различны и коренятся не в одном климате.

Сравнивая теперешнюю среду любого места с прежней, мы видим, что среда меняется и параллельно с изменением среды меняются и организмы. Далее, если проследить за современным распространением какого-либо организма, то мы убедимся, что, с изменением географической обстановки, данная форма сменяется другой, родственной и лучше приспособленной к новым условиям. Это сразу наводит на мысль о том, что организмы изменчивы, что одни виды дают начало другим.

2. Географическое распространение организмов и теория эволюции Дарвина

Таков приблизительно и был тот круг идей, который дал толчок к созданию Дарвином его теории эволюции, то есть происхождения организмов одних от других. В автобиографии, написанной в 1876 году, автор «Происхождения видов» говорит, что во время кругосветного плавания на корабле «Бигль» (1831–1836) на выработку его взглядов по вопросу о превращении видов оказали влияние, во-первых, находки в памповых отложениях Аргентины остатков покрытых броней млекопитающих (неполнозубых, *Edentata*),

сходных с современными броненосцами (армадиллами) (рис. 1а, б), то есть – данные прежнего географического распространения; во-вторых, постепенная замена одних животных форм другими сходными и близкими по мере движения к югу, и, в-третьих, южноамериканский характер животных и растений архипелага Галапагос, особенно же – различия, представляемые обитателями отдельных островов этого архипелага⁴, то

⁴ Сочинения Ч. Дарвина. М., 1907. Т. 1. С. 30.

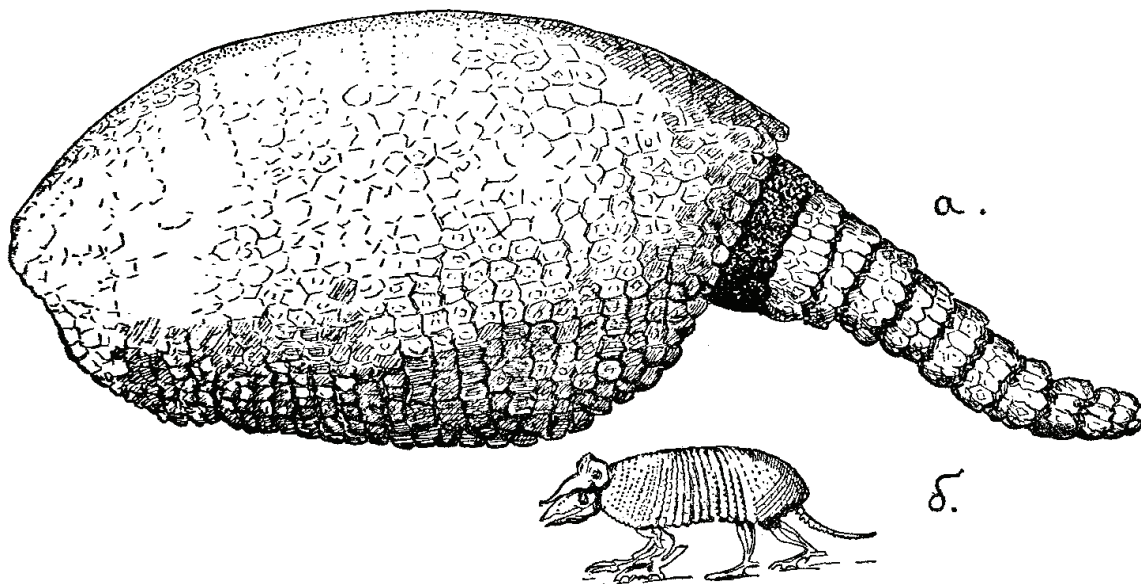


Рис. 1. Неполнозубые животные: а – ископаемый глиптотериум; б – современный армадилл; оба уменьшены одинаково

есть факты, относящиеся к области современного географического распространения организмов. О том же Дарвин повторяет и в первых строках введения к своему «Происхождению видов» (1859). В этом произведении две главы, 12-я и 13-я, посвящены специально вопросам географического распространения.

Дарвин посетил вулканический архипелаг Галапгосских островов, лежащий под экватором, в 900–1000 верстах к западу от Америки, в 1835 году (см. карту, рис. 2). Фауна и флора островов, весьма, впрочем, небогатая, обратили на себя особенное внимание знаменитого естествоиспытателя благодаря следующим обстоятельствам. Целый ряд организмов Галапагосов, будучи в общем близок к тем, которые обитают на противоположном берегу Америки, все же имеют бросающиеся в глаза отличия. Кроме того, каждому из островов свойственны свои, специальные формы. Так, на отдельных островах живут свои особые виды гигантских черепах⁵. Галапагосские острова и получили свое название именно от че-

репах: галапаго (galapago) по-испански значит черепаха.

На островах водится эндемичный род пересмешников, *Nesomimus*, из семейства, близкого к дроздам. Род незомимус, *Nesomimus*, родствен американскому материковому мимус, *Mimus*. На Галапагосах пересмешники представлены пятью видами и шестью подвидами, то есть всего 11 формами, из коих девять свойственны каждая одному острову, и только два подвида распространены каждый на двух островах сразу (рис. 2). Замечательно, что пересмешники четырех северных островов ближе друг к другу, чем к пересмешникам прочих островов архипелага, образуя четыре подвида одного вида *Nesomimus personatus*; все они отличаются от форм центральных и южных частей Галапагосов черной окраской головы и спины, а не бурой, как у тех.

Род вьюрков геоспица, *Geospiza*, включает 33 эндемичных формы; из них 17 свойственны одному острову или встречаются по два вида на острове, прочие же 16 распространены по многим, даже по большинству островов. Все эти 33 формы произошли, без сомнения, от одной. Их можно разложить на ряд форм, обнаруживающих все большую и большую склонность к темной окраске; некоторые виды, наиболее удалившиеся в своем развитии от родоначальной формы, оказываются совершенно черными. Вообще для многих животных установлено, что островные формы имеют более черную окраску, чем их ма-

⁵ Здешные гигантские черепахи принадлежат к тому же роду (*Testudo*), куда относится наша кавказская черепаха. Гигантские черепахи, кроме Галапагосов, водятся в настоящее время только на некоторых островах западной части Индийского океана (Альдабра), еще недавно были на Мадагаскаре и др. В южной Америке нет гигантских черепах, но в тропической части южной Америки есть представитель рода тесудо, *Testudo*, обычной величины.

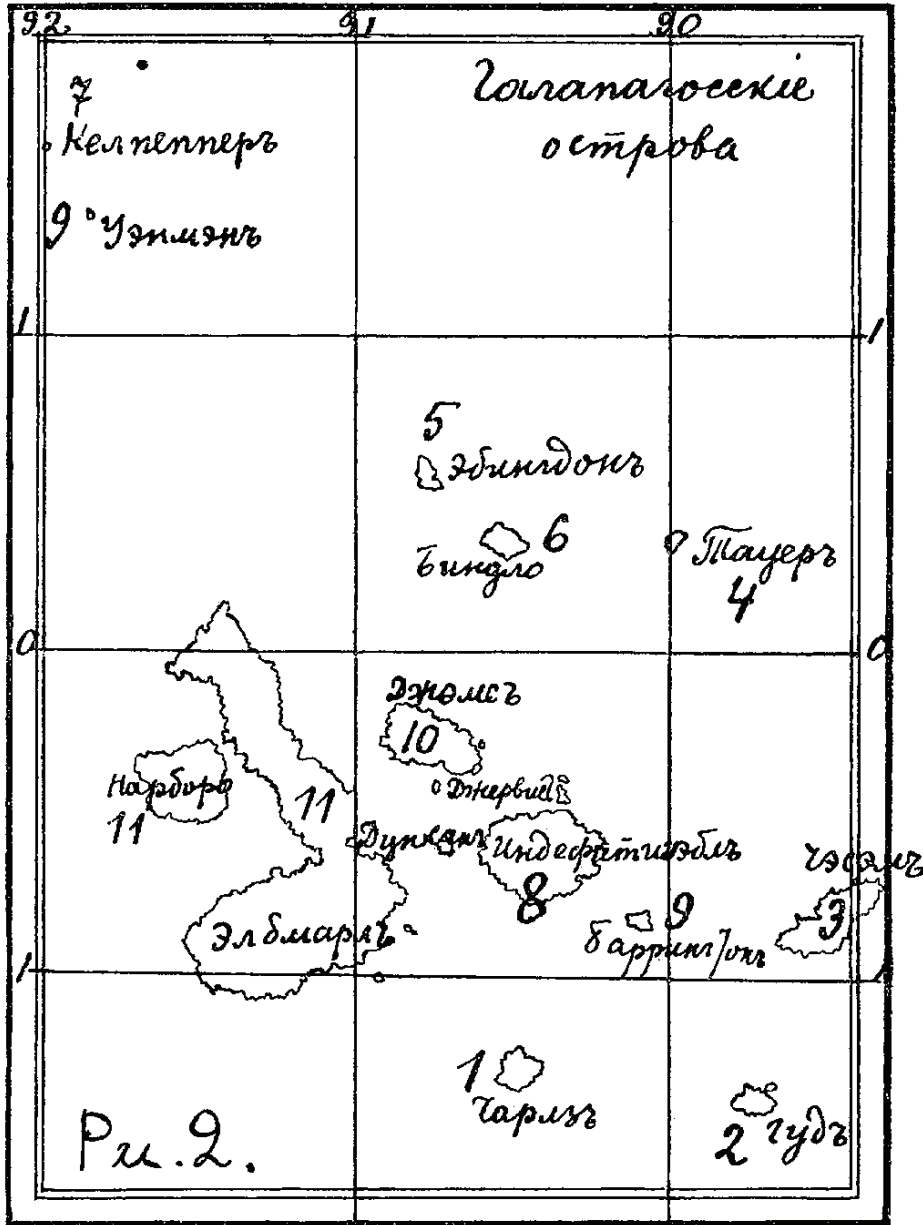


Рис. 2. Галапагосские острова

териковые родичи. Затем, у различных видов галапагосских вьюрков чрезвычайно сильно варьирует форма клюва, начиная от сравнительно узкого, кончая таким толстым, как у геоспиза магнирострис, *Geospiza magnirostris*; у этого вида самый толстый клюв из всего семейства вьюрков. Но, что замечательно, между толстыми и тонкими клювами наблюдается совершенно постепенный ряд переходов, как это видно на рисунке (рис. 3). Отсюда мы можем заключить, что различие в форме клюва есть результат видоизменения одной и той же формы.

На островах водятся две крупных оригинальных эндемичных ящерицы из семейства игуан:

одна конолофус *Conolophus subcristatus*, длиной до 6 футов; другая же родственная ей амблиринхус, *Amblyrhynchus cristatus*. Эта последняя приспособилась к морской жизни: она питается прибрежными водорослями, за которыми ныряет в воду⁶.

Ныне известно на Галапагосских островах около 600 видов сосудистых растений; из них 40 процентов являются эндемичными. Каждый из островов имеет ряд только ему свойственных растений; на острове Чарльза, например, известно 267 видов растений, из них 33, или 12%, энде-

⁶ Это единственная «морская» ящерица.

