

Г.Х. Карпентер

Мимикрия

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 57
ББК 28
Г11

Г.Х. Карпентер

Г11 Мимикрия / Г.Х. Карпентер – М.: Книга по Требованию, 2020. – 112 с.

ISBN 978-5-458-29531-4

Наряду с изложением классических фактов и теорий по мимикрии Бэтса, Уоллеса, Мюллера и других книга содержит большое количество новейших фактов, обнаруженных современными исследователями и отчасти самим Карпентером, являющимся специалистом, всецело посвятившим себя изучению мимикрии. Дается фактическая научная критика новейших попыток опровержения приспособительного значения мимикрии и роли естественного отбора в создании ее.

ISBN 978-5-458-29531-4

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2020

© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2020

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первозданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.



Серия Книжный Ренессанс

www.samizday.ru/reprint

*Посвящается Э. Б. Паультону в связи с
оставлением им кафедры Оксфордского уни-
верситета, которой он заведывал в течение
сорока лет (1893—1933)*

ПРЕДИСЛОВИЕ

Исследователи в области менделизма должны испытывать глубокое сожаление, когда они обращаются ко времени Дарвина, который ничего не слышал об исследованиях Менделя. Наоборот, исследователи в области мимикрии вспоминают Дарвина с чувством удовлетворения, так как он восторженно встретил факты, собранные Бэтсом и Уоллэсом, некоторые из которых он сам уже ранее обсуждал. Авторы настоящей книги пытались представить мимикрию не как ряд примеров случайного сходства бабочек, а как явление, имеющее широкое распространение среди насекомых и пауков и находящееся в связи с другими явлениями окраски и образа жизни. Именно таких воззрений в течение сорока лет придерживался Паультон, которому посвящена эта книга. Ввиду ограниченных размеров книги мы считали более целесообразным подробнее остановиться на примерах мимикрии, взятых среди так хорошо иллюстрирующих это явление членистоногих животных, чем на менее понятных и более редких предполагаемых случаях мимикрии среди позвоночных и растений. Из последних рассматривается лишь явление сходства яиц кукушки и одного случая среди семян, о которых говорится в конце второй части настоящей книги.

Критически настроенные исследователи, утверждающие, что защитные приспособления вообще не имеют значения, так как известны случаи, когда такие приспособления оказывались недействительными, отличаются широтой взглядов, заслуживающей если не сочувствия, то во всяком случае внимания.

Значительно меньшего внимания заслуживают критики, искусственно выхватывающие отдельные случаи миметического сходства и распространяющие объяснения, приложимые к данным случаям, на явление мимикрии в целом. Чем глубже мы знакомимся с явлением мимикрии, тем более убеждаемся, что для объяснения его необходимо привлечение естественного отбора и что причины мимикрии те же, что и причины эволюции вообще.

Один из авторов—Карпентер—выступает скорее как полевой исследователь, чем как кабинетный ученый, и рассматривает мимирию не отвлеченно, а разбирает отдельные примеры, доказывающие, что теория мимирии зиждется на прочном фактическом фундаменте.

Мы приносим глубокую благодарность профессору Пауль-тону за разрешение сфотографировать экземпляры из коллекции, находящейся в его ведении. Авторы крайне обязаны его вдохновляющим трудам, ибо никакая работа по мимирии не может быть предпринята без постоянных ссылок на Пауль-тона, и его имя будет всегда пользоваться глубоким уважением среди исследователей, работающих над этим захватывающим вопросом. Кроме того один из авторов—Форд—приносит свою искреннюю благодарность Э. С. Гудричу и Р. А. Фишеру за оказанную ими помощь.

К а р п е н т е р, Ф о р д

Оксфорд, апрель 1933 года

ОГЛАВЛЕНИЕ

От издательства	3
Предисловие	5
Введение	9
ЧАСТЬ I	
Исторический очерк	12
ЧАСТЬ II	
Современные данные	24
ЧАСТЬ III	
Генетика мимикрии	88
Цитированная литература	105
Указатель имен	108
Указатель латинских названий	110

ВВЕДЕНИЕ

Мимикрия, что буквально значит подражание, строго говоря, обозначает сознательное присвоение отдельной особью в целях личной выгоды свойств, присущих другой особи. Поэтому применять выражение мимикрия в отношении насекомых,— а именно с ними мы будем иметь дело в настоящей книге—кажется совершенно неподходящим. Но этот термин настолько общепринят и удобен, что его приходится широко применять..

