

УДК 575.8

ДЭВИД ЛЭК: ДВЕ ВЕРСИИ ВИДООБРАЗОВАНИЯ, ИЛИ ОТ НЕЙТРАЛИЗМА К АДАПТАЦИОНИЗМУ

© 2014 г. Я.М. Галл

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники
им. С.И. Вавилова РАН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: Yasha@GJ7549.spb.edu

Поступила в редакцию 3 марта 2014 г. Принята к публикации 13 августа 2014 г.

В статье рассмотрено формирование двух ведущих концепций видообразования, созданных британским орнитологом и экологом Дэвидом Лэком (1910–1973) в 40-е гг. XX столетия. Показано, какими путями Лэк почти одновременно создал две совершенно разные версии видообразования. Особенное внимание уделено анализу эволюционных идей в книге Лэка «Дарвиновы выюрки». Представлена система доказательств, что Лэк явился не просто создателем современной эволюционной экологии, но, без сомнений, принадлежит к основоположникам эволюционного синтеза.

Ключевые слова: вид, географическое видообразование, эколого-географическое видообразование, Дэвид Лэк, Эрнст Майр, Георгий Францевич Гаузе, Александр Николаевич Формозов.

Нет какого-либо доказательства того, что на каком-либо острове формы *Geospizinae* обладают различиями, которые имеют адаптивное значение.

(Lack, 1945a. P. 117) (пер. Я.Г.).

Моя точка зрения сейчас полностью изменилась, я со всей силой оценил принцип Гаузе – два вида со сходной экологией не могут жить в одном регионе.

(Lack, 1947. P. 62) (пер. Я.Г.).

Дэвид Лэк (1910–1973) по праву является крупнейшим биологом-эволюционистом. Его еще называют отцом эволюционной экологии, применившим эволюционный синтез к полевой экологии. Но такое определение понижает вклад Лэка в эволюционный синтез. Его книга 1947 г. «Дарвиновы выюрки» (Lack, 1947) сыграла огромную роль в формировании эволюционного синтеза, но удивительно то, что никто из создателей эволюционного синтеза не упомянул имя Лэка. Лэк самым реальным образом осуществил синтез генетики, экологии и теории естественного отбора. Но самое главное состоит в том, что синтез Лэка был осуществлен не на уровне микроэволюции, а в процессе изучения видообразования. Национальная Академия наук США создала специальный демонстрационный

зал, где изображен весь процесс видообразования у выюрков Галапагоса, по модели Лэка. Лэк изучал видообразование у эндемичной группы непевчих воробьиных птиц Галапагосских островов. И его исследования до сих пор служат лучшим доказательством видообразования в природе.

Лэк – автор многих замечательных трудов по орнитологии, экологии и эволюционной теории. В годы второй мировой войны он входил в группу по испытаниям радара, и именно этот опыт помог ему создать радарную орнитологию.

Жизненный путь Лэка можно проследить по ряду публикаций (Thorpe, 1974; Anderson, 2013). В зоологической библиотеке Оксфордского университета хранится рукопись Лэка объемом 26 страниц, на которых он кратко изложил свою

творческую жизнь. В рамках статьи освещается лишь небольшой отрезок многогранной деятельности Лэка, но этот период, быть может, самый важный в научной жизни ученого.

ВЗГЛЯДЫ НА ВИДООБРАЗОВАНИЕ В XX в.

В 1982 г. Э. Майр очень точно охарактеризовал современную концепцию вида, акцентируя внимание не только на генетических аспектах видообразования, но и на экологии вида и видообразования (Mayr, 1982. Р. 274–275) и широко оценил исследования Лэка: «Дэвид Лэк был человеком, который внес наибольший вклад в понимание экологического значения вида (Lack, 1944, 1947). *Интересно сравнить его эволюционную интерпретацию размера клюва у различных видов вьюрков Галапагоса* (пер. и курсив Я.Г.). В ранней статье (1945 г., написанной около 1940 г.) он интерпретировал размер клюва как специфический видовой сигнал, т. е. как изолирующий механизм. В более поздней книге Д. Лэк интерпретировал размер клюва как адаптацию к специфической видовой трофической нише, и именно эта интерпретация подтверждается многими исследованиями. Репродуктивная изоляция и нишевая специализация (конкурентное исключение) являются, таким образом, просто двумя сторонами одной монеты, или единого процесса видообразования. И лишь в одном случае, когда репродуктивная изоляция не может быть использована в качестве критерия вида, а именно в случае асексуальных форм, критерий создания экологической ниши приобретает самостоятельное или единственное значение» (Mayr, 1982. Р. 274–275) (пер. Я.Г.).

Майр ясно показал, как произошел синтез концепции репродуктивных изолирующих механизмов и концепции экологической ниши и кто осуществил этот синтез. Но каким образом все это произошло и какое место закон Гаузе занял в этом новом синтезе? Из каких личных наблюдений и литературных источников выросла двухступенчатая модель видообразования Лэка? Не менее важный вопрос состоит в том, как Д. Лэк сумел организовать экспедицию на Галапагос, ведь это требовало немалых денег.

Концепция географического видообразования стала особенно популярной и даже

доминирующей после публикации трудов Ф. Добржанского и особенно Э. Майра.

Книга Ф. Добржанского 1937 г. сыграла исключительную роль в развитии эволюционной теории и генетики. Но ни одна из работ по теоретической и экспериментальной экологии популяций не цитируется в книге. Наряду с естественным отбором он отметил важную роль генотипического дрейфа в дифференциации так называемых микрогеографических рас. Он писал, что случайные изменения генных частот являются наиболее вероятным источником в образовании микрогеографических рас (Dobzhansky, 1937. Р. 148). Микрогеографические расы часто представляют собой малые изолированные популяции, обитающие на островах тропиков. Это позволяло натуралистам и генетикам популяций широко использовать генотипический дрейф при изучении причин формирования таких рас и новых видов.

В книге «Систематика и происхождение видов» Э. Майра (Mayr, 1942) была развита современная концепция географического видообразования. Суть концепции состоит в следующем: если дочерние популяции находятся в условиях полной географической изоляции, то между ними прекращается поток генов. Популяции адаптируются под действием естественного отбора или изменяются под действием генотипического дрейфа к новым экологическим условиям и приобретают различия в морфологии, физиологии и репродукции. Репродуктивные изолирующие механизмы формируются случайно и побочно как результат различий, которые популяции приобрели в условиях географической изоляции. Если же популяции приходят в контакт или образуют зону перекрывания ареалов, то никаких процессов не происходит. Исследователь просто получил контрольную ситуацию и может уверенно утверждать, что изолированные популяции достигли ранга видов. В этом суть географической модели видообразования. Правда, еще не было прямых доказательств географического видообразования, основанного на генетике и эволюционном синтезе. Но логика, основанная на популяционном подходе и теориях естественного отбора и генотипического дрейфа, убедила многих натуралистов и генетиков в широком распространении в природе такого

способа образования видов. Так выглядели взгляды на видообразование в эволюционной теории и генетике перед экспедицией Лэка на Галапагос.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ. ЗАМЕТКИ К БИОГРАФИИ

Что же за человек был Дэвид Лэк, сумевший совершить блистательную экспедицию на Галапагос, а главное, получить результаты исследований, которые легли в основу принципиально важных воззрений на видообразование, пожалуй, в самой трудной области эволюционной теории?