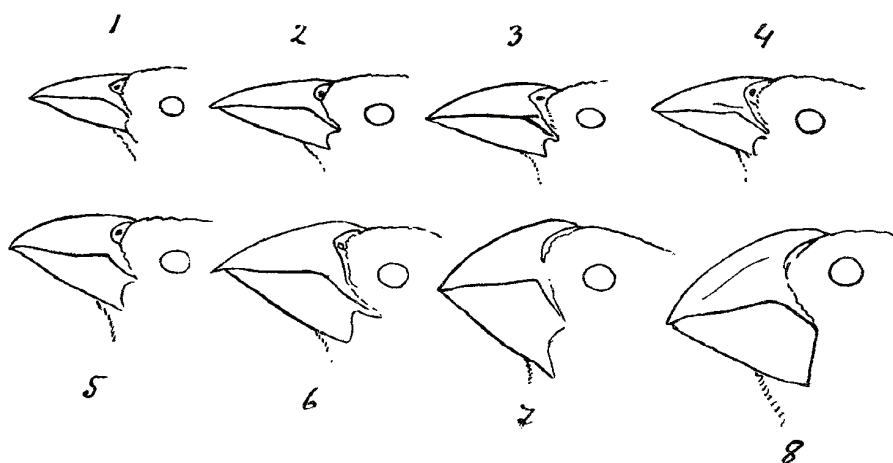


Рис. 3. Формы клювов выюрок геоспиза Галапагосских островов

мичных. Замечательный древовидный род слож-
ноцветных скалезия, *Scalesia*, водится только на
этом архипелаге, заключая 18 видов; из них
только три вида являются свойственными двум
островам сразу, прочие же пятнадцать распро-
странены каждый только на своем острове. Од-
нако, несмотря на такое обилие эндемичных ви-
дов, флора Галапагосов несет на себе явственный
отпечаток американского происхождения, буду-
чи родственна флоре соседних берегов Цен-
тральной и Южной Америки: кроме трех родов,
все прочие 229 родов распространены и на мате-
риках Америки.

Таково оригинальное население Галапагосов.
Само собою напрашивается предположение, что
здешние организмы не созданы особым творче-
ским актом, каждый вид отдельно для каждого
острова, а заселились с материка и затем, под
влиянием особых местных условий, на каждом

из островов дали начало новым, эндемичным ви-
дам. «Невольно заключаешь, – говорит Дарвин, –
что природа взяла один вид да и видоизменяла
его на разные лады, смотря по обстоятельству»⁷.

Далее Дарвин замечает⁸: «Острова Зеленого
Мыса (к западу от Африки), вероятно, гораздо
сходнее в физическом отношении с Галапагоса-
ми, чем этот архипелаг с берегами Америки, а
между тем обитатели той и другой групп совер-
шенно различны: обитатели островов Зеленого
Мыса несут на себе отпечаток африканский, на
архипелаге Галапагос – они имеют печать аме-
риканского происхождения».

Итак, своеобразный характер фауны и флоры
Галапагосов обязан двум причинам: 1) заселе-
нию с материка Америки; 2) видоизменению на
островах благодаря географической *изоляции*, то
есть обособлению в своеобразной обстановке.

3. Географическое обособление (изоляция)

Одним из важнейших средств образования
новых форм организмов является географиче-
ское обособление или изоляция. В последнее
время систематики принялись за детальное изу-
чение видов, причем обнаружилось, что многие
виды, в зависимости от местообитания, геогра-
фической среды, или, как говорят географы,
ландшафта, распадаются на множество местных
форм; эти географически обособленные (изоли-
рованные) формы связаны с материнской целым
рядом постепенных переходов, не оставляющих
сомнения в родственных отношениях. Так, на-
пример, европейская ель (*Picea excelsa*) в Сибири
заменена близкой сибирской елью (*Picea obo-*

vata)⁹, но в промежуточной области на Урале
встречаются ели с промежуточными признаками:
их можно отнести и к европейской, и к сибир-
ской форме.

Различия между материнским видом и обосо-
бившимся от него в иных географических усло-
виях подвидом тем значительнее, чем продолжи-

⁷ Ч. Дарвин. Путешествие вокруг света на корабле
Бигль. Пер. под ред. А. Бекетова. СПб., 1871. С. 385.
Первое издание подлинника вышло в 1843 году.

⁸ Там же, с. 398. Ср. также в «Происхождении ви-
дов», с. 366–367 московского издания.

⁹ В последнее время сибирская ель найдена и в
Орловской губернии.

тельное период обособления (изоляция) и чем своеобразнее новый географический ландшафт, то есть чем он больше разнится от той среды, в которой живет материнская форма. Одно топографическое обособление, то есть различие в положении местообитания, не влечет еще за собою образования новых видов. Мы знаем целый ряд форм, живущих в разных концах света, и тем не менее совершенно тождественных. Так, половина простейших коловраток реки Эльбы встречается и в р. Иллинойс, в Северной Америке. Это оттого, что жизненные условия для названных речных организмов и там, и здесь одинаковы, и хотя есть топографическое обособление, но географического – не имеется.

Географическая изоляция осуществляется благодаря приурочению организмов: 1) к известной физической среде, какой являются суша, море, пресная вода; 2) к почвенным условиям; 3) к рельефу (горы, долины, равнины и пр.); 4) к климатическим областям; 5) к окружающей биологической обстановке. Все эти факторы обуславливают собою тот или иной географический ландшафт. Изменение ландшафта влечет видоизменение организмов.

Для возникновения новой формы при посредстве географической изоляции необходимо, чтобы видоизменению подвергалась сразу громадная масса особей, чтобы появление новых признаков, характеризующих нарождающуюся форму, сразу охватило большую площадь.

Известный американский антрополог Франц Боас недавно произвел замечательное, но, к сожалению, среди неантропологов малоизвестное, исследование относительно тех изменений, какие претерпевают потомки европейских эмигрантов в Америке. Ему удалось самым блестящим образом доказать внезапное и быстрое влияние новой географической среды на родившихся в Америке детей переселенцев. Боас исследовал целый ряд национальностей, мы же остановимся здесь на евреях и сицилийцах, изученных более подробно.

Евреев, и именно восточно-европейских, измерено 4105 мужчин и 1888 женщин; сицилийцев – 1767 мужчин и 1746 женщин. При этом исследованию подвергались как уроженцы Европы, переселившиеся в Америку, так и потомство этих переселенцев, родившееся в Новом Свете. Результат оказался самый неожиданный: потомки как сицилийцев, так и евреев изменились в своих признаках, но в противоположном направлении, так что и те и другие приблизились к не-

которому среднему типу. Восточноевропейские евреи, родившиеся в Европе, имеют округлый череп, головной указатель (т.е. процентное отношение ширины черепа к длине его) у них в среднем около 83; напротив, сицилийцы, уроженцы Сицилии, отличаются удлинненным черепом: головной указатель у них 78. И вот у еврейских детей, родившихся в Америке, головной указатель *уменьшается*, делаясь равным в среднем 81, а у сицилийцев, уроженцев Нового Света, он *увеличивается*, оказываясь равным 80. Таким образом, две расы, в Европе резко различающиеся по черепу, в Америке дают потомство, в отношении этого признака почти сходное. Это – результат воздействия новой географической среды на зародышевые клетки родителей.

Изменения у родившихся в Америке касаются не только головного указателя, но и роста, веса, длины и ширины головы, ширины лица, времени наступления половой зрелости. Изменения видны из следующей таблички:

	<i>Евреи</i>	<i>Сицилийцы</i>
<i>Рост</i>	Увеличение	Уменьшение
<i>Длина головы</i>	Увеличение	Уменьшение
<i>Ширина головы</i>	Уменьшение	Увеличение
<i>Ширина лица</i>	Уменьшение	Уменьшение

Весьма замечательно, что влияние новых условий сказывается только на потомстве переселенцев, но не на самих переселенцах, хотя бы они были перевезены в Америку в самом юном возрасте. Еврейские дети, совершившие путешествие через океан даже в возрасте не более одного года, имеют, выросши в Америке, головной указатель такой же, как и восточноевропейские евреи, то есть около 83. Но этот указатель падает сразу до 82 для детей, родившихся сейчас же по переселении родителей, и до 79 во втором поколении, то есть у внуков переселенцев. «Другими словами, – говорит Боас¹⁰, – влияние американской среды сказывается на потомстве сразу; это влияние медленно растет по мере увеличения времени между переселением родителей и рождением ребенка».

Нижеследующая табличка показывает, что у американских евреев и сицилийцев, родившихся в Европе, форма черепа не изменяется, как бы долго они ни жили в Америке. Напротив, у их потомства изменение наступает сразу:

¹⁰ *Fr. Boas. Changes in bodily form of descendants of immigrants. Washington, 1911. P. 61.*

Число лет до переселения данного индивида в Америку	Уроженцы Европы		Число лет после переселения матери	Уроженцы Америки	
	Евреи	Сицилийцы		Евреи	Сицилийцы
	Головной указатель			Головной указатель	
- 18	81,2	77,1	± 0	82,4	78,4
- 17	83,3	77,2	+ 1	81,6	79,2
- 16	83,3	77,6	+ 2	81,8	78,3
- 15	82,6	78,1	+ 3	81,9	78,6
- 14	83,5	77,7	+ 4	81,4	79,0
- 13	82,2	77,9	+ 5	81,4	79,5
- 12	82,8	77,5	+ 6	81,3	80,3
- 11	83,2	78,5	+ 7	81,6	79,9
- 10	82,7	77,8	+ 8	81,3	79,6
- 9	83,7	77,5	+ 9	81,4	78,9
- 8	82,9	77,6	+ 10	81,2	80,5
- 7	82,8	77,9	+ 11	81,3	78,4
- 6	82,9	77,5	+ 12	81,3	79,9
- 5	83,4	77,9	+ 13	80,8	79,0
- 4	83,6	77,5	+ 14	80,9	78,0
- 3	83,4	78,2	+ 15	80,5	82,5
- 2	83,2	78,3	+ 16	80,4	79,0
- 1	83,4	77,5	+ 17	80,7	79,5
			+ 18	80,7	77,1

Влияние американских условий растет пропорционально времени, которое протекло между пересечением родителей в Америку и рождением ребенка: чем больше родители прожили в Америке до рождения ребенка, тем более ребенок уклоняется от европейского типа.

Как мы указывали, и у сицилийцев, и у евреев, родившихся в Америке, наблюдается приближение к некоторому однообразному типу. Можно привести аналогичный пример из области растений. В Европе встречаются две липы, сердцелистная, *Tilia cordata*, и серебристая, *Tilia argentea*, появляющиеся снова на Дальнем Востоке в виде двух близких форм: первой соответствует тилиа амурензис *T. amurensis*, второй – тилиа манджурика *T. mandshurica*. «Замечательно, – говорит В.Л. Комаров¹¹, – что обе встречающиеся в Манчжурии липы отличаются от ближайших к ним европейских форм одним и тем же постоянным признаком: более редкими и менее высокими зазубринами, снабженными длинным твердым остроконечием». Оба вида европейских лип, таким образом, в Манчжурии получают схожие листья, подобно тому как у потомков евреев и сицилийцев в Америке образуется одинаковая форма черепа.

Помимо видоизменений, вызванных влиянием изменений окружающей среды в *пространстве*, то есть географической изоляцией, существуют

еще отклонения, обусловленные изменением географической среды (ландшафтов) *во времени*. Подробнее мы об этом скажем ниже. Здесь же приведем слова нашего известного фитогеографа В.Л. Комарова (1901): «раса (В.Л. Комаров расой называет то, что мы обозначаем, как подвид, *sub-species*) есть явление физико-географическое. Условия питания, испарения воды, накопления и расходования питательных веществ и проч., являются функциями от физико-географических фактов и с изменением последних, конечно, изменяются и сами. Таким образом, процесс образования новых рас, приуроченный к вековым изменениям климата и других условий жизни растений, является по существу своему медленною и незаметною для нас переработкою физиологических отправлений организма, влекущих за собою медленное, но коренное преобразование морфологического строения его. Эти изменения входят затем, благодаря продолжительности своего воздействия и строгой постепенности своего появления, так сказать, в плоть и кровь организма».