Сходство одного насекомого с другим нужно отличать от сходства насекомого с окружающей средой, которое часто обозначают как «покровительственную окраску». Это надо учитывать при классификации различных типов окраски, установленных Паультоном (Poulton, 1889). Последний предложил три основные подразделения окраски: апатетическую, или обманную, сематическую, или предупреждающую, и эпигамическую, или брачную.

Апатетическая окраска обуславливает сходство животного с известной частью окружающей среды, т. е. она является «обманной», что и указывается самим названием.

Сематическая окраска предупреждает врага, тогда как эпигамическая окраска проявляется лишь на период спаривания.. Дарвин, размышляя о половом отборе и о красоте бабочек, им определяемой, пришел к выводу, что яркие краски гусениц не являются следствием п о л о в о г о отбора. Он запросил по этому поводу Уолтеса и получил в ответ следующее дальновидное соображение: по всей вероятности такие гусеницы благодаря их неприятному вкусу не подвергаются нападению и во избежание подобных попыток (которые могли бы оказаться пагубными для этих слабых созданий) всякое указание на их несъедобность являлось бы для гусениц выгодным, так как, будучи узнаны, они не подвергались бы нападению (более подробные данные с ссылками на источники см. Poulton, 1909). Такого рода окраска называется апосематической (предостерегающей), потому что она отпугивает врага, и на доказательстве реальности ее эффекта зиждется теория мимикрии.

Выяснение значения предостерегающей окраски является новейшим достижением, но самый факт сходства с окружающей средой был известен с давних пор, так как каждый путешествен-

ник сообщал о насекомых, ошибочно припятых за цветы, ветки, камни и т. п. Паульстон выделил такого рода обманчивое сходство под названием криптического (покровительственного) и сблизил его с другим явлением, на котором мы остановимся ниже.

Криптическая окраска, которая скрывает животное, может выражаться, во-первых, в сходстве с общим фоном среды. Примером этого может служить пустынное насекомое, имеющее песчаную окраску, или зеленый кузнечик, скрывающийся в траве. Такая окраска обозначается как общая прокриптическая окраска. Особое внимание вызывают случаи, когда животное обнаруживает сходство в деталях с отдельными небольшими предметами своей среды. Это явление было выделено под названием специальной прокриптической окраски.

Второй раздел апатетической окраски охватывает случаи, когда одно насекомое настолько походит на другое насекомое, что может быть принято за него. Очевидно, что такое сходство имеет значение лишь в том случае, если насекомое, которому подражают (модель), лучше защищено от врагов, чем подражающее ему насекомое (имитатор—*mimic*). Следовательно в данном случае подражающая форма своей сематической окраской лишь обманывает врага. Такая окраска обозначается как псевдоапосематическая (лжепредостерегающая).

Здесь необходимо подчеркнуть два противоположных смысла, в которых вообще употребляется слово «модель». Как пример одного смысла можно взять модель корабля, которая представляет собой уменьшенную копию настоящего корабля и следовательно является его имитатором при игре в войну. Примером другого смысла будет модель платья: оно является уже предметом, которому подражают. Мы употребляем слово модель в последнем смысле.

Насекомое, обладающее криптической (покровительственной) окраской, спасается от врага благодаря тому, что оно остается незамеченным. Насекомое с апосематической (предостерегающей) окраской—благодаря тому, что оно как бы заявляет о своей несъедобности, а насекомое с псевдоапосематической (лжепредостерегающей) окраской существует за счет «дурной славы» своего образца, т. е. живет благодаря обману, так как само по себе оно безвредно.

Мимикрию слишком часто рассматривают как обособленное явление, которое нуждается в специальном объяснении. Однако, наоборот, специально-прокриптическая и псевдоапосематическая окраски аналогичны друг другу, так как первая подражает растительным или минеральным предметам среды, вторая же—определенному животному.

Чем глубже мы изучаем отдельные явления мимикрии, тем

более мы убеждаемся, что они связаны с другими явлениями окраски и что наилучшее объяснение всем этим явлениям дает естественный отбор. То, что мимикрия была открыта и изучена на примерах бабочек, было причиной ряда недоразумений. Критики, мало знакомые с работами, сделанными на полевом материале или материале Оксфордского и Трингского музеев, приводят примеры с бабочками, которые по их мнению могут быть объяснены иначе, чем естественным отбором, и считают, что они опровергли теорию мимикрии.