Дэвид Лэк был самым старшим из четырех детей Харри Лэмберт Лэка. «Lack» в Восточной Англии пишется как «Lock». Родственники Харри Лэка с двух сторон были арендными фермерами и жили очень скромно в Норфолке, но Харри имел хирургическую практику при лондонском госпитале. В детстве он проявлял интерес к птицам, но этот интерес быстро прошел. Так что интерес Дэвида, скорее всего, возник независимо. Отец Дэвида женился, когда ему было уже более 40 лет. Жена, Кэтлин Райнд, была дочерью Макнейла Райнда, служившего в Индии. Она также жила на очень скромные средства. Ее отец по происхождению был шотландец, но отец ее матери был ирландцем, а ее бабушка в замужестве была за греком.

До его 15 лет семья жила в многонаселенном доме в Дэвоншире, части Лондона. Отец работал практически весь день и имел несколько каникулярных дней, поэтому Дэвид проводил с отцом мало времени. С матерью он также мало общался, так как та была занята работой. Дети чаще общались с сестрой матери, которая не была замужем, она была профессиональной певицей. Она и две овдовевшие бабушки собирали детей на длительные каникулы (в период с 1920 г. по 1928 г.) в прекрасном доме 17-го столетия с 4 акрами сада в районе Кента, где Дэвид изучал своих любимых птиц. Но его любовь к птицам началась, когда ему исполнилось 9 лет.

После подготовительных школ Лондона Дэвид в возрасте 14 лет поступил в самую либеральную школу Норфолка. В Норфолке его интерес к птицам становится доминантным, все каникулы и свободные часы в школе он проводил

за наблюдениями птиц, и его орнитологический интерес быстро прогрессировал. Уже в школе он провел оригинальные исследования по обыкновенному козодю. Молодой Лэк установил, что у козодоя не один, как это было написано в книгах, а два выводка. После окончания школы он подготовил свою первую статью в «British Birds» на эту тему (Lack, 1930). Он решил, что должен быть зоологом, хотя авторитетные люди ему говорили, что невозможно сделать карьеру в орнитологии без экспедиций.

Дэвид очень рано начал думать об эволюции птиц, прочитав в 15-летнем возрасте популярную книгу Уильяма Пайкрафта. Другие же аспекты естественной истории интересовали его мало. В 18-летнем возрасте на него сильное впечатление оказали статьи Джулиана Хаксли об уходе за птицами, особенно статья 1914 г. о церемониях у большой поганки. В последний год обучения в школе он становится секретарем и редактором школьного общества по естественной истории и начинает читать свои первые лекции. Первую лекцию для взрослой аудитории он прочитал в возрасте 19 лет, вскоре после окончания школы. Лекция была прочитана в Лондоне и она была посвящена обыкновенному козодю. В 1929 г. Дэвид провел летние месяцы в Германии, где он изучал немецкий язык, птиц и посещал концерты классической музыки.

Дэвид поступил в колледж Магдалины в Кембридже в возрасте 19 лет и сразу же начал наблюдения за местными птицами. В студенческие годы Дэвид был заметным членом Кембриджского клуба птиц. Он уже начал интересоваться популяционными проблемами, большое влияние на него оказали книги Дж.Б.С. Холдейна «Причины эволюции», он также был под большим влиянием статьи Рональда Фишера «Эволюция доминирования». В это же время он опубликовал две полезные статьи о местах размножения европейского обыкновенного козодоя: одна упомянутая выше, а другая в апрельском номере журнала «Ibis» за 1932 г. (Lack, 1932).

Другое важное событие произошло в 1933 г. Дэвид опубликовал статью по биотопическому отбору (habitat selection) у птиц, которая была результатом его наблюдений, выполненных вместе с L. Venable, о воздействии Бреклендского лесонасаждения на воздушную фауну (Lack, 1933). Именно в Кембриджском регионе

Д. Лэк приобретал непосредственный полевой опыт орнитолога, что позволило ему создать небольшую, но ценную книгу «The Bird of Cambridgeshire», опубликованную кембриджским клубом птиц в 1934 г. (Lack, 1934). К концу кембриджского периода он становится знатоком литературы по поведению птиц; труды Э. Ховарда, Дж. Селоу. К этому времени Лэк оценил значение большого по объему литературы и вместе с отцом опубликовал статью «Territory reviewed» (Lack D., Lack L., 1933).

В 1933 г. Д. Лэк стал учителем зоологии, и это был правильный выбор. Он был свободен в своих планах и действиях. Все это способствовало его исследованиям в начале его карьеры орнитолога. В течение 1933–1934 гг. в летнее время Лэк путешествовал в Танганику и по Калифорнии, где установил близкие контакты с Р. Мореау и с американскими орнитологами, включая Э. Майра. С Майром у него сложились дружеские отношения, повлиявшие на его дальнейшую работу, особенно в период написания первых работ по вьюркам Галапагоса. В 1937 г. Лэк начал изучать проблему территориальности у дрозда, которой он посвятил целый год, и сравнивал территориальное поведение у группы родственных видов. В 1939 г. он продолжил исследовать жизнь дрозда, делая акцент на исследовании жизненных циклов и поведения. Эта интереснейшая работа завершилась публикацией небольшой книжки в 1943 г. (Lack, 1943). В это время они постоянно общаются, Джулиан Хаксли становится его покровителем. Эта связь оказалась чрезвычайно важной, так как Хаксли вселял в молодого орнитолога веру в успех и в то же время был строгим критиком. Главное, Хаксли нацеливал молодого исследователя на проблемы поведения и экологии, что было редким явлением в британской орнитологии. Большинство орнитологов работало в фаунистическом плане и с музейными образцами. В то время было всего несколько орнитологов, которые публиковали полевые наблюдения, включая наблюдения по экологии птиц. Это были любитель Р. Мореау в Восточной Африке, а также профессионалы Н. Тинберген в Голландии, Дж. Гринелл в Калифорнии, К. Лоренц в Австрии. Ч. Элтон был выдающийся натуралист, но он не работал с птицами.

Д. Лэк первым изучил африканских ткачиковых, но его планы изменились после прочтения статьи П. Лове в «Ibis» за 1936 г. о вьюрках Галапагоса (Lowe, 1936). Его мечтой стало путешествие на Галапагосские острова с целью изучить эту интереснейшую эндемичную группу воробьиных, интерес к которой все возрастал с того момента, как Ч. Дарвин открыл эту группу птиц, а знаменитый орнитолог Дж. Гулд мастерски провел классификацию. Но Дарвин ни разу не упомянул вьюрков в «Происхождении видов». Он просто не видел в них доказательства для своей теории эволюции. Коллекция Дарвина птиц Галапагоса была небольшой – всего 64 экземпляра. Из них вьюрки составляли 31 экземпляр (Галл, 1984, 1987). Но острова после Дарвина стали особенно притягательны для орнитологов, которые были постоянными участниками всех островных экспедиций.

