

УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

На правах рукописи

В. Н. БОЛЬШАКОВ

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ И
ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОЛЕВОК
РОДА *CLETHRIONOMYS*

Автореферат диссертации на соискание
ученой степени кандидата
биологических наук

Научный руководитель — доктор
биологических наук, профессор
С. С. Шварц

Свердловск
1962

УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

На правах рукописи

В. Н. БОЛЬШАКОВ

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ И
ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОЛЕВОК
РОДА CLETHRIONOMYS

Автореферат диссертации на соискание
ученой степени кандидата
биологических наук

Научный руководитель — доктор
биологических наук, профессор
С. С. Шварц

Свердловск
1962

Работа выполнена в Институте биологии Уральского филиала АН СССР.

Защита состоится в Объединенном Ученом Совете при Институте биологии Уральского филиала АН СССР
(г. Свердловск, ул. 8 Марта, 202) в 221 11. 1963 г.

Дата рассылки автореферата
«291 XII 1962 г.

И в настоящее время, когда в центре внимания биологии стоит биохимическая и биофизическая расшифровка биологических процессов, углубленное изучение важнейших общебиологических проблем и среди них в первую очередь—проблемы вида и видообразования, не только не утратило, но, обогащенное новыми фактами, идеями, теориями, приобрело еще большее значение. Это объясняется не только громадной теоретической актуальностью указанной проблемы, но и ее большим практическим значением (оценка влияния среды на организм, акклиматизация подвидов, дробная стратиграфия четвертичных отложений и т. д.). Естественно, что для решения этой исключительно сложной общебиологической проблемы необходимо тщательное изучение внутривидовой изменчивости животных, относящихся к различным систематическим группам.

Перед нами была поставлена задача—изучать географическую и индивидуальную изменчивость грызунов по комплексу признаков современными методами исследования на примере видов рода *Clethrionomys*—хорошо очерченной группы полевок, обладающей широким ареалом распространения и состоящей из небольшого числа видов. Особое внимание уделялось изучению закономерностей географической изменчивости видов на участке сплошного ареала, сопоставлению изменчивости близких видов при продвижении на север и в горы.

Специфика работы состоит в параллельном изучении географической изменчивости ряда экsterьерных признаков, общепринятых в качестве таксономических, и интерьерных признаков, чутко реагирующих на изменение внешней среды, на фоне тщательного изучения внутрипопуляционной изменчивости. Это создает благоприятные условия для трактовки полученных данных при решении отдельных проблем видообразования.

Диссертация состоит из 7 глав и заключения. Общий ее объем составляет 227 страниц машинописи. Список литературы включает 396 названий (253 русских и 143 иностран-

ных). В диссертации приводятся 28 таблиц, 39 графиков, 12 фотографий.

Глава 1. (ВВЕДЕНИЕ). СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ УЧЕНИЯ О ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

В главе дано краткое изложение основных вопросов учения о внутривидовой изменчивости. Указывается, что при политипической концепции вида, где вид рассматривается как «система географических викарирующих рас» (Гептнер, 1