Явление мимикрии лучше всего изучать на бабочках (*Lepidoptera*) по причине легкости собирания среди них больших серий, необходимых для сравнения, а также большой поверхности их крыльев, на которой отчетливо выступает всякое ничтожное отклонение рисунка. Но самые замечательные примеры миметического сходства наблюдаются у насекомых, относящихся к разным отрядам, и даже у форм, относящихся к разным классам типа членистоногих.

Некоторые критики считают мимикрию измышлением кабинетных ученых, но в действительности мы имеем как раз обратную картину: первые исследователи, описавшие и давшие объяснение этому явлению, были виднейшими полевыми натуралистами, которые построили свои выводы на примерах, полученных непосредственно из живой природы. Наоборот, множество возражений было выдвинуто кабинетными исследователями, но они не умножили наблюдений, на которых она зиждется.

Мимикрия—явление живой природы, а не мертвых музейных объектов. Кто раз был введен ею в заблуждение на примерах, полученных непосредственно из живой природы, тот не может сомневаться в реальности ее существования.

В первой части данной книги кратко излагаются оригинальные работы Бэтса и дополнительные исследования Уоллеса, Траймена и Фрица Мюллера. Во второй части этот основной материал дополнен новейшими данными. Цифры ссылок в первой части соответствуют параграфам второй части, в которой основные мысли исследователей изложены более подробно. В третьей части мимикрия рассматривается с точки зрения генетики.

Авторы разделили работу между собой следующим образом: I и II части составил Карпентер, III часть—Форд.

ЧАСТЬ ПЕРВАЯ
ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК
ИССЛЕДОВАНИЯ БЭТСА

Первое научное обоснование мимикрии было дано Бэтсом (1862) на бабочках из долины Амазонки, причем почти исключительно на формах, которые тогда относились к семейству *Heliconidae*. Бэтс разделил этих бабочек на две основные группы: на «данаид», стоящих близко к большому семейству *Danaidae*, и на «акреид», близких к подсемейству *Acraeinae*. Первые в настоящее время известны как *Ithomiinae*, последние—как *Heliconinae*. Бэтс указал, что бабочки группы данаид-геликонид, как и их представители из Старого Света, «дают многочисленные примеры миметического сходства с другими бабочками своей страны, принадлежащими к различным семействам». *Heliconidae* были описаны как чисто лесные (§ 1) насекомые, чрезвычайно многочисленные и заметные, обладающие медленным полетом (§ 2), ведущие стадную жизнь (§ 3) и держащиеся на цветах. Их личинки обычно питаются совместно, образуя значительные скопища (§ 4).

Большинство форм имело очень ограниченное распространение и считалось географическими разновидностями. Но в то время как многие из них хорошо отличались между собой, другие обладали большой изменчивостью со всеми переходами от простых индивидуальных отличий до хорошо выраженных локальных рас (§ 5).

Бэтс полагал, что многие виды возникли от местных разновидностей благодаря изоляции. Эти бабочки обнаруживали в различной степени способность к изменению под влиянием местных условий: многие виды рода *Heliconius* остались неизмененными на всем обширном ареале, в котором *Ithomia* и *Narcogenes* были представлены рядом локальных рас. Только путем изучения географических взаимоотношений между разновидностями варьирующих видов может быть найден ключ к объяснению процесса видообразования (§ 6).

«Самое интересное в естественной истории *Heliconidae*—это миметические аналогии, которые проявляют многие виды

из рассматриваемого семейства. Под миметическими аналогиями подразумевается сходство в общем облике, форме и окраске (§ 7) между представителями очень отдаленных семейств» (§ 8).