Дж. Хаксли настоятельно советовал Д. Лэку принять участие в экспедициях и еще в 1937 г. содействовал в получении Лэком грантов от Лондонского Королевского общества и Зоологического общества Лондона на научное путешествие на Галапагосские острова. Он настоятельно советовал Лэку изучить видовые различия между близкородственными видами вьюрков. Хаксли хорошо понимал, что подобная тематика выдвигается на первый план в области изучения механизмов и путей видообразования и в этой области еще нет добротного материала. 3 ноября 1938 г. Д. Лэк вместе с географом и фотографом отправился на экспедиционном судне на Галапагос и находился там до апреля следующего года. С апреля по август 1939 г. в Калифорнийской академии наук он изучал огромную коллекцию вьюрков, собранных академией на основе нескольких экспедиций, а также посетил Музей зоологии позвоночных Калифорнийского университета. Для каждого образца он измерял длину крыльев и размер клюва, описал половую принадлежность, окраску оперения и место в коллекции. Д. Лэк измерил почти 6400 образцов, включая 180 образцов вьюрков с о. Кокос и первые экземпляры вьюрков, собранных Дарвином в 1835 г.

Во время пребывания в США Лэк навестил Э. Майра в Нью-Джерси. Этот визит оказался чрезвычайно полезным, так как два орнитолога имели возможность обсудить экспедиционный

материал, собранный Лэком во время путешествия, и провести диспут по общим проблемам орнитологии и теории эволюции. Беседы с Майром определили первую версию видообразования у вьюрков. Дискуссия между Лэком и Майром по поводу различий в размерах клюва у вьюрков проходила при доминировании Майра. В своем письме к Дж. Хафферу от 4 ноября 2002 г. Майр писал, что различия в размерах клюва, как он думал, были изолирующими механизмами между видами, и это одобрил Лэк в своей первой публикации (1945). Но Дэвид предложил экологическое (и корректное) объяснение в своей последней книге «Дарвиновы вьюрки (1947)» (цит. по: Haffer, 2008. Р. 80). Благодаря рекомендациям Майра, Лэк изучил коллекции вьюрков, которые находились в Американском музее естественной истории. В музее Лэк также измерил около 100 домашних воробьиных и написал короткую статью о географических вариациях у видов, обитающих в Северной Америке, произошедших в течение первых 90 лет после того, как они были завезены на континент.

ВИДООБРАЗОВАНИЕ В ТРАДИЦИИ ЭВОЛЮЦИОННОГО СИНТЕЗА

В сентябре 1939 г. Лэк возвратился на родину и сразу же приступил к работе над книгой под названием: «Вьюрки Галапагоса. Изучение вариации» (Lack, 1945a), изданной Калифорнийской Академией наук. Столь длительная задержка публикации большой рукописи Лэка связана с второй мировой войной, ведь рукопись была закончена уже в мае 1940 г. Лэк быстро оценил ситуацию и в сжатом виде опубликовал короткую статью в журнале «Nature» (Lack, 1940). Монография была основана не только на 4-месячной полевой работе Лэка на Галапагосе, но также, что не менее важно, на измерениях крыльев и клювов образцов. Основываясь главным образом на этих измерениях, Лэк сделал некоторые модификации в таксономии и обсудил процесс видообразования в этой группе. Но по названию работы видно, что он сосредоточился на вариации у вьюрков.

Некоторые виды птиц, широко распространенные на архипелаге, на островах демонстрировали отчетливые различия в клюве. Сопоставляя эти данные с доминирующим представлением,

что подвидовые различия у других видов птиц носят неадаптивный характер и, главным образом, вызываются генотипическим дрейфом, он заключил, что доказательства в пользу того, что различия между островными формами каждого вида *Geospizinae* имеют адаптивное значение, отсутствуют (Lack, 1945a. Р. 116).

Критика адапционизма в книге 1945 г. была довольно жесткой. Д. Лэк ссылаясь на Дарвина, согласно представлениям которого на разных островах естественный отбор будет благоприятствовать разным формам, и не согласился с его утверждением (Lack, 1945a. Р. 117). Заключение Д. Лэка относительно гипотезы Дарвина о вариации на островах как важнейшей основы в образовании новых рас было резким: он утверждал, что доказательства в пользу предположения Дарвина не существует. Фактически не существует доказательства того, что на каком-либо острове формы *Geospizinae* обладают адаптивными различиями или, точнее, что различия между формами носят адаптивный характер (Lack, 1945a. Р. 117).

Лэк безоговорочно принял концепцию географического видообразования и признал основное значение «эффекта Райта» в дифференциации подвидов и видов. В монографии Лэка имеется раздел под названием «Функция межвидовых различий в размерах клюва» (Lack, 1945a. Р. 119–121). Но ни о каких экологических функциях речи нет. Лэк писал, что подобно другим видам, близкородственные виды *Geospizinae* отличаются, главным образом, в размерах клюва и менее отличаются в размерах тела. Не существует доказательств того, что эти различия связаны каким-либо образом с различиями в потребляемой пище, способе ее добычи или различиями в образе жизни видов (Lack, 1945a. Р. 119). Д. Лэк целиком принял концепцию географического видообразования и репродуктивных изолирующих механизмов. Свой вклад в эту теорию Лэк видел в том, что он высказал предположение о том, что различия в размерах и форме клюва у вьюрков представляют собой часть репродуктивных изолирующих механизмов, так как служат фактором узнавания представителей одного вида. Лэк писал, что различные виды узнают друг друга, главным образом, путем различий в клюве и так поддерживается их обособление (Lack, 1945a. Р. 120).

Лэк ничего не написал о роли естественного отбора в процессах видообразования. Но он вынес благодарности Э. Майру и С. Райту, с которыми он обсуждал рукопись или делился с изложенными в рукописи идеями.

Это дает нам право заключить, что Лэк стремился подтвердить концепцию репродуктивных изолирующих механизмов и географическую модель видообразования, созданные Ф. Добржанским и Э. Майром (подробнее см.: Колчинский, 2006; Конашев, 2011). В первой эволюционной версии видообразования Д. Лэка речь не идет ни о каком синтезе генетики, экологии и систематики. Экология популяций и видов просто отсутствует. Концепцию Лэка еще можно назвать нейтралистской, так как генотипическому дрейфу он отводил решающую роль в видообразовании.

Но ко времени публикации рукописи в 1945 г. взгляды Лэка полностью изменились. По существу, это была настоящая драма идей.