Приведем несколько примеров подвидов, явно образовавшихся под влиянием географической изоляции.

Обыкновенный подуст (*Chondrostoma nasus*), рыба из карповых, распространен в реках, впадающих с юга в Немецкое и Балтийское моря, а также в северных притоках Черного. В бассейнах Волги и Урала он заменен волжским подустом (*Chondrostoma nasus variabile*), отличающимся от

¹¹ В. Комаров. Труды СПб. Бот. сада. XXV. 1907. С. 30.

обыкновенного меньшим количеством глоточных зубов, меньшим числом лучей в подхвостовом плавнике и более крупной чешуей; при этом признаки волжского и обыкновенного подуста, так сказать, заходят друг за друга: у отдельных экземпляров и у того, и у другого в подхвостовом плавнике можно встретить десять и одиннадцать ветвистых лучей, но, тогда как у обыкновенного наичаще бывает 10 и 11, изредка 12 и иногда 9, у волжского наичаще 9 и 10, изредка 11 и никогда 12. То же можно сказать и относительно других признаков. Таким образом, обыкновенный подуст на востоке постепенно переходит в волжского. Образование последнего есть результат географической изоляции.

Весьма замечательно распространение проходного угря Атлантического океана. Рыба эта (*Anguilla anguilla*) для размножения уходит на глубины Атлантического океана; молодь же снова возвращается в реки. Водится угорь у всех берегов Европы от Белого моря до Черного. У американских берегов встречается угорь, которого раньше считали за особый вид, ангвилла хризипа *Anguilla chrysope*. Но произведенное недавно сравнение между европейскими и американскими угрями показало, что по всем признакам обе формы нечувствительно переходят одна в другую. Было исследовано количество позвонков у 863 угрей из Америки и у 266 из Дании, при чем оказалось следующее:

Число позвонков	У скольких экземпляров:	
	из числа 863 американских	из числа 266 датских
119	–	1
118	–	5
117	–	19
116	–	46
115	–	82
114	–	71
113	–	31
112	–	9
111	3	3
110	31	–
109	96	–
108	221	–
107	274	–
106	183	–
105	45	–
104	8	–
103	1	–
Среднее	107,2	114,7

Таким образом, в среднем у европейских угрей больше позвонков, чем у американских: у первых наичаще бывает 115, у американских – 107; однако, 111 позвонков можно, хотя и не часто, встретить как у той, так и у другой формы. Если подсчитать число лучей в анальном (подхвостовом) плавнике у обеих форм, то окажется тот же результат, признаки как бы заходят друг за друга: у европейских угрей от 249 до 176 лучей, в среднем 215, у американских от 229 до 167, в среднем 199. Следовательно, оба вида угря соединены между собою тонкой, легко могущей порваться связью из переходных форм. Поэтому, мы считаем американского угря за подвид европейского, образовавшийся из него под влиянием специальных географических условий западной части Атлантического океана.

Чрезвычайно любопытные результаты обнаружил исследование камбал (*Pleuronectes platessa*) Немецкого и Балтийского морей. По внешности они очень схожи, но оказывается, что камбала Немецкого моря, обладающего большей сравнительно с Балтийским соленостью, растет значительно быстрее: экземпляр балтийской длиной в 38 сантиметров имел 17 лет, тогда как такой же длины из Немецкого моря всего 6 лет. Были произведены опыты пересадки камбал из Немецкого моря в Кильскую бухту Балтийского, причем оказалось, что скороспелая немецкая форма остается такою же и в Балтийском. Делались и обратные опыты: балтийская камбала, будучи пересажена в Немецкое море, сохраняет медленный темп роста. Это показывает, что формы эти достаточно закреплены наследственностью. Кроме того, немецкая и балтийская камбалы отличаются по числу лучей в подхвостовом плавнике.

Таким образом, одна форма есть подвид другой. Но, кроме того, в Немецком море можно различить у той же камбалы еще свои два подвида второй категории или «нации»: у берегов Шотландии живет форма с более высоким телом, чем в южной части Немецкого моря. Образование шотландской «нации» камбалы есть результат географической изоляции: шотландские формы, как показал опыт, не мигрируют к югу, следовательно, не смешиваются с южными: из выпущенных с 1904 по 1909 год меченых шотландских камбал только две были найдены южнее 55° с.ш., прочие же снова пойманы или у места выпуска, или далее к северу.

Ольха (*Alnus incana*) распространена в Европе, Северной Азии и Северной Америке. На этом

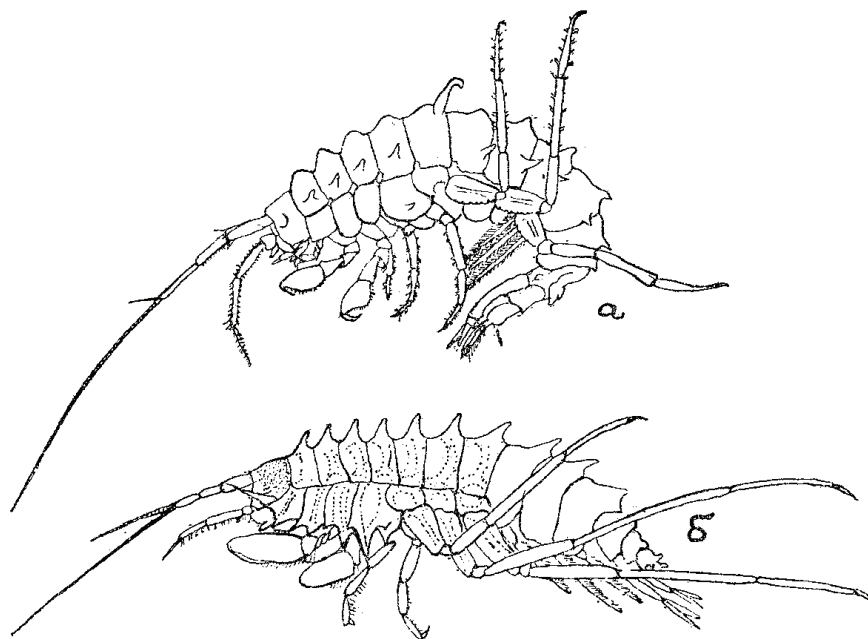


Рис. 4. Байкальские рачки-бокоплав

громадном протяжении она образует ряд географических форм. Типичная форма произрастает в Европе и Западной Сибири (*Alnus incana*); в Даурии и в Большом Хингане растет даурская ольха (*A. sibirica*), в Восточной Сибири, в Охотской

области, в Манчжурии, на Сахалине и на Камчатке – восточносибирская (*A. hirsuta*), в южно-уссурийском крае и в Северной Японии – японская (*A. tinctoria*), в атлантических штатах Северной Америки – серая ольха (*A. glauca*).

4. Особые случаи географической изоляции

Приведем теперь несколько примеров особой, специальной географической изоляции.

1. Прежде всего остановимся на видообразовании в условиях озерной жизни.

Весьма замечательна фауна Байкала: в озере встречается целый ряд родов, специально свойственных Байкалу и не обнаруживающих родства ни с какими формами сибирских озер. При этом бросается в глаза необычайное богатство и разнообразие некоторых групп, совершенно исключительное для сравнительно холодного климата, в каком лежит Байкал ($51\frac{1}{2}$ – $55\frac{3}{4}$ ° с.ш.).

Так, мы находим здесь 187 видов рачков-бокоплавов (сем. Gammaridae, рис. 4), распределенных по 34 родам, из коих 31 являются свойственными одному Байкалу. В семействе бокоплавов, распространенном по всему свету, имеется, если не считать Байкала, всего 32 рода, а в одном Байкале эндемичных родов почти столько же. Из планарий (рис. 6) в Байкале водится около 80 видов, и все они свойственны одному этому бассейну. Из брюхоногих моллюсков в Байкале имеется два эндемичных семейства: Benedictiidae и Baicaliidae, и, кроме того, один почти эндемич-

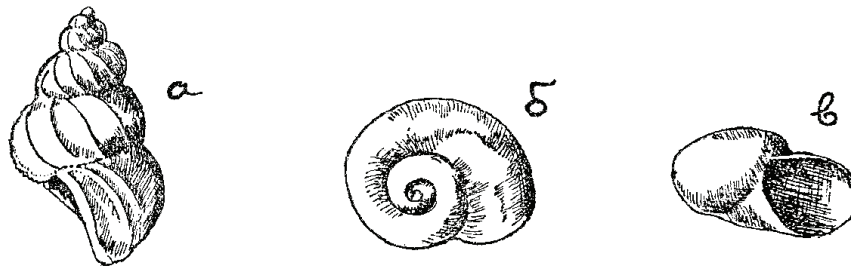


Рис. 5. Байкальские моллюски: а – байкалия; б, в – хоаномфалус

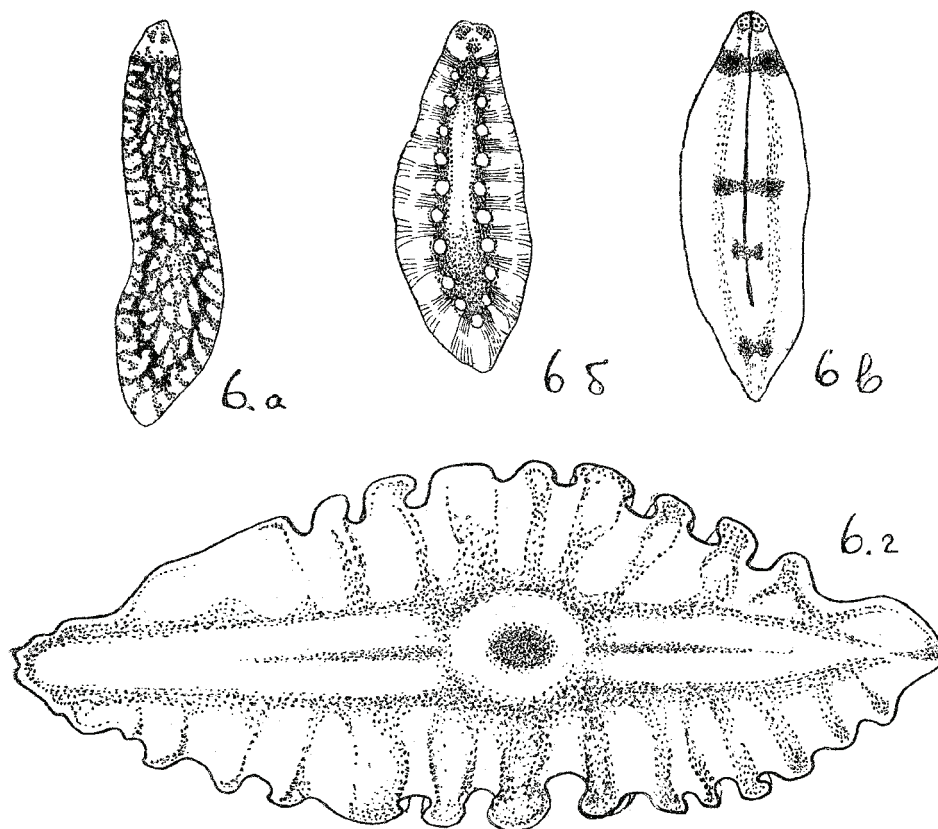


Рис. 6. Байкальские планарии

ный род *Choanomphalus* из семейства прудовиков (Limnaeidae) (рис. 5). Байкальские моллюски не обнаруживают родства с морскими, а показывают известное сходство с ископаемыми верхнетретичными из юго-восточной Европы и из Кавказа, где похожие формы найдены в осадках слабосоленых озер. Затем намечается сходство с некоторыми моллюсками из Каспия, так, байкальский байкалия *Baicalia* близок к каспийскому микромелания (*Micromelania*), а также с пресноводными моллюсками южного Китая. В Байкале водится многощетинковый червь, *Dybowsella*, из семейства серпулид (Serpulidae) – единственный случай нахождения полихеты в пресной воде, вдали от моря. Из малощетинковых червей (*Oligochaeta*) в Байкале обнаружено 36 видов, из коих 20 принадлежат к типично пресноводному семейству Lumbriculidae, которое в других пресноводных бассейнах обычно представлено одним или весьма немногими видами; во всей области распространения этого семейства, то есть в Европе и Северной Америке, известно менее видов, чем из одного Байкала. Вообще, из всех 36 видов олигохет, свойственных этому озеру, 31 вид, или 86%, являются эндемичными.