Виды, населяющие определенные местности, сосуществуют с другими видами, которые подражают им (§ 9) и часто совершенно неотличимы от них (§ 10). Они летают в тех же частях леса, где летают их модели, при этом часто вместе с ними (§ 11), и географическим расам моделей соответствуют географические расы или виды имитаторов (§ 12). Что именно *Heliconidae* являются предметом подражания, следует из того, что «всем им свойственен общий семейству облик, тогда как аналогичные им виды сильно отличаются от систематически ближайших форм и как бы искажены для достижения сходства» (§ 13). Далее приводится описание видов *Ithomia*, которые крайне богаты особями, но в то же время каждый вид хорошо отличим и устойчив. Им подражают с различной степенью совершенства очень редкие и изменчивые формы бабочек из группы пьерин, именно виды рода *Leptalis* (ныне называемого *Dismorphia*). «Здесь мы наблюдаем природу, которая как бы стремится достигнуть полного подражания» (§ 14). Выражены даже мельчайшие подробности сходства, например в окраске усиков и пятнистости брюшка (§ 15). Бэтс отметил всю трудность определения границ отдельных видов в таком полиморфном сборище, соединенном промежуточными особями (§ 16). Он указал также на то, что эти формы не могли «возникнуть путем простых видоизменений, или скачками, в течение одного поколения» (§ 17). Подобные миметические аналогии наблюдаются в Старом Свете среди семейства *Danaidae*, но не известно ни одного случая, чтобы тропические виды одного полушария подражали формам, принадлежащим другому полушарию (§ 18). Миметические аналогии наблюдаются и в других отрядах кроме чешуекрылых, например среди паразитических пчел и мух, подражающих строящим гнезда пчелам, за счет которых они живут (§ 19).

«*Heliconidae* не только служат объектом подражания, но и сами являются в некоторых случаях подражателями: иначе говоря, они подражают друг другу, и это наблюдается во многих случаях» (§ 20). Рассмотрев «совершенно поразительное по своим деталям и явно преднамеренное сходство» имитаторов с моделями, Бэтс указывает, что «эти черты у копий наиболее соответствуют природным условиям, создающим особенно обманчивое впечатление при наблюдении насекомого в естественной обстановке» (§ 21). Так как очевидно, что сходство бабочки с осой должно защитить бабочку от врагов, которые не трогают ос, Бэтс задает вопрос, «не может ли геликонидная окраска, свойственная лепталидам, служить для тех же целей? Является ли возможным ввиду чрезвычайной многочисленности

одного вида и бедности особями другого, что бабочки, напоминающие геликонид, избавлены от преследования, которому подвергаются бабочки *Leptalis*?»

Часто наблюдается общее сходство между видами, живущими в сходных условиях, но это не является подражанием одного вида другому, а лишь подготавливает путь к такому подражанию (§ 22). «Повидимому причины, вызывающие миметические аналогии, не могут влиять на формы, не обладающие уже общим сходством» (§ 23).

Специфические миметические аналогии, проявляющиеся в подражании *Heliconidae*, представляют собой явления совершенно такого же порядка, как сходство жука с корой дерева, по которой он ползет, и это сходство не может быть объяснено как результат общих причин, действующих и на дерево и на животное. Сходство с испражнениями гусениц и птиц приводится как явление того же порядка (§ 24).

Как на самый необычный случай мимикрии, который Бэтс когда-либо наблюдал, он указывает на «очень большую гусеницу, которая меня поразила своим сходством с маленькой змеей» (§ 25).

Способы, которыми животные противодействуют многочисленным окружающим их неблагоприятным условиям, бесконечно разнообразны. И «приспособительное сходство беззащитного вида к другому виду, процветание которого указывает, что он пользуется особыми преимуществами, следует отнести к явлению маскировки».

Почему *Heliconidae* так многочисленны и им подражает такое большое число форм? По всей вероятности благодаря своему своеобразному запаху и выделениям они неприятны на вкус для своих врагов (см. ниже § 42). Только что убитые бабочки геликониды из группы данаид, когда они были выставлены на просушку, менее подвергались нападению «вредителей» (§ 26).

«Я никогда не наблюдал, чтобы птица (§ 27) или стрекоза преследовали стаи медленно летающих в лесах *Heliconidae*, хотя они представляли легкую добычу. Точно так же, когда эти бабочки отдыхали на листьях, их повидимому не трогали ящерицы (§ 28) и хищные мухи из семейства *Asilidae*, которые часто нападают на бабочек других семейств» (§ 29).

Крайне интересная выдержка указывает, что такое толкование не пригодно для объяснения подражания бабочкам *Heliconidae* из группы данаид других видов того же семейства и что существуют роды, содержащие миметические виды наряду с видами, которые являются предметами мимикрии для членов других семейств (§ 30) (Мюллеру удалось найти объяснение этому явлению). Бэтс указывает, что *Pieridae*, к которым принадлежит род *Leptalis*, подвергаются преследованию, и что можно