ДРАМА ИДЕЙ, РАСШИРЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОГО СИНТЕЗА

В течение военного времени (1940–1945 гг.) Лэк служил в армейской группе оперативных исследований, где вместе с энтомологом и орнитологом Дж. Ворли испытывал радарные установки на предмет проверки сигналов: перед началом второй мировой войны несколько радарных станций было построено на юге Англии для того, чтобы защитить страну от вражеского вторжения с воздуха и моря. Система расширялась и продвинулась на юго-восток Англии. По оснащению эти первые радары были не схожи с современными. Отметим, что они не могли отделить эха, идущего от интересующего объекта, от эха птиц. К счастью, член Королевского общества лейтенант Фердинанд Шонлэнд (Ferdinand Schonland) (1896–1972) из армейской группы оперативных исследований, который в это время отвечал за эти исследования, пригласил в 1940 г. Дэвида Лэка, который принял предложение поработать в группе на условиях вольнонаемного. Именно Лэк оказался тем человеком, который был способен установить, что основная часть эха вызывается летящими птицами. Лэк работал так много, что буквально метался между полевыми радарными станция-

ми, чтобы везде успеть. Приглашение было послано и известному энтомологу и знатоку птиц Джорджу Ворли. Именно он получил в Довере в сентябре 1941 г. первое ясное доказательство, что птицы являются реальным источником эха. Лэк и Ворли подружились еще в Оксфорде, и их дружба, творческое взаимопонимание продолжались на протяжении всей жизни. Дж. Ворли позднее стал одним из самых знаменитых профессоров Оксфордского университета (Fox, Beasley, 2010). О творческом содружестве этих двух замечательных ученых можно судить и по тому факту, что в 1944 г. они организовали Пасхальную встречу в Британском экологическом обществе, чтобы обсудить значение закона Гаузе для развития экологии и теории эволюции. Это знаменательное событие стало важной вехой в развитии теории эволюции и экологии.

Благодаря регулярному длительному сну по 8–9 часов в сутки Лэк выработал у себя необычайно большую концентрацию в работе, что и позволило ему закончить работу над книгой «Жизнь дрозда» в 1942 г. (Lack, 1943). Он сразу же начал работу над новой книгой о галапагосских вьюрках. В новой книге и в статье 1944 г., о которых речь будет идти позднее, была произведена полная переоценка всего материала по Галапагосам и воробьиным Британии под углом зрения закона Гаузе о конкурентном вытеснении и условиях сосуществования близкородственных видов. Он закончил рукопись книги в 1944 г., издательство Кембриджского университета опубликовало ее лишь в 1947 г. (Lack, 1947; Галл, 1984).

Как все произошло и почему такие важные открытия не состоялись ранее, ведь работы советского биолога Г.Ф. Гаузе по конкуренции у простейших были опубликованы в виде монографий в середине 30-х гг. XX столетия на английском и французском языках (Gause, 1934, 1935; Галл, 2012). Кроме того, в это же время вся экспериментальная часть книг Гаузе была опубликована в английских и американских экологических журналах. Разумеется, подобные книги и статьи не могли пройти мимо Д. Лэка. Причина состоит в том, что, по-видимому, он не был готов ни в научном плане, ни психологически к восприятию принципиально новых идей в экологии, получивших подтверждение в рамках строгого эксперимента. Натурализм Д. Лэка, как

и большинства натуралистов того времени, был слишком далек от строгих экспериментов. Но ведь в книге Гаузе «Борьба за существование» (The Struggle for Existence) (Gause, 1934) была связка между экспериментальным изучением межвидовой конкуренции и изучением роли конкуренции в дифференциации экологических ниш у близкородственных видов, сосуществующих вместе. Пожалуй, самое важное состоит в том, что «новый натурализм», впервые появившийся в книге Г. Гаузе 1934 г., был основан именно на орнитологическом материале. Это произошло следующим образом. Когда в 1932 г. Гаузе закончил экспериментальную часть работы, встал вопрос, как использовать принцип конкурентного исключения в природных ситуациях. Он обратился за советом к своему учителю В.В. Алпатову. Ответ энтомолога был таков: «Таким материалом я не обладаю». И вдруг Алпатов сказал: «Георгий Францевич, пожалуйста, обратитесь к русскому Сетон-Томпсону, Александру Николаевичу Формозову, он как широкий полевой зоолог может Вам оказать помощь» (личн. сообщ. Гаузе). Гаузе поднялся в кабинет Формозова и после длительной мозговой атаки получил отрицательный ответ. И вдруг, когда Гаузе уже уходил из кабинета, Формозов вспомнил случай, который он видел на берегу Черного моря. Четыре вида крачек образуют большую колонию, но каждый вид питается на разном расстоянии от берега и состав пищи у них разный. Гаузе выразил искреннюю благодарность именитому натуралисту. Эти наблюдения А.Н. Формозова над крачками вошли в книгу Г. Гаузе 1934 г. в качестве доказательства действия конкуренции в направлении экологического обособления близкородственных видов. Более того, материалы Формозова были изложены рядом с трактовкой трофической ниши Ч. Элтона. Гаузе при интерпретации наблюдений Формозова фактически создал концепцию пространственно-трофических ниш. Ресурс и местообитание, ранее рассматриваемые как самостоятельные проблемы, оказались в одной теме. Этот исследовательский аспект был очень важен для Лэка. Когда Гаузе осмысливал натуралистический материал под углом зрения конкурентного исключения видов, то создал и новый натурализм в изучении экологии близкородственных видов. Эта связка между экспери-

ментом и новым натурализмом могла оказаться решающей в интеллектуальной революции Д. Лэка. Правда, все сказанное требует простых и убедительных доказательств.

21 марта 1944 г. в Лондоне Британское Экологическое общество провело ежегодную Пасхальную встречу, чтобы обсудить проблему близкородственных видов. Подзаголовок темы встречи звучал еще так: значение закона Гаузе для полевой экологии.

Лэк впервые представил доклад о видообразовании у вьюрков Галапагоса. Он обсудил процессы, которые идут в зоне перекрывания ареалов у близкородственных популяций, находившихся в условиях географической изоляции друг от друга и от родительского вида. Для анализа ситуаций он впервые применил закон Гаузе. Между контактирующими популяциями будет идти конкуренция за ресурсы и местообитания и, чтобы избежать конкуренции, популяции должны создать собственные пространственные или трофические ниши или пространственно-трофические ниши. Естественный отбор будет действовать в направлении экологического обособления зарождающихся видов и одновременно элиминировать гибриды с пониженной жизнеспособностью. Иначе говоря, все, что было «недоработано» естественным отбором или генотипическим дрейфом в условиях географической изоляции благодаря конкуренции между зарождающимися видами, «дорабатывается» естественным отбором в условиях перекрывания ареалов. Реальная дивергенция зарождающихся видов очень часто проходит в зонах перекрывающихся ареалов. Чарльз Элтон и Джордж Ворли поддержали Д. Лэка в том, что принцип конкурентного исключения имеет огромное значение для понимания структуры сообществ животных. В то же время именитые специалисты в области изучения млекопитающих и насекомых практически не обсуждали эволюционный аспект в исследованиях Лэка. Дж. Ворли сделал очень важные замечания, он отметил, что интенсивность конкуренции зависит от действия других факторов (абиотических, хищничества), воздействующих на смертность. Эти факторы свое действие сильнее всего проявляют на континентах. Конкуренцию лучше всего изучать на тропических островах, где отсутствуют

хищники и эволюция идет по линии пищевой специализации конкурентов. Другие известные ученые, например Дж. Дайвер и Дж. Блэкман, на растительном и животном материале резко критиковали закон Гаузе и в целом математический и экспериментальный подходы в экологии. Суть критики можно свести к следующему: «в природе все иначе». Сильное впечатление произвело изложение Дайвером большого фактического материала, иллюстрирующего сосуществование близкородственных видов. Но Г. Гаузе не рассматривал систематическую близость в качестве мерила интенсивности конкуренции. Дальнейшие скрупулезные исследования по экологии близкородственных видов показали, что исключения из закона Гаузе являются мнимыми (см. Галл, 1979).