Из рыб в Байкале замечательна голомянка (*Comephorus baicalensis*; рис. 7а), единственный представитель семейства, нигде более не встречающегося. Кроме того, есть еще одно эндемичное семейство Cottocomephoridae (рис. 7б), близкое к подкаменщикам и заключающее 11 видов в 6 родах. Вообще половина всех видов рыб Байкала является эндемичной.

Каково же происхождение столь разнообразной и оригинальной фауны Байкала? Создано ли это разнообразие единым творческим актом в самом Байкале, или же животные этого бассейна ответвились в нем самом от немногих основных форм? Изучение географического распространения современных и ископаемых пресноводных животных заставляет нас прийти к следующим выводам. Фауна Байкала состоит из двух элементов: 1) одни формы – это результат эволюции (дифференцировки) нескольких основных форм в самом Байкале в течение его очень длинной геологической жизни; таковы малощетинковые черви, некоторые моллюски, два вышеупомянутые семейства рыб; 2) другие формы – это остатки, или, точнее, потомки остатков верхнетретичной пресноводной фауны Сибири, Центральной

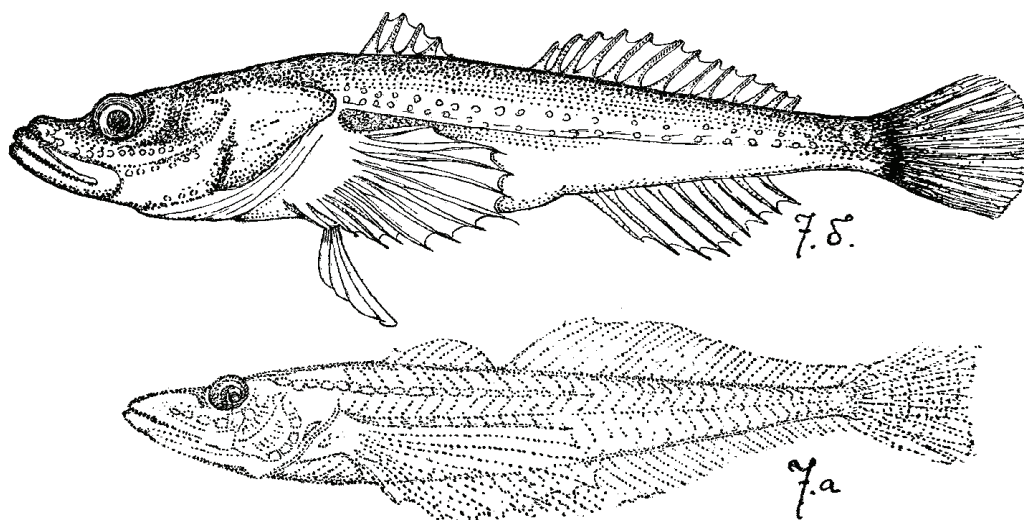


Рис. 7. Байкальские рыбы: а – голомянка; б – коттокомефорус

Азии и Китая. Кроме Байкала, остатки верхнетретичной фауны сохранились еще в некоторых озерах, например в Каспийском, причем следует отметить родство этих форм с байкальскими. Так, каспийский тюлень близок к байкальскому, каспийский моллюск микромелания *Micromelania* родствен байкальскому *Baicalia*.

Приведем еще несколько примеров озерной изоляции.

Особенно склонностью к эндемизму отличаются сиги (род *Coregonus* из семейства лососевых). Можно сказать, что при более детальном исследовании обнаруживается, что каждый бассейн заключает свои особые формы. Так, из столь небольшой страны, как Швейцария, известно около 25 очень близких видов сигов; шестнадцать озер этой страны имеют каждое по эндемичной форме, а некоторые, как, например, Боденское, даже три, только им свойственных формы сигов. Мы имеем здесь дело с так называемым *прогрессивным эндемизмом*, то есть с

образованием группы новых видов, тесно связанных друг с другом общностью происхождения и занимающих сравнительно ограниченную область распространения. Совершенно аналогичное явление среди растений наблюдается у родов ястребинки (*Hieracium*), манжетки (*Alchemilla*) и лапчатки (*Potentilla*), которые в горах Западной Европы образовали целые группы родственных видов, близких к формам низин и, вероятно, от них происшедших. Отщепление всех этих видов, как сигов, так и растений, относится, надо думать, к послеледниковому времени.

В озерах Швеции, Финляндии, Северной России и Сибири сиги из группы корегонус лаваретус *Coregonus lavaretus* (куда относится обыкновенный невский проходной сиг) образуют тоже множество местных форм.

У берегов Северного Ледовитого океана, начиная от Норвегии на западе и до Гренландии на востоке, водится голец *Salvelinus alpinus* (рис. 8), рыба из семейства лососевых, ходящая для ик-

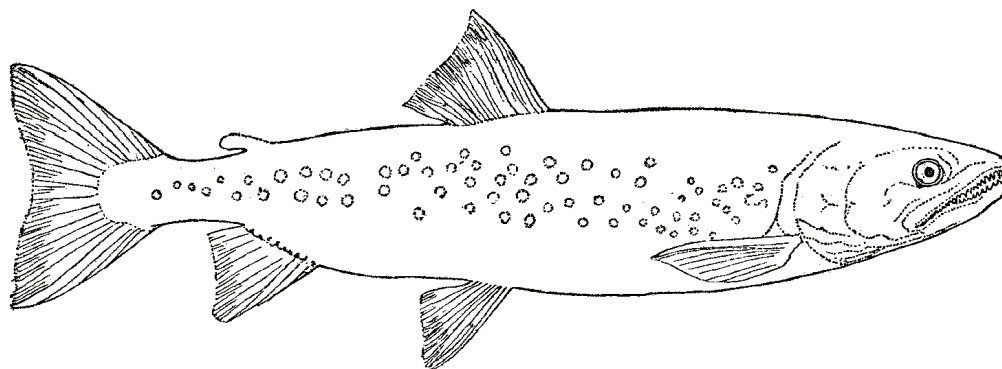


Рис. 8. Рыба палия, вариант гольца

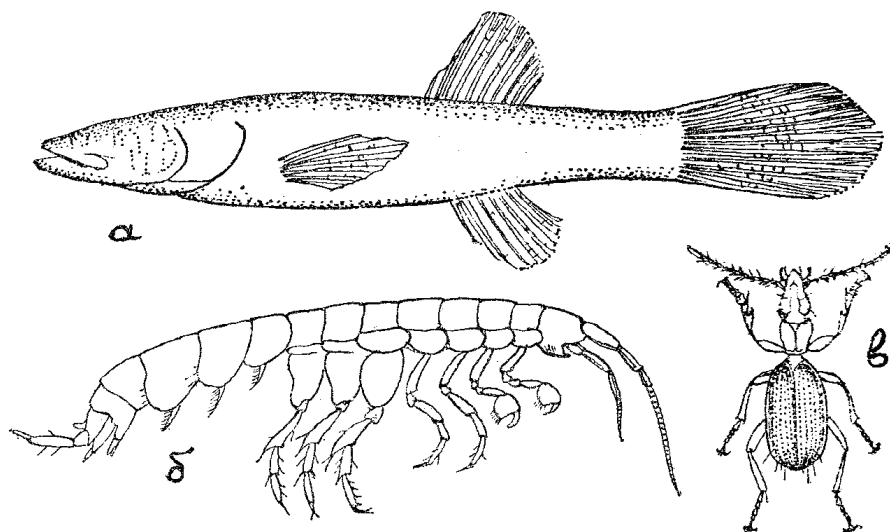


Рис. 9. Пещерные организмы: *a* – амблиопсис, слепая рыба Мамонтовой пещеры в Америке; *б* – слепой рачок-бокоплав нифаргус; *в* – слепой жук анофтальмус

рометания в низовья рек. Но в озерах Ирландии, Шотландии, Англии, Исландии, Скандинавии, Финляндии, в Ладожском, Онежском, в Альпах и в бассейне Байкала голец образует особые озерные формы, ближе исследованные только для озер Ирландии и Шотландии. Палия (так называют гольца на Онеге и Ладоге) – это рыба, любящая холодную воду. Очевидно, она попала в озера в ледниковое время и, будучи изолирована в них, разбилась на ряд форм. В озерах Англии и Шотландии различают 9 видов палии («char»), в озерах Ирландии – 6, причем некоторые озера имеют палий, свойственных только им.

2. Помимо озерной фауны прекрасным примером организмов, резко изменившихся под влиянием изоляции, являются обитатели пещер. В пещерах наблюдается темнота, низкая и однообразная (т.е. не подверженная значительным колебаниям) температура и более или менее высокая влажность. Эти условия существования, однообразные во всем свете, ведут к тому, что у представителей самых разнообразных групп, удалившись в пещеры, мы видим сходные черты организации: окраска белая, то есть пигментировка, обязанная действию света, отсутствует, глаза начаточные (например, у протей) или их совсем нет (рачок нифаргус *Niphargus*), зато органы осязания развиты очень хорошо, органы передвижения и придатки на теле нежные и удлиненные. Обитатели пещер (рис. 9) избегают света, очень чувствительны к изменениям температуры, к движениям той среды, в которой они живут, к переменам в состоянии влажности.

Весьма любопытно, что во многих случаях можно бывает точно установить, от каких наземных родов происходят пещерные. Так, одним из самых замечательных обитателей подземных вод является слепая и живородящая рыба, бесцветная, с прозрачным телом луцифуга *Lucifuga subterranea* из пещерных ручьев острова Кубы, достигающая в длину до 125 миллиметров; она близка к морскому роду бротула (*Brotula*), один вид которого живет в море у Кубы. Другие замечательные пещерные рыбы Северной Америки принадлежат к семейству амблиопсиде *Amblyopsidae*, близкому к так называемым «зубастым карпам» или ципринодонтиде *Cyprinodontidae*, небольшим рыбкам, хорошо известным любителям аквариумов. В семействе амблиопсиде *Amblyopsidae*, заключающем очень небольшое количество видов, можно наблюдать как бы воочию постепенное превращение зрячих обитателей открытых вод в слепых пещерных. В бассейнах Виргинии и Флориды встречается небольшая рыбка из рассматриваемого семейства, хологастер *Chologaster cornutus*, имеющая нормально развитые глаза. Два других вида того же рода, тоже снабженные глазами и окрашенные, водятся уже в пещерах штатов Теннесси и Иллинойс; у одного из них на теле имеются чувствительные ворсинки – образование, характерное для пещерных организмов. Потомком этого рода *Chologaster* и является слепой тифлихтис *Typhlichthys subterraneus*, распространенный в пещерах Индианы, Кентукки, Теннесси, Миссури и Алабамы; тело его прозрачно и покрыто выше-

описанными чувствительными органами, длина всего 5 сантиметров. У молодых тифлихтис *Typhlichthys* глаза развиты нормально и только с возрастом покрываются кожей. Самая известная из пещерных рыб – это слепая амблиопсис *Amblyopsis spelaeus* из Мамонтовой пещеры в штате Кентукки – тоже родственник вышеупомянутого тифлихтис *Typhlichthys*; тело ее бесцветно, прозрачно, покрыто чувствительными ворсинками, длина 12 сантиметров.