На симпозиуме 1944 г. еще не был преодолен интеллектуальный антагонизм между экспериментаторами и натуралистами. Но именно на этом симпозиуме такие выдающиеся натуралисты, как Д. Лэк и Ч. Элтон, изложили пути приложения теоретико-экспериментальных схем для решения кардинальных проблем экологии и эволюции. Была намечена область сотрудничества, с одной стороны, представителей разных ветвей экологии, а с другой – экологов и эволюционистов-систематиков, биогеографов и генетиков (Anonymous, 1944; Harvey, 1945).

В статье 1944 г. Лэк не только изложил новую концепцию видообразования у вьюрков Галапагоса, но и дал общий обзор экологии воробьиных (Lack, 1944). Обзор Д. Лэка однозначно свидетельствует о том, что большинство близких видов занимают различные местообитания или области, однако те из них, которые встречаются совместно в одном и том же местообитании, обычно отличаются друг от друга по биологии питания, а также часто по размерам, в том числе по величине и форме клюва. Во многих случаях известно, что различия в клюве связаны с различиями в пище, и такая корреляция, по всей вероятности, носит общий характер, поскольку трудно представить себе, каким иным способом близкие виды могли бы избежать конкуренции (Lack, 1944. Р. 274). К этому в книге 1947 г. Лэк добавил, что особенно важным представляется то обстоятельство, что если два близких вида отличаются друг от друга по общим размерам и по величине клюва, то они часто встречаются

в одном и том же местообитании, тогда как среди близких видов, занимающих различные местообитания, подобные заметные различия в размерах встречаются редко (Lack, 1947. Р. 62).

Интересно, что в списке литературы к статье 1944 г., ссылаясь на книгу Гаузе 1934 г., он отметил в ней 18–20-ю страницы как самые, по-видимому, для него важные. Там Гаузе изложил концепцию ниши Элтона в своей трактовке в связи с принципом конкурентного вытеснения или сосуществования близкородственных видов. Гаузе особенно акцентировал внимание на наблюдениях А.Н. Формозова над крачками, которые давали ключ к пониманию процессов в любой группе птиц. О значении указанных страниц свидетельствует следующая цитата: «Главный тезис этой статьи – осветить концепцию экологической ниши (Elton, 1927). Я раньше не понимал, насколько фундаментален этот принцип в контроле отношений между близкородственными видами птиц. Основное обсуждение будет связано с Гаузе (1934), который ясно показал, что два вида животных с одинаковыми экологическими потребностями не могут жить в одном ареале. При чтении этого положения много очевидных исключений у диких птиц может прийти на ум, и я первоначально предположил, что заключение Гаузе может быть верным лишь для искусственно простых условий лабораторных культур микроорганизмов. *Однако логика концепции и экспериментов Гаузе, по-видимому, неотвратима, и более внимательное исследование показывает, что опровержение взглядов Гаузе, связанное с экологическим перекрыванием, является только кажущимся, но не реальным*» (Lack, 1944. Р. 274) (пер. и курсив Я.Г.). Лэк воспроизвел наблюдения Формозова в том виде, в каком они изложены в книге Гаузе. Формозов никогда не публиковал свои наблюдения над крачками, но сохранились дневники с его записями, которые однозначно подтверждают роль великого натуралиста в развитии экологической теории. Дневники А.Н. Формозова очень тщательно проанализированы сыном Формозова и одним из создателей современной экологии Эвелином Хатчинсоном (Hutchinson, Formozov, 1989).

В «Американском орнитологическом журнале» 1944 г. Майр отметил важность утвержде-

ния о том, что репродуктивная изоляция сама по себе недостаточна, чтобы два вида сосуществовали. Они должны развить определенные экологические различия, занимать несходные местообитания или различаться в потребляемой пище, например. Все это предотвращает конкуренцию друг с другом. Очень часто бывает перекрывание в потребляемой пище или в местообитании, но такое перекрывание никогда не бывает полным (Мауг, 1944. Р. 224).

Возникает вполне законный вопрос, когда Лэк познакомился с книгой Гаузе 1934 г., которая, можно сказать, произвела революцию в его экологическом и эволюционном мышлении?

Знаменитая книга «Дарвиновы выюрки» (Lack, 1947) и краткая рукописная автобиография, которая хранится в зоологической библиотеке Оксфордского университета, однозначно свидетельствуют о том, что в течение 1943–1944 гг. Лэк нашел время для написания настоящей книги по выюлкам, поставив себе целью дать более широкую разработку эволюционных проблем. Пересмотр первоначального материала совершенно неожиданно заставил его заметно изменить взгляды на межвидовую конкуренцию и на различия в размерах клюва у выюлков. Развитие новой точки зрения послужило одной из основных тем книги. *Мне странно, что вещи, кажущиеся сейчас очевидными, ускользнули от моего внимания четыре года назад* (Lack, 1947. Р. 6) (пер. и курсив Я.Г.). О каких вещах идет речь? Лэк дал однозначный ответ. Необходимо было обсудить проблему вида и видообразования с точки зрения экологии и надо было искать источники, где были бы совершенно новые вещи.

В краткой автобиографической заметке, помещенной в его книге «Экологическая изоляция у птиц», Д. Лэк писал: «В 1942 г. Майр впервые обосновал аллопатрическое видообразование, и его взгляды постепенно были приняты. В том же году Хаксли написал, что различия в размерах между близкородственными видами птиц означают экологическую изоляцию. В 1943 г., когда я переосмысливал эволюцию Дарвиновых выюлков, я скомбинировал эти точки зрения и постулировал, что два хорошо отличимых подвида с достаточными генетическими различиями, предотвращающими свободное скрещивание, могут сохраняться в том же самом ареале

лишь при условии, что они также достаточно отличаются в экологии. Это не позволяет одному из них элиминировать другого посредством конкуренции. Экологические различия могут быть небольшими, когда подвиды встречаются впервые, но с тех пор как они встретились, особи с подобными различиями будут лучше выживать, чем организмы, у которых нет отличий. Эти различия будут усиливаться естественным отбором до тех пор, пока два вида не перестанут конкурировать за необходимые ресурсы» (Lack, 1971. Р. 6) (пер. Я.Г.). Хаксли лишь постулировал или приводил отдельные примеры экологической изоляции, которая может возникать между близкородственными видами в зоне перекрывания ареалов. Но где же было взять теоретические принципы, которые объяснили бы ее формирование и механизм действия? По этому сложному вопросу Лэк писал: «Я шел к идее экологической изоляции медленно, очень мучительно. В 1939 г. я читал и прямо отвергал утверждение Гаузе (Gause, 1939) о важности экологической изоляции. В 1942 г. я полностью пренебрег точкой зрения Хаксли о значении различий в размерах тела у птиц и млекопитающих. Между тем обе идеи составили основу моих воззрений» (Lack, 1971. Р. 6, 7) (пер. Я.Г.). Нет сомнения в том, что благодаря книге Гаузе Лэк, наконец, нашел общий теоретический принцип, позволивший понять не просто эволюционное значение конкуренции как агента естественного отбора в процессах микроэволюции, но как важнейшего фактора видообразования. Модель Д. Лэка представляла настоящий синтез географической модели видообразования и закона Гаузе. Очень часто эволюционные изменения начинаются в условиях географической изоляции близкородственных популяций, когда прекращается поток генов между изолятами, но завершающая стадия происходит после вторичного контакта популяций. В этих условиях естественный отбор действует в сторону дивергенции (элиминация менее приспособленных гибридов), завершая формирование изолирующих механизмов.

В знаменитой книге «Дарвиновы выюрки» Д. Лэк действительно принципиально изменил ранние нейтралистские заключения, о которых он так уверенно писал в 1940 г. Слова Лэка однозначно подтверждают эволюцию его взглядов

от нейтрализма к адаптационизму. «Длительные рассуждения привели меня к тому пониманию, что отсутствие адаптивных различий является только кажущимся и что фактически близкородственные виды отличаются друг от друга по многим признакам, которые играют крайне важную роль в выживании, особенно когда виды встречаются вместе» (Lack, 1947. Р. 147) (пер. Я.Г.). Хотя он продолжал утверждать, как и все генетики, что вариация у вьюрков появляется как неадаптивная, его новая концепция состояла в том, что большинство различий внутри и между видами были продуктом естественного отбора. Он идентифицировал три механизма, посредством которых успешное видообразование имело место среди галапагосских вьюрков.

1. Один из зарождающихся видов лучше адаптирован к одной части совместной географической области, в то время как другой лучше адаптирован к другой части, и таким путем достигается географическое обособление.

2. Один вид лучше адаптирован к одному типу местообитания, в то время как другой – к другому. Различие в местообитании создает обособление.

3. Один вид лучше приспособлен к использованию одного типа пищи, в то время как другой лучше приспособлен к другому, в результате возникает сосуществование видов в одном местообитании путем разделения трофической ниши.

В качестве примера он приводил различия в размерах клюва трех земляных вьюрков, которые сосуществуют на некоторых островах в результате их адаптации к потреблению различных по размеру семян.

Монография Д. Лэка «Экологическая изоляция у птиц» вышла в 1971 г., она продолжала тему книги о вьюрках 1947 г. Д. Лэк постоянно накапливал материал, доказывающий роль экологической изоляции в видообразовании (Lack, 1971).

В научном мире книга Лэка 1947 г. никогда не упоминалась среди фундаментальных трудов, заложивших основу синтетической теории эволюции. Она вполне могла бы носить название «Популяционная экология и происхождение видов». Но и в ее названии есть много привлекательного. Дарвинова теория естественного отбора была возрождена и обогащена

на объекте, названном Лэком в честь великого человека. Теория эволюции, состыкованная с теоретической и экспериментальной экологией, стала поистине синтетической. Период «бури и натиска» завершился. Но и популяционная экология, «овеванная эволюционным синтезом», по удачному выражению Ф. Дарлингтона (Darlington, 1980), предлагала самым широким кругам натуралистов и экспериментальным биологам небольшое число довольно простых и красивых теоретических принципов для объяснения сложной реальности. Взаимовлияние и обогащение разных сфер деятельности на самом деле рождались в муках. Велика цена научного достижения.

Сам же Д. Лэк последовательно начал рассматривать закон Гаузе в статусе закона природы, а не эмпирического обобщения со многими исключениями. Ряд, казалось бы, очевидных исключений был интерпретирован Лэком с позиций закона Гаузе и концепции экологической ниши (Lack, 1945b, 1946). Так, например, он показал, что в Великобритании большой баклан (*Pn. aristotelis*) гнездятся на одних и тех же скалах и кормятся в одних и тех же водах, однако длинноносый баклан питается в открытом море преимущественно сельдевыми, а большой баклан – в основном донной рыбой (камбала и бычки) и придонными беспозвоночными (Lack, 1945b). Он вел полемику с Г. Андресварта и Л. Берчем (Andrewartha, Birch, 1954) и убедительно доказал, что исключения из закона Гаузе основаны на неглубоком изучении биологии близкородственных видов (Lack, 1971).

Э. Майр (Mayr, 1982) писал, что хотя оставался еще ряд нерешенных проблем, для него эволюционный синтез был завершен к концу 1940-х годов. Монография «Генетика, палеонтология и эволюция» (Genetics..., 1949) венчала работу «коллективного разума». Майр принял представление об экологических изолирующих механизмах и нашел им место в развиваемой концепции географического видообразования (Mayr, 1949). Он показал, что видообразование не только связано с географической изоляцией, но и с обособлением экологических ниш. Д. Лэк в статье «Значение экологической изоляции» (Lack, 1949) суммировал предшествующие исследования по биологии близкородственных

видов, четко нашел место биотопическому отбору (как вторичной причине) и обрисовал общую структуру процесса видообразования: 1. Птицы отбирают их местообитания посредством распознавательных факторов, которые эволюционируют в результате естественного отбора. В конечном итоге естественный отбор является ответственным за различия по биотопам, а не психологические факторы, по которым якобы происходит выбор местообитаний. 2. Виды птиц являются экологически изолированными друг от друга ареалами, местообитаниями или пищей. Это есть неизбежное следствие конкуренции и является скорее результатом, чем причиной видообразования. 3. Конкуренция за пищу требует дальнейшего изучения и анализа. 4. Видообразование тесно связано с адаптивной радиацией, и эта связь представляется в такой последовательности: а) географическая изоляция популяций; б) морфологическая дифференциация; в) приобретение частичной стерильности и частичной экологической дивергенции; г) вторичная встреча дочерней и родительской популяций как новых видов, когда как генетическая, так и экологическая изоляция являются эффективными; д) увеличение экологических различий и дифференциация, увеличение специализации каждой формы к измененной нише; е) дальнейшее географическое распространение каждой формы с повторением всего процесса от «а» до «е» (Lack, 1949. P. 308).

В 1950 г. на X Международном орнитологическом конгрессе Ч. Вори (Vaurie, 1951) доложил результаты знаменитых исследований по адаптивным различиям в размере тела и клюва у двух симпатрических видов поползней (*Sitta neumayer*, *S. terhronota*). В зонах контакта видов имеет место дивергенция по двум важным признакам сразу, различия приобретают характер эффективных изолирующих механизмов.