В пещерах Пенсильвании живет полуслепой сомик амиурус нигрилабрис (*Amiurus nigrilabris*). Он очень близок к живущему в открытых речках сомику амиурус мелас (*Amiurus melas*). Без сомнения, пещерный сомик произошел сравнительно недавно или от самого амиурус мелас (*Amiurus melas*), или от формы, очень близкой к нему.

В пещерах Карста, в Австрии, встречается 30–40 видов моллюсков из рода зоспеум (*Zospeum*). Являясь сородичем обыкновенного карихиум (*Carychium minimum*), род зоспеум обнаруживает регрессивное развитие глаз. Что карихиум есть родоначальник рода зоспеум, это можно видеть из того, что карихиум тоже ведут подземный (хотя и не пещерный) образ жизни и имеют сходную совершенно бесцветную, прозрачную раковину; помимо того, один вид из пещер северной Испании зоспеум шауфусси (*Zaspeum schaufussi*) весьма близок по своей раковине к роду карихиум, а в американской Мамонтовой пещере есть вид, вообще не отличимый от настоящих карихиум. Итак, карихиум дал в пещерах начало роду зоспеум.

В Мамонтовой пещере есть кузнечик (*Rhaphidiophora cavicola*), отличающийся от своих живущих на свету собратьев лишь слепотой и отсутствием крыльев.

Весьма обильно представлены в пещерах ракообразные. В колодцах, пещерах и на глубинах озер Европы много видов рода нифаргус (*Niphargus*), который, без сомнения, произошел от широко распространенного рода бокоплавов (*Gammarus*). В пресных водах средней Европы встречается бокоплав гоплана (*Goplana*), найденный и у нас близ Варшавы; в горах Татра в колодце найден его слепой родственник борута (*Boruta*). Водяному ослику, пресноводному рачку из изопод, азеллус (*Asellus*) соответствует слепотой и бесцветный азеллус каватикус (*Asellus cavaticus*), живущий в пещерах; в озерах этот последний вид дает начало форме, которая была описана за особый вид, азеллус форели (*Asellus*

foreli). В пещерах восточных Пиренеев встречается слепой скорпион *Belisarius xambeui*, представляющий собой пещерный отпрыск рода евскорпиус (*Euscorpius*), распространенного в средиземноморской области. Таких примеров можно бы привести много, но и сказанного достаточно, чтобы видеть, что пещерная фауна ведет свое начало от живущей на свету.

3. Одним из примеров преграды или барьера, разделяющего две смежные области жизни, являются *перешейки*, и самый примечательный из них – это Панамский. На первый взгляд фауна по обеим сторонам перешейка – тихоокеанской и атлантической – может показаться весьма близкой: почти половина всех родов оказывается общей, а из тихоокеанских родов животных три четверти встречаются и в Вест-Индии. Это сходство в фауне припанамских океанов гораздо больше, чем сходство между населением Средиземного и Красного морей, разделенных Суэцким перешейком; мало того, фауны к востоку и западу от южной оконечности Америки, не разобщенные никаким барьером, разнятся между собой больше, чем фауны по обе стороны Панамы.

Но если мы обратимся к рассмотрению не родового, а видового состава фауны по обе стороны Панамского перешейка, то мы увидим, что сходство не так велико. Из 407 видов рыб тихоокеанской стороны тропической Америки 71 (или 17½ %) встречается также и на атлантической; так как на атлантической стороне перешейка живет около 800 видов, то из общего числа около 1200 видов рыб всего 71, или 6%, являются общими; но кроме того, имеется значительное количество, хотя не тождественных, но близких форм, так что общее количество тождественных и близких форм составит 30–40%.

Очень много близких видов среди иглокожих и кишечнополостных, тождественных же нет. Из десятиногих раков 19 видов общих и свыше 70 оказываются близкими или замещающими. Таким образом, с одной стороны, бросается в глаза общее сходство фауны по обе стороны Панамского перешейка, но с другой стороны, совершенно тождественных форм не так много; в большинстве случаев на тихоокеанской стороне мы наблюдаем формы, уклонившиеся от атлантических, близкие к ним, но не тождественные.

Причина заключается в том, что вплоть до миоценовой эпохи (а может быть, и позднее) в области Панамского перешейка имелось между Атлантическим и Тихим океанами соединение,

допускавшее обмен фаунами. Этим и объясняется общее сходство между населением по ту и другую сторону Панамы. Но со времени уничтожения сообщения, с конца третичного периода, оба океана уже более не соединялись, и за это время фауна у противоположных берегов Панамы успела принять каждая свой особый облик.

4. Изоляция в *горах*. Благодаря особым климатическим условиям и трудности сообщений между отдельными горами и долинами, в горах создается обстановка, весьма благоприятствующая изоляции и образованию новых форм. Одним из лучших примеров расщепления вида благодаря изоляции является жук карабус конколор (*Carabus concolor*) из семейства жукилиц (Carabidae), распространенный в горах средней Европы. По исследованиям Гангльбауера, он образует 8 подвидов, некоторые из коих распадаются в свою очередь на особые формы («нации»), ограниченные определенными географическими областями. Таких наций насчитывают до 13. Некоторым горным массивам свойственны свои нации, например, особая форма живет на Монте-Роза. Все эти формы, без сомнения, произошли от конколор (*Carabus concolor*). Повидимому, этот жук в доледниковое время обитал в Альпах, затем в ледниковое время был вытеснен в свободные от льда долины и на равнину реки По, а затем, по стаянии льда, снова вернулся в горы, распространился по Альпам, Карпатам и другим горам Средней Европы, дав начало, почти на каждой обширной горной группе, особой местной форме.

В Крыму, на Кавказе, в Персии и в Малой Азии водится ящерица, *Lacerta saxicola*, близкая к степной (*Lacerta muralis*). На Кавказе она образует девять подвидов.

После ледникового времени ястребинки (*Hieracium*), манжетки (*Alchemilla*) и лапчатки (*Potentilla*) дали в горах Европы целый ряд видов, близко родственных с долинными формами и частью происшедших от них.

5. Об изоляции на *островах* мы уже говорили выше, по поводу Галапагосских островов.

Одним из самых удивительных примеров видообразования на островах являются мелкие красивые лесные птицы из рода цереба или пишухи-медоссы (*Coccyba*), принадлежащие к семейству, близкому к вьюркам, и распространенные в тропической Америке между 20° с.ш. и 3° ю.ш., включая почти все Вест-Индские острова. Пять видов свойственны материку, один водится и на материке и на острове, а затем почти каждый из

Вест-Индских островов имеет свой вид; всего описано *двадцать* островных видов этого рода *Coccyba* и один подвид.

То же явление, хотя и в меньшей степени, можно подметить и на птицах Корсики и Сардинии. Целый ряд обыкновенных европейских птиц образует на упомянутых островах особые формы (подвиды); ныне таких форм, общих Корсике и Сардинии, известно до двадцати. Но, кроме того, в Корсике есть еще пять ей одной свойственных подвидов альпийского чижа, пишухи, поползня, длиннохвостой синицы и красной куropатки. Все эндемичные корсиканские и сардинские формы птиц отличаются склонностью к более темной окраске, чем какая наблюдается у их материковых родичей, меньшими размерами, а также более короткими крыльями.

Многие виды млекопитающих южной и средней Европы образуют на островах Средиземного моря, в Корсике, Сардинии и на Крите особые подвиды и близкие виды, отличающиеся обычно меньшей величиной, чем материковые. Таков, например, олень Корсики и Сардинии (*Cervus elaphus corsicanus*), дикий кот Сардинии (*Felis sarda*), сардинский заяц (*Lepus mediterraneus*), самый маленький и по окраске самый темный из всех европейских зайцев, корсиканский и сардинский баран (*Ovis musimon*), сардинская свинья (*Sus meridionalis*), маленькая корсиканская и сардинская лисица (*Vulpes ichnusae*). На острове Крите встречаются эндемичные: еж (*Erinaceus nesiotus*), барсук (*Meles arcalus*), куница (*Martes foina bunitis*), дикий кот (*Felis agrus*).

Скорпион, *Euscorpius carpathicus*, распространен в южной Европе, на севере до Нижней Австрии. На островах Средиземного моря он образует близкие виды или подвиды:

E. canestrinii, Сардиния и Корсика;
E. sicanus, Сицилия;
E. candiota, Крит;
E. tauricus, Крым¹².

6. Изоляция в *пустынях*. В пустынях мы встречаем еще более своеобразные условия, чем в горах, на островах или в озерах. Малое количество атмосферных осадков, большая сухость воздуха и грунта, недостаток воды, сильное испарение, малая облачность, значительное прогревание днем и большое охлаждение ночью, такие же контрасты между температурой лета и зимы, от-

¹² Фауна Крыма (как и Пиренейского полуострова) носит островной характер.

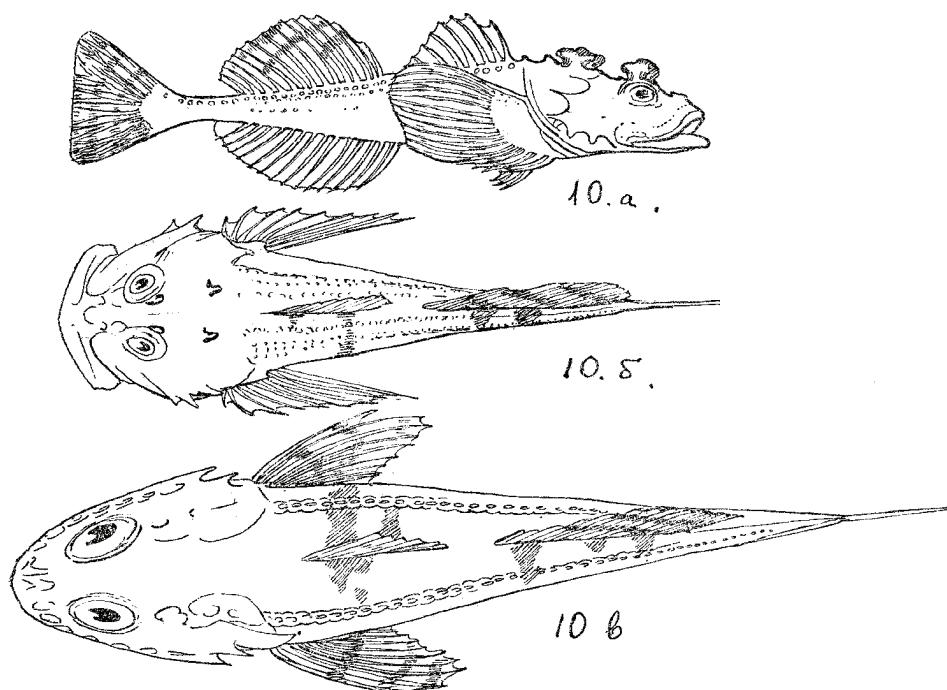


Рис. 10. Четырехрогий бычок: а – в море; б – ладожский; в – онежский

сутствие или скудность растительного покрова, никогда не покрывающего земли сплошным ковром, бедность почв гумусом – таковы главные условия существования пустынных организмов. Здесь растениям и животным приходится бороться, главным образом, с недостатком влаги, и в результате мы находим в пустынях чрезвычайно своеобразные сухолюбивые (ксерофильные) формы.

Для примера приведем население песчаных пустынь *Туркестана*. Флора и фауна отличается здесь большой оригинальностью и сильно развитым эндемизмом. Мы встречаем в песках своеобразные заросли саксаула (*Haloxylon*), представляющего из себя не то дерево, не то кустарник; весьма распространены кустарники: джужгу (*Calligonum*), песчаная акация (*Ammodendron*), черкез (*Caroxylon arborescens*), многочисленные астрагалы и др. Из животных тут водятся желтый и тонкопалый суслики, песчанки, песчаный хомяк, тушканчики, саксаульная сойка (*Podoces*

panderi), ящерицы-круглоголовки, сцинки, скорпионы, фаланги; вся эта фауна представлена эндемичными для пустынь формами. В песках Туркестана мы находим целый ряд оригинальных эндемичных жуков: тараканообразных бескрылых жужелиц из рода дископтера (*Discoptera*), пластинчатоусых жуков евтиктус (*Eutyctus*), саксаульного дровосека (*Turcmenigena*), своеобразных бескрылых листогрызцов (*Nyctiphantus*), многочисленных эндемичных чернотелок (*Tenebrionidae*).

При перечислении новых форм, образовавшихся благодаря изоляции на островах, в горах или в озерах, мы по большей части без труда могли указать те родоначальные формы, которые дали им начало. Не то для пустынь. Флора и фауна пустынь до того своеобразна, что для значительной части их родов трудно указать материнские формы. Это говорит: 1) за большое своеобразие условий пустынной жизни, 2) за сравнительную древность населения пустынь.

5. Изменение видов под влиянием изменения окружающей среды во времени

Выше мы уже говорили, что географическая среда меняется не только в пространстве, но и во времени. В результате геологической смены ландшафтов и организмы претерпевают видоизменения. Особенно поучительны те явления, ко-

торые сравнительно недавно, частью на глазах человека, разыгрывались в области Балтийского моря.

В Северном Ледовитом океане, у берегов Европы, Азии и Америки водится оригинальная

рыба, четырехрогий бычок (*Cottus*, или *Myoxocephalus quadricornis*) (рис. 10а), родственный нашему обыкновенному пресноводному подкаменщику (*Cottus gobio*). Четырехрогий бычок, как показывает его название, характеризуется двумя парами костяных бугров за глазами; длина его 250–300 миллиметров, редко 325 миллиметров. Весьма замечательно, что рыба эта, отсутствуя у западных берегов Скандинавии, в Немецком море и в западной части Балтийского, вновь появляется в Балтийском море к северу от Готланды, особенно часто встречается в Финском и Ботническом заливах (рис. 11). Иногда она, особенно мелкие экземпляры, заходят в реки. Еще более любопытно, что в озерах Швеции, Веттер и Венер, затем в Онежском озере, по-видимому, в некоторых озерах Финляндии и, наконец, в Великих озерах Северной Америки встречается оседлая, никогда не уходящая в море форма реликтус (*M. quadricornis m. relictus*) (рис. 10в), очень близкая к четырехроговому бычку, но отличающаяся слабым развитием бугров или полным их отсутствием, малым ростом и еще некоторыми признаками. В озере Мелар (у Стокгольма) и в Ладожском водится четырехрогий бычок по своим признакам промежуточный между типичным, балтийским и формой реликтус *relictus* (рис. 10б).

Как показывает геология и палеонтология, судьбы четырехрогого бычка на севере Европы были таковы. В конце ледникового времени на месте нынешнего Балтийского моря находилось море, которое по жившему в нем моллюску йольдия (*Yoldia arctica*) называется *Йольдиевым*. В йольдиево время область Балтийского моря соединялась с Белым морем через посредство озер Онежского и Ладожского, а с Скагерраком – через озера южной Швеции. С течением времени связь с морями прекратилась, и область Балтийского моря превратилась в пресное, так называемое *Анциловое озеро* (по населявшему его моллюску анцилус (*Ancylus fluviatilis*); затем соединение с океаном снова возобновилось, и на месте современного Балтийского моря образовалось солоноватое *Литоринное море* (по моллюску литорина, *Litorina litorea*), которое захватило область озер Мелар и Ладожского, но не распространялось до озер Венер, Веттер и Онежского. Из Литоринного моря, путем некоторого опреснения, получилось, наконец, современное *Балтийское море*.

В йольдиево время в соленом Балтийском море жил типичный морской четырехрогий бычок.

В анциловое время он, под влиянием пресной воды, превратился в озерную, пресноводную форму реликтус (*relictus*), которая до сих пор сохраняется в озерах Венер, Веттер и Онежском, представляя собою реликт анцилового времени. Эта форма найдена и в отложениях анцилового времени к западу от Упсалы. В литоринное время реликтовая озерная форма, под влиянием осолонения, снова превратилась в типичную морскую форму. Но в озерах Мелар и Ладожском до сих пор живет остаток литоринного моря, вышеуказанная промежуточная форма, не успевшая еще превратиться в озерную форму реликтус (*relictus*) в Ладоге в виду краткости срока, протекшего со времени прекращения литоринного моря, а в Меларе – еще и вследствие сохранения, хотя и слабой солености.

Этот пример ясно показывает нам превращение одних форм в другие под прямым влиянием изменения внешних условий.

В том же Балтийском море имеется еще ряд организмов, распространение и история коих аналогичны тому, что нам известно относительно четырехрогого бычка. В Ботническом и Финском заливе встречается мелкий рачок из веслоногих (Copepoda) лимнокаланус гримальдии (*Limnocalanus grimaldii*). В южной части Балтийского моря и в Каттегате он попадает изредка, а в Немецком море и у берегов Норвегии и совсем не водится. Далее он распространен в Северном Ледовитом океане у берегов Европы, Азии и Гренландии. Весьма замечательно, что водится он и в Каспийском море (рис. 12). В пресных озерах Швеции, Норвегии, Финляндии, в Неве, в Ладожском озере и в Великих озерах Северной Америки встречается мелкая пресноводная форма, которая раньше описывалась, как особый вид лимнокаланус (*Limnocalanus macrurus*), отличающийся от морского лимнокаланус гримальдии (*L. grimaldii*) формой головы, меньшей величиной и другими признаками. Но С. Экман показал, что лимнокаламус макрурус (*L. macrurus*) связан рядом совершенно постепенных переходов с лимнокаламус гримальдии (*L. grimaldii*) подобно тому, как онежский четырехрогий бычок связан переходной ладожской формой с балтийским. Не может быть никакого сомнения в том, что пресноводный лимнокаламус макрурус (*L. macrurus*) произошел от морского лимнокаламус гримальдии (*L. grimaldii*). В тех частях Балтийского моря, где вода содержит мало солей, лимнокаламус гримальдии (*L. grimaldii*) приближается к пресноводному лимнока-

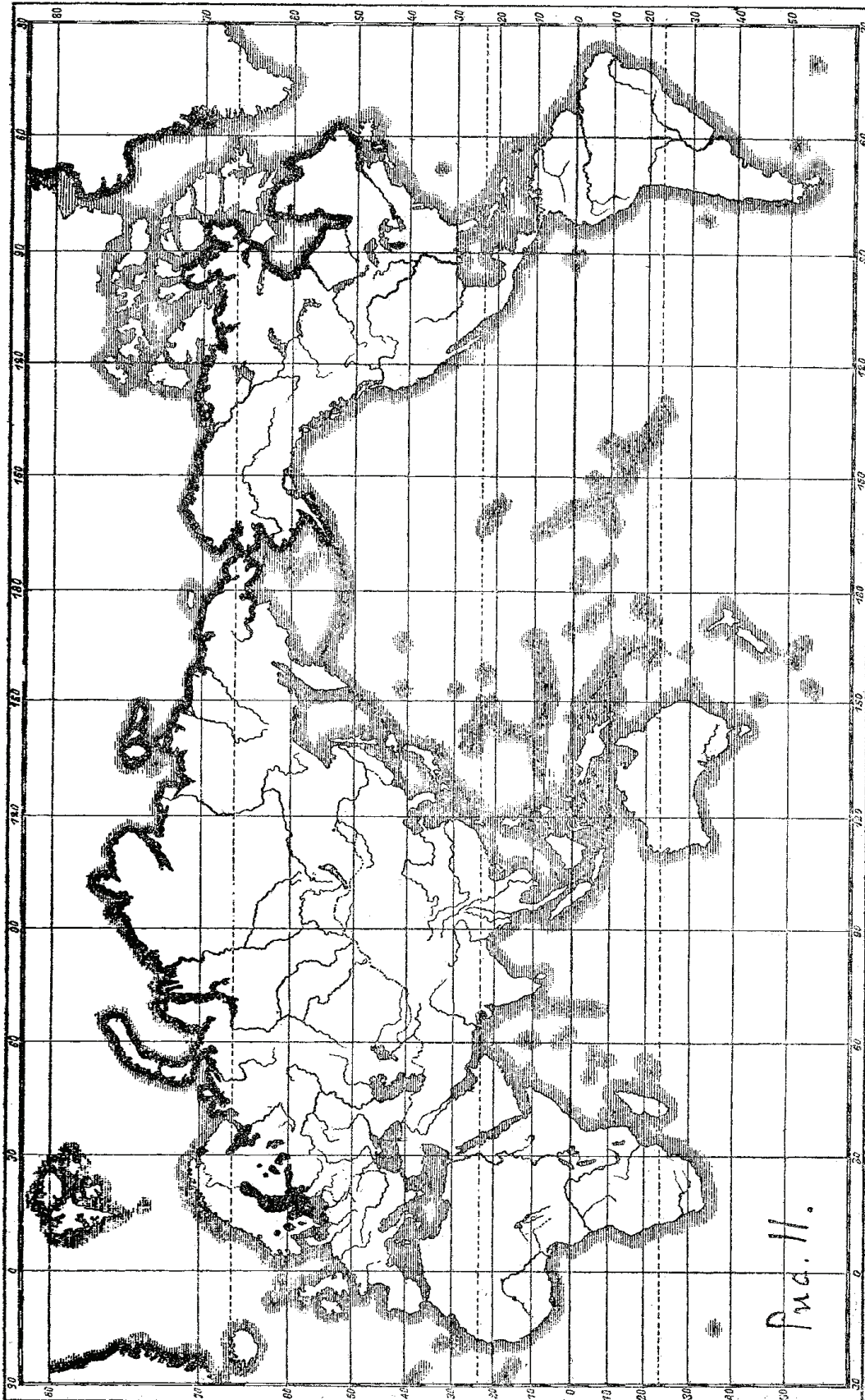


Рис. 11. Карта, на которой распространение четырехрогаго бычка указано жирной черной линией и черной заливкой