Майр выступил на конгрессе с обстоятельным докладом «Видообразование у птиц» (Maug, 1951). Докладчик главное внимание уделил обоснованию положения о том, что изучение экологических факторов в видообразовании и экологических признаков в таксономии, быть может, центральная проблема эволюции и сис-

тематики. Влияние популяционной экологии на изменения во взглядах Майра понятно из следующих слов: «Анализ значения таксономических признаков достиг в последние годы большого прогресса. Не так давно полагали, что только признаки рода и высшие категории имеют адаптивную ценность. Думали, что признаки вида и низших категорий по своей природе случайны. Сейчас накапливается все более и более доказательств, что многие, если не все видовые и подвидовые признаки имеют положительные селективные ценности» (Maug, 1951. P. 110) (пер. Я.Г.). Конечно, это было значительным преувеличением, так как действие генотипического дрейфа еще никто не отменял, и он действует в любых, даже современных изолированных малых популяциях. Сам же Майр изменил свою точку зрения уже в 1954 г., когда выдвинул принцип основателя (Maug, 1954).

Благодаря работам Майра, Вори и других ученых было показано значение закона Гаузе и эколого-географической модели видообразования Лэка и для решения фундаментальных проблем систематики. Междисциплинарные связи расширились и укреплялись.

Р. МакАртур (аналитический теоретик) явился главным поставщиком идей, и его влияние на развитие эколого-эволюционных идей исключительно велико. Так, например, МакАртур и Р. Левинс на примере пяти видов птиц, принадлежащих к одному роду (*Dendroica*), показали, что различия лишь по одному ресурсу или по месту его добычи, или тактике добычи могут быть достаточными для стабильного сосуществования видов (MacArthur, Levins, 1964, 1967).

Работы Д. Лэка по изучению смещения фенотипических признаков у близкородственных видов в симпатрических зонах превратились в огромную научную индустрию, в эти исследования включились коллективы и отдельные ученые из разных стран мира, постоянно накапливается новый материал (Sulloway, Kleindorffer, 2013).

Но каким образом конкуренция связана с генетической изменчивостью популяций и как синэкологические факторы в целом влияют на микроэволюционный процесс, изучаемый популяционно-генетическими методами? Исследования поставленных вопросов привели к зарождению нового этапа в развитии учения о микроэволюции, основанного на комбинировании

ровании методов популяционной генетики и экологии. В 1970-е годы было положено начало возникновению областей интенсивного развития – эволюционно-экологической генетики, или эволюционной экологии (Галл, 1984, 2012; Bassar *et al.*, 2013).

Эколого-географическая модель видообразования, созданная Лэком в 1943–1944 гг. при изучении вьюрков Галапагоса, постоянно уточняется. Она на протяжении более полувека служит источником широкого изучения особенностей видообразования у самых различных животных, включая и эту интересную группу птиц (см. Grant, 1999). Но вьюрки Галапагоса вновь оказались в центре внимания биологов-эволюционистов в связи с развитием эволюционной биологии развития (Evo-Devo). В целой серии экспериментальных исследований было показано, что рост клюва у вьюрков контролируется морфо-генетическим протеином *Bmp4*. Ярко выраженная морфологическая изменчивость размера и формы клюва у вьюрков определяется действием именно этого белка. Измерение экспрессии *Bmp4* в роде *Geospiza* позволило создать карту, которая изображает морфологию клюва и уровень экспрессии *Bmp4* (Abzhanow *et al.*, 2004; Sinervo, 2005; Patel, 2006; Campas *et al.*, 2010).

К сожалению, данные биологии развития еще не состыкованы с концепциями видообразования, и создается впечатление, что онтогенетический механизм реализации признака является единственным фактором, отвечающим за разнообразие форм. Исследования по эволюционной биологии развития должны быть в какой-то форме согласованы с данными, полученными при изучении популяционных процессов, идущих при видообразовании. Мир генетика в изучении видообразования расширяется, но при этом резко повышается и роль экологии, так как со временем и среда обитания организмов меняется, и происходят климатические изменения. В последней монографии о вьюрках Галапагоса мы находим афоризм, которым можно очень точно охарактеризовать все творчество Г. Гаузе и Д. Лэка в области теории эволюции: в эволюционной биологии все

имеет смысл лишь в свете экологии (Grant P., Grant R., 2008. P. 268).

Дэвид Лэк внес действительно огромный вклад в эволюционный синтез и одновременно был основоположником эволюционной экологии (Lack, 1940, 1965, 1966). Это, пожалуй, редкий случай, когда ученый выполнив первоклассные исследования более 60 лет назад, продолжает активно «жить» в современной науке. Это просто удивительно, так как в области видообразования накоплен огромный фактический материал, созданы многочисленные конструкции, особенно в связи с изучением гибридизации, полиплоидии и партеногенеза у животных. И все же классик в области нестандартного видообразования И.С. Даревский писал: «Широкий интерес, проявляемый зоологами разных стран к изучению партеногенеза у позвоночных, несомненно, приведет к открытию все новых и новых однополых видов. Однако, сколько бы их не описывали и впредь, число их будет ничтожно мало по сравнению с основной массой живых организмов, образовавшихся как следствие дивергентной эволюции. Именно она представляет собой столбовой путь видообразования в мире животных» (Даревский, 1982. С. 44; см. также Боркин, Даревский, 1980).

ЛИТЕРАТУРА

- Боркин Л.Я., Даревский И.С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных // Журн. общ. биологии. 1980. Т. XLI. № 4. С. 485–506.
- Галл Я.М. К дискуссии о законе Гаузе // Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. Л.: Наука, 1979. С. 50–60.
- Галл Я.М. Популяционная экология и эволюционная теория: историко-методологические проблемы // Экология и эволюционная теория / Отв. ред. Я.М. Галл. Л.: Наука, 1984. С. 109–152.
- Галл Я.М. Вьюрки Дарвина – «Яблоко Ньютона»? // Природа. 1987. № 12. С. 46–57.
- Галл Я.М. Георгий Францевич Гаузе (1910–1986). СПб.: Нестор-История, 2012. 233 с.
- Даревский И.С. Замечательные скальные ящерицы // Природа. 1982. № 3. С. 33–44.
- Колчинский Э.И. Эрнст Майр и современный эволюционный синтез. М.: Тов-во изданий КМК, 2006. 147 с.
- Конашев М.Б. Становление эволюционной теории Ф.Г. Добржанского. СПб.: Нестор-История, 2011. 278 с.
- Abzhanow A., Protas M., Grant R., Grant P., Tobin C. *Bmp4* and morphological variation of beaks in Darwin's finches // Science. 2004. V. 305. No. 5689. P. 1462–1465.
- Anderson T. The life of David Lack. Oxford: Oxford Univ.