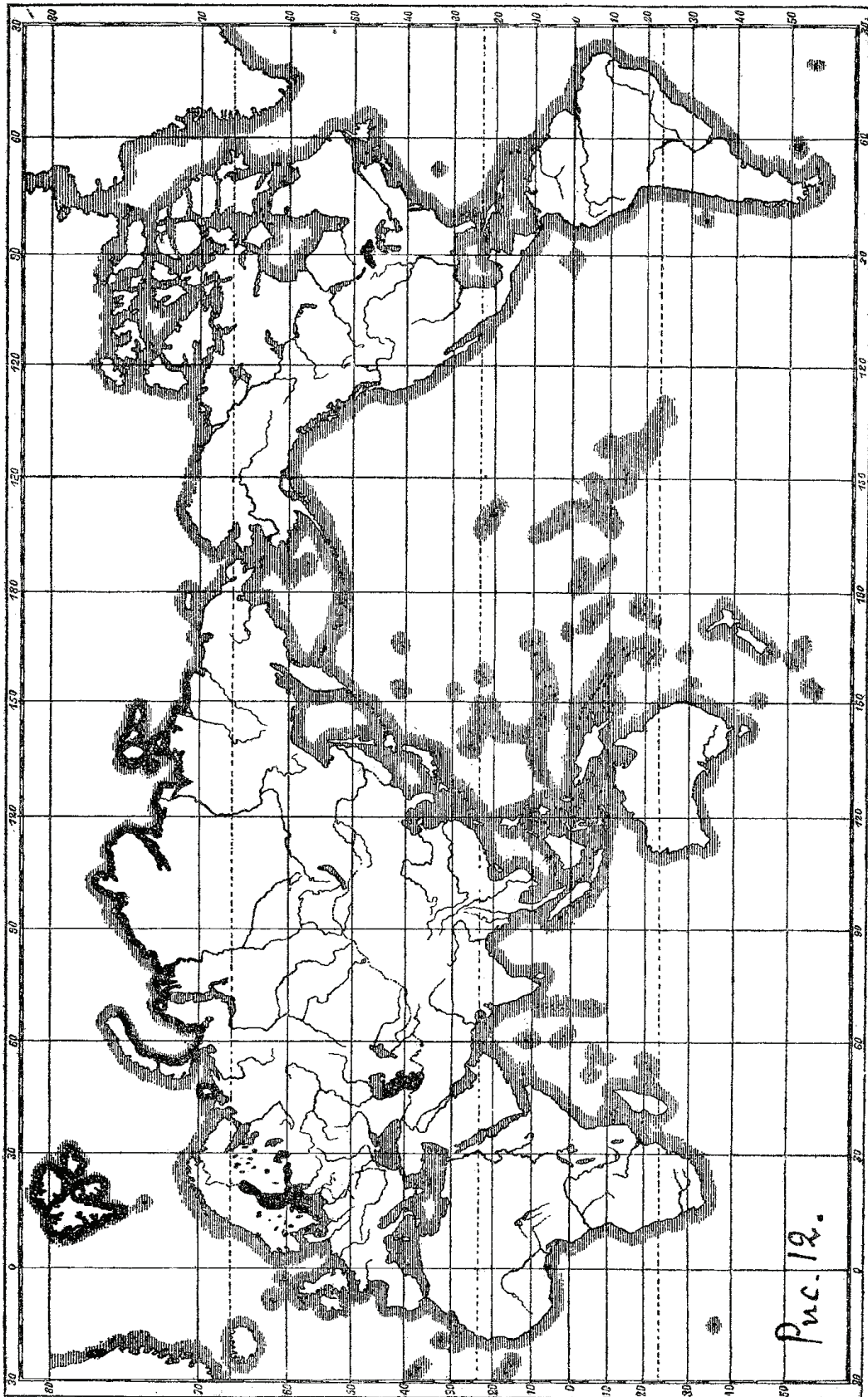


Рис. 12. Карта, на которой распространение рачка лимнокаланус указано жирной черной линией и черной заливкой

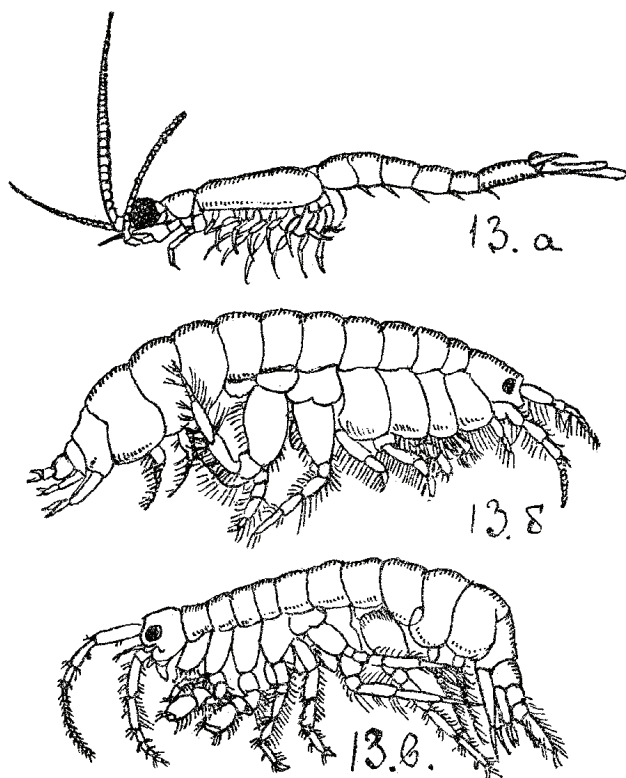


Рис. 13. Морские организмы, приспособившиеся к жизни в пресной воде: *а* – мизида; *б* и *в* – рачки-бокоплавы

ламус макрурус (*L. macrurus*). Уклонение озерной формы от морской не является результатом одного лишь пребывания в пресной воде: здесь нужно принять еще во внимание такой весьма важный фактор, как время: чем больше времени прошло с тех пор, как водоем, служащий местобитанием нашему рачку, отделился от моря и опреснился, тем уклонение от типичного лимнокаламус гримальдии (*L. grimaldii*) больше. На Колгуеве есть пресное озеро Песчаное, которое лишь недавно отделилось от моря, и вот мы видим, что живущий там лимнокаланус (*Limnocalanus*) еще не успел превратиться в пресноводную форму, обнаруживая признаки типичного морского лимнокаламус гримальдии (*L. grimaldii*). В озере Мелар, которое, подобно Ладожскому, сравнительно недавно отделилось от Балтийского моря, живет лимнокаланус (*Limnocalanus*), сравнительно очень мало уклонившийся от того же типичного морского гримальдии (*L. grimaldii*), факт совершенно аналогичный тому, что мы знаем относительно четырехрогих бычков. Таким образом, большое значение имеет и *продолжительность* пребывания в пресной воде.

Лимпокаланус гримальдии (*L. grimaldii*) есть реликт йольдиева времени: он неспособен ни к активным, ни к пассивным миграциям и в Швеции не встречается ни в одном из озер, лежащих выше бывшей морской границы. В послейольдиево время он не мог проникнуть в Балтийское море. В Анциловом море он должен был превратиться в форму макрурус (*macrurus*), а в Литориновом и современном море снова вернуться к состоянию гримальдии (*L. grimaldii*), хотя и не к совсем крайнему уклонению.

Весьма любопытно было бы знать, сколько времени требуется на подобное превращение вида. Оказывается, и на этот вопрос в отношении лимнокаланус (*Limnocalanus*) можно ответить. По новейшим исследованиям Де-Геера (1912), ледниковый покров освободил южные части Норвегии, Швеции (оз. Венер) и Финляндии (Ганге) около 9000 лет тому назад. Следовательно, на выработку вышеуказанных изменений лимнокалануса потребовалось, во всяком случае, не более 9000 лет. Так как лимнокаланус размножается раз в год, то значит, нужно было около 9000 поколений.

Четырехрогий бычок и лимнокаланус – не единственные животные Балтийского моря, обнаруживающие столь любопытные факты изменчивости. В северной части Балтийского моря, в заливах Ботническом, Финском, живет рачок из отряда расщепленоногих, мизида, мизис окулята (*Mysis oculata*) (рис. 13а). Отсутствуя, как и вышерассмотренные формы, по западному берегу Скандинавии, она появляется снова на Мурмане, в Белом и в Карском морях, у берегов Исландии, Шпицбергена, Гренландии и Лабрадора (рис. 14). В пресных водах Швеции, Финляндии, в Ладожском и Онежском озерах, в некоторых озерах Северной Германии, в Ирландии, наконец, в Великих озерах Северной Америки встречается близкая форма, которую ранее описывали как особый вид реликта (*Mysis relicta*), отличающийся от морской окулята (*M. oculata*) меньшей величиной и более слабым вооружением. Вообще, взрослые мизис реликта (*M. relicta*) напоминают собою молодых окулята (*M. oculata*). Новейшими исследованиями обнаружено, что наша пресноводная мизида связана рядом постепенных переходов морской: балтийская форма занимает промежуточное положение между типичной ледовитоморской и пресноводной. В Каспийском море водится мизис каспия (*Mysis caspia*), тоже несомненно отщепившаяся от мизис окулята (*Mysis oculata*).

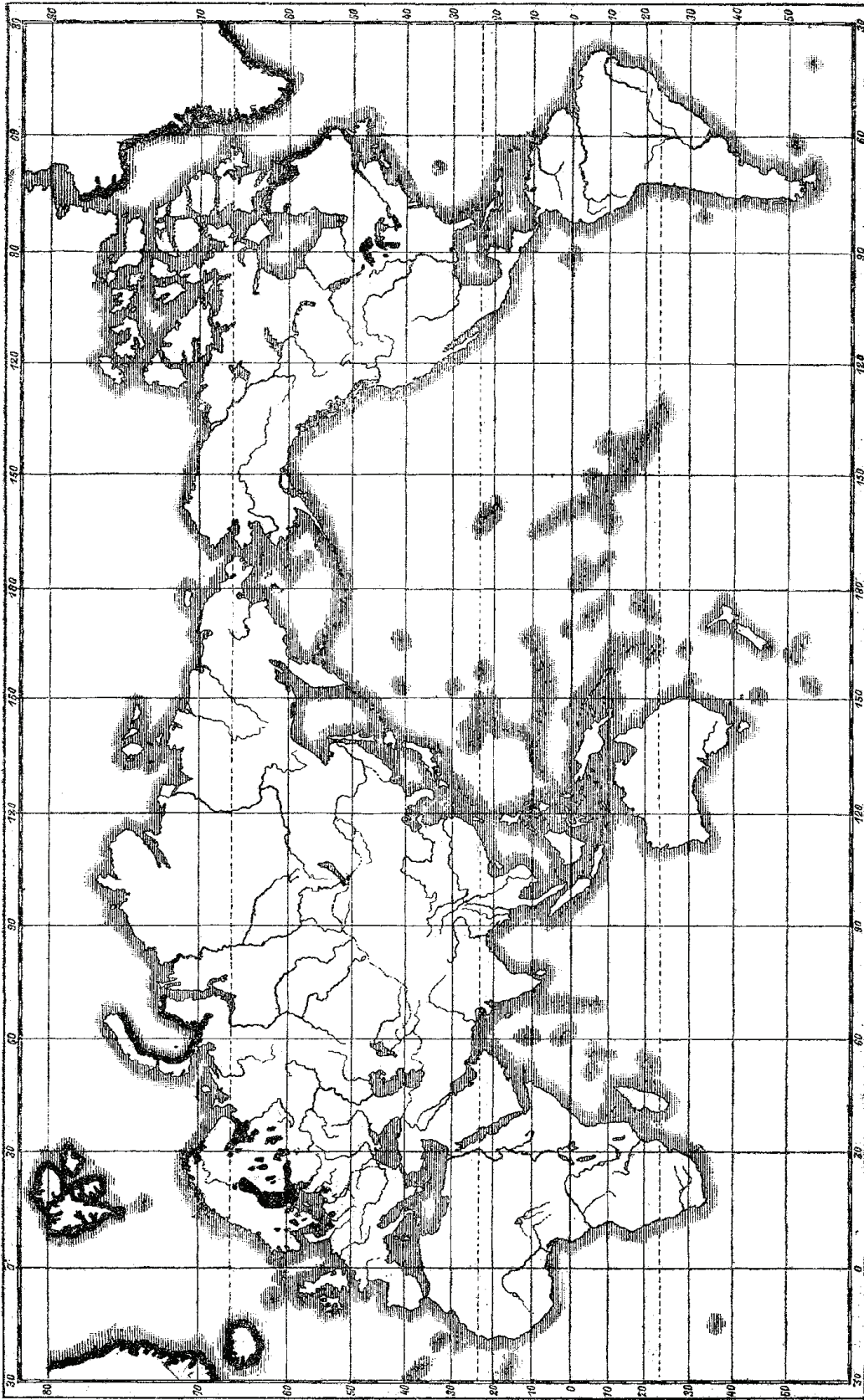


Рис. 14. Карта, на которой распространение рачка мизис окулята (*Mysis osculata*) указано черной жирной линией и черной заливкой