- Press, 2013. 246 p.
- Andrewartha H., Birch L. The distribution and abundance of animal. Chicago: Chicago Univ. Press, 1954. 782 p.
- Anonymous // J. Anim. Ecol. 1944. V. 13. No. 2. P. 176–177.
- Bassar R., Lopez-Sepulcre K., Reznick D., Travis J. Experimental evidence for density-dependent regulation // Amer. Nat. 2013. V. 181. No. 1. P. 25–38.
- Fox A., Beasley P. David Lack and the birth of radar ornithology // Arch. Nat. Hist. 2010. V. 37. Part 2. P. 325–332.
- Campas O., Mallarino R., Herrel A., Abzhanov., Brenner M. Scaling and shear transformations capture beak shape variation in Darwin's finches // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2010. V. 107. No. 8. P. 3356–3360.
- Darlington P. Evolution for Naturalists: The simple principles and complex reality. N.Y.: Wiley, 1980. 262 p.
- Dobzhansky Th. Genetics and the Origin of Species. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1937. 364 p.
- Gause G.F. The Struggle for Existence. Baltimore: Willkins, 1934; 2nd ed. N.Y.; London: Hafner Publishing Co, 1964; 3rd ed. N.Y.: Dover, 1972; N.Y.: 4th. ed. N.Y.: Dover Publishing House, 2003. 163 p.
- Gause G.F. Vérification expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie. Paris: Hermann et Co, 1935. 61 p.
- Genetics, paleontology and evolution / Eds G. Jepsen, E. Mayr, G. Simpson. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press, 1949. 474 p.
- Grant P. Ecology and Evolution of Darwin's finches. Princeton: Princeton Univ. Press, 1999. 492 p.
- Grant P., Grant R. How and Why Species Multiply. The Radiation of Darwin's Finches. Princeton: Princeton Univ. Press, 2008. 503 p.
- Haffer J. The origin of modern ornithology in Europe // Arch. Nat. Hist. 2008. V. 35. Part 1. P. 76–87.
- Harvey L. Symposium on the ecology of closely allied species // J. Ecol. 1945. V. 33. No. 1. P. 115–116.
- Hutchinson E., Formozov N. The role of A. N. Formozov in the development of ecological theory // Arch. Nat. Hist. 1989. V. 16. No. 2. P. 143–145.
- Lack D. Double-brooding of the nightjar // Br. Birds. 1930. V. 23. P. 242–244.
- Lack D. Some breeding habits of the European nightjar // Ibis. 1932. V. 13. No. 2. P. 266–284.
- Lack D. Habitat selection in birds with special reference to the effects of afforestation on the Breckland avifauna // J. Anim. Ecol. 1933. V. 2. P. 239–262.
- Lack D. The Birds of Cambridgeshire. Cambridge: Cambridge Bird Club, 1934. 156 p.
- Lack D. Evolution of the Galapagos finches // Nature. 1940. V. 146. No. 3697. P. 324–327.
- Lack D. The Life of the Robin. London: H.F. & Witherby LTD, 1943. 200 p.
- Lack D. Ecological aspects of species-formation passerine birds // The Ibis. Ornithology. 1944. V. 86. P. 260–286.
- Lack D. The Galapagos finches (Geospizinae): A study in variation // Occasional Papers on the California Academy of Sciences. San Francisco, 1945a. No. 21. P. 1–151.
- Lack D. The ecology of closely related species with special reference to cormorant (*Phalacrocorax carbo*) and shug (*P. aristotelis*) // J. Anim. Ecol. 1945b. V. 14. No. 1. P. 12–16.
- Lack D. Competition for food by birds of prey // J. Anim. Ecol. 1946. V. 15. No. 2. P. 123–129.
- Lack D. Darwin's Finches. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1947. 208 p.
- Lack D. The significance of ecological isolation // Genetics, Paleontology and Evolution / Eds G. Jepsen, E. Mayr, G. Simpson. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press, 1949. P. 299–308.
- Lack D. Evolutionary ecology // J. Anim. Ecol. 1965. V. 34. No. 2. P. 223–231.
- Lack D. Population Studies of Birds. Oxford: Clarendon Press, 1966. 341 p.
- Lack D. Ecological Isolation in Birds. Oxford-Edinburgh: Blackwell, 1971. 404 p.
- Lack D., Lack L. Territory reviewed // Br. Birds. 1933. V. 27. P. 179–199.
- Lowe P. The finches of the Galapagos in relation to Darwin's conception of species // Ibis. 1936. V. 78. P. 310–321.
- MacArthur R., Levins R. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1964. V. 51. No. 6. P. 1207–1210.
- MacArthur R., Levins R. The limiting similarity, convergence and divergence of coexistence species // Amer. Nat. 1967. V. 101. No. 921. P. 377–385.
- Mayr E. Systematics and the Origin of Species. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1942. 330 p.
- Mayr E. [Review of Ecological aspects of species-formation in passerine birds by D. Lack] // Wilson Bull. 1944. V. 56. P. 223–224.
- Mayr E. Speciation and systematics // Genetics, Paleontology and Evolution. New Jersey, 1949. P. 281–298.
- Mayr E. Speciation in birds // Proc. 10th Intern. ornit. Congr. Upsala. 1951. P. 91–131.
- Mayr E. Change of genetic environment and evolution // Evolution as Process / Eds J. Huxley, A. Hardy, E. Ford. London: Allen & Unwin, 1954. P. 157–180.
- Mayr E. The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance. Cambridge-Mass.: The Belknap Univ. Press, 1982. 974 p.
- Patel N. How to build a longer beak? // Nature. 2006. V. 442. No. 7102. P. 515–516.
- Sinervo B. Evo-Devo: Darwin's finch beaks, Bmp4, and the development origins of novelty // Heredity. 2005. V. 94. P. 141–142.
- Sulloway F., Kleindorffer D. Adaptive divergence in Darwin's small ground finch (*Geospiza fuliginosa*): divergent selection along a cline // Biol. J. Linn. Soc. 2013. V. 110. No. 1. P. 45–59.
- Thorpe W. David Lambert Lack (1910–1973) // Biographical Memoirs of Fellow of the Roy. Soc. 1974. V. 20. P. 271–293.
- Vaurie Ch. Adaptive differences between two sympatric species of Mathatches (*Sitta*) // Proc. 10-th Intern. Ornith. Congr. Upsala, 1951. P. 163–166.

DAVID LACK: TWO VERSIONS OF SPECIATION, FROM NEUTRALISM TO THE ADAPTIVE APPROACH

Ya.M. Gall

Institute of the History of Sciences and Technology, Saint-Petersburg Branch,
Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, Russia,
e-mail: Yasha@JG7549.spb.edu

Summary

The article reviews the development of two leading concepts of speciation, developed in the 1940-s by the British ornithologist and ecologists David Lack (1910–1973). It shows the ways Lack simultaneously developed two different versions of speciation. Emphasis is placed on the analysis of evolutionary thoughts of Lack expressed in his book “Darwin’s Finches”. Evidence is given that Lack, in addition to being a founder of contemporary evolutionary ecology, apparently belongs to the architects of evolutionary synthesis.

Key words: species, geographical speciation, ecogeographical speciation, David Lack, Ernst Mayr, Georgii Gause, Aleksandr Formozov.