6. Прерывистое распространение и эволюция

Весьма нередки случаи, когда распространение данного организма является не сплошным, а прерывистым. Еще чаще бывает, что два вида одного и того же рода или два близких рода разъединены в своем распространении весьма значительным промежутком. Для объяснения этого самым естественным является предположение, что один и тот же вид, на двух противоположных концах своего местообитания, видоизменился, дав начало двум разным формам. Примером может служить, например, дуб; к востоку дуб кверкус педункулята (*Quercus pedunculata*) не переходит через Уральский хребет, его нет во всей Сибири; однако в бассейне Амура это дерево снова появляется и именно в форме монгольского дуба (*Quercus mongolica*), близкого к европейскому (*Q. pedunculata*). Спутником дуба является лещина (*Corylus avellana*), отсутствующая в Сибири, но появляющаяся на Аргуни и в Маньчжурии в виде близкой формы гетерофилла (*Corylus heterophylla*). Последняя чрезвычайно близка к американской лещине *C. americana*, распространенной в восточных (атлантических) штатах Северной Америки. Замечательно, что в ископаемом состоянии лещина, очень близкая к европейской, найдена в верхнетретичных отложениях Алтая. Это обстоятельство позволяет нам разгадать загадку прерывистого распространения: очевидно, лещина не была создана независимо одна от другой на двух концах прежнего европейско-азиатско-американского материка, а была некогда распространена от берегов Атлантического океана через всю Европу вплоть до азиатских берегов Тихого океана; впоследствии, по тем или иным причинам, в центральной части, именно в Сибири, она вымерла, сохранившись в Америке, Европе и на дальнем востоке, причем в Азии и Америке она дифференцировалась в две различные, хотя и родственные формы. Таким путем данные географического распространения, подкрепляемые данными палеонтологическими, доставляют доказательство теории эволюции.

Ввиду большого интереса, представляемого прерывистым распространением, приведем еще несколько примеров. Граб (*Carpinus grandis*) растет в Европе, отсутствует в Сибири, а затем в форме кордата (*C. cordata*) появляется в южной Маньчжурии, Корее, Японии и в южном Китае; остатки граба бетулоидес (*C. betuloides*) известны из плиоценовых отложений Алтая. Весьма любопытно распространение липы, *Tilia cordata*: она растет в Европе, островками попадает в

Западной Сибири, а затем мы опять находим липу тилиа амурензис (*Tilia amurensis*) на Амуре и на Уссури. Тис (*Taxus baccata*) распространен в Европе, в Северной Америке, на Кавказе, в Гималаях, а затем подвиды тиса мы встречаем на Амуре, Уссури, Сахалине, в Японии и Канаде. Подобного рода прерывистое распространение показывают еще ольха, рододендрон, сирень, жимолость, крушина, бересклет, виноград, лотос.

Дадим теперь несколько примеров раздельного существования животных. Известно пять ныне живущих видов тапиров; из них четыре водятся в южной и центральной Америке, пятый же – в Индокитае, на Малайском полуострове и на Суматре. При этом замечательно, что азиатский тапир (*Tapirus indicus*) по своей организации более родственен одному американскому виду, чем американские виды по отношению друг к другу. Такое удивительное явление станет понятным, если принять, что азиатский тапир произошел от американского или наоборот и что, вообще, тапиры имели некогда сплошную область распространения в Старом и Новом Свете. И, действительно, палеонтология подтверждает это: тапиры некогда пользовались широким распространением на земле; остатки настоящего тапира – и притом близко родственного ныне живущему азиатскому – нередки, например, в плиоцене Франции, известны также из четвертичных отложений южного Китая и Северной Америки. Некогда тапиры были широко распространены и в северном полушарии, остатки их эмигрировали на юг: до Малайского архипелага в Азии и Парагвая в Америке.

Бизоны в настоящее время распространены в Северной Америке (*Bison americanus*) и в Старом Свете (зубр, *B. bonasus*, в двух местах: в Беловежской пуще Гродненской губернии и в западной части Северного Кавказа, в горах Кубанской области)¹³.

Палеонтология показывает, что родичем бизона и зубра был ископаемый бизон (*Bison priscus*), остатки коего найдены во всей Западной Европе, в Малой Азии, Европейской России от Вологодской до Бессарабской и Астраханской губерний, в Сибири от Новосибирских островов до Троицкосавска и в Северной Америке, в лед-

¹³ Кавказский зубр представляет некоторые отличия от беловежского: он несколько меньше ростом, имеет более тонкие ноги, менее развитой волосяной покров и пр. и выделяется теперь в особый подвид (*B. bonasus caucasicus*).

никовых и межледниковых отложениях, местами же в верхнеплиоценовых отложениях. Самым естественным является предположение, что ископаемый бизон (*Bison priscus*) дал начало в Америке бизону, в Европе зубру, а от последнего ведет начало кавказский зубр.

Голубая сорока (*Cyanopica cyanus*) свойственна восточной Азии, Амуру, Корее, Северной Японии, Китаю; в Сибири и в большей части Европы ее нет, но она снова появляется на крайнем западе Европы, в Испании, в виде очень близкой формы.

Зеленая лягушка (*Rana esculenta*) водится в Европе, в северо-западной Африке, на Кавказе, в Малой Азии, Персии и Туркестане, отсутствует в Сибири и снова появляется (в качестве подвида) нигромакулята (*nigromaculata*) в бассейне Амура, в Корее, Японии, Китае, и Сиаме.

Среди рыб можно привести много примеров прерывистого распространения.

Небольшая рыбка умбра (*Umbra umbra*), пред-

ставитель особого семейства, довольно близкого к щукам, водится в бассейнах Дуная и Днестра (между прочим, и в Бессарабии); род *Umbra* включает еще один вид умбра лимы (*U. limi*; «ильная рыба»), распространенный в восточных штатах Северной Америки.

Целый ряд форм встречается в южной России, на Кавказе и в Туркестане, а затем после значительного промежутка в бассейне Амура и вообще в Восточной Азии. Сюда относятся, например, белуга (*Huso huso*) Каспийского и Черного морей, представленная в Амуре близким видом, калугой (*H. dauricus*), и отсутствующая в промежуточных областях; вообще в роде *Huso* всего два вышеупомянутых вида.

Европейский вьюн (*Misgurnus fossilis*), которого недостает в Сибири, снова появляется на Дальнем Востоке в форме подвида и т.д.

Все эти случаи раздельного существования видов становятся понятными только с точки зрения эволюции.

Литература

- Берг Л. Рыбы бассейна Амура // Зап. АН по физ.-мат. отд. (8). – 1909. – Т. XXIV. – № 9 (о раздельном существовании видов).
- Берг Л. Фауна Байкала и ее происхождение // Биол. журн. – 1910. – Т. I.
- Берг Л. Фауна России. Рыбы. Т. III, в. 2. – 1914. – С. 368.
- Берг Л. О распространении рыбы *Myoxocephalus quadricornis* из сем. Cottidae и о связанных с этим вопросах // Изв. АН. – 1916. – С. 1343–1360.
- Берг Л. Рыбы пресных вод Российской Империи. – М., 1916.
- Бялыницкий-Бируля А. Фауна России. Паукообразные. I, вып. I (скорпионы). – 1917. – С. 168–169, 215.
- Дарвин Ч. Путешествие вокруг света на корабле Бигль. – СПб., 1871.
- Дарвин Ч. Сочинения. Т. I (Автобиография, «Происхождение видов»). – М., 1907.
- Кобельт В. Географическое распределение животных / Пер. В.Л. Бианки. – СПб., 1903.
- Комаров В.Л. Флора Манчжурии. Часть I // Тр. СПб. Бот. сада. – Т. XX, 1901; часть II, там же, т. XXII, 1903.
- Морозов Г. Смена пород // Лесной журн. – 1913.
- Пачоский И.К. Основные черты развития флоры юго-западной России // Зап. Новоросс общ. ест. – 1910. – Т. XXXIV, приложение.
- Boas Fr. Changes in bodily form of descendants of immigrants. – Washington, 1911. – P. XII+573. (Reports of the Immigration Commission. Vol. 38.)
- Ekman Sv. Studien über die marinen Relikte der nord-europäischen Binnengewässer // Intern. Revue, der gesam. Hydrobiol. – 1913. – Bd. VI. – S. 335–371.
- Fatio V. Poissons de la Suisse. II. – 1890 (сиги).
- Ganglbauer L. Artenumfang in der Orinocarabus-Gruppe // Verh. zool.-bot. Gesell. Wien. – 1901. – Bd. LI. – S. 791–798.
- Jordan D.S. Guide to the study of fishes. – N.Y., 1905.
- Jourdain Fr. C Notes on the ornithology of Corsica // Ibis (9). – 1912. – Vol. VI. – P. 330–331.
- Kobelt W. Studien zur Zoogeographie. – Wiesbaden, 1897–1898.
- Lowe Percy R. Observations on the genus *Coereba* together with an annotated list of species // Ibis. – 1912. – Vol. VI. – P. 489–528.
- Lydekker R. A geographical history of mammals. – Cambridge, 1896.
- Miller G. Catalogue of the mammals of Western Europe. – L., 1912.
- Ortmann A.E. Grundzüge der marinen Tiergeographie. – Jena, 1896.
- Racovitza E.G. Essai sur les problèmes biospéologiques // Arch. zool. exper. (4). – 1907. – Vol. VI. – P. 371–488.
- Ridgway R. Birds of the Galapagos Archipelago // Proc. U.S. Nat. Mus. – 1897. – Vol. XIX. – P. 459–670.
- Robinson B.L. Flora of the Galapagos Islands // Proc. Amer. Acad. Arts and Sci. – 1902. – Vol. XXXVIII. – P. 77–270.
- Schmidt J. Meddel. Komm. Havundersög., Fiskeri, Köbenhavn. – 1914. – IV, № 7 (об угре).
- Snodgrass R., Heller E. Birds. Papers from the Hopkins Stanford Galapagos Expedition 1898–1899 // Proc. Washington Acad. Sci. – 1904. – Vol. V. – P. 231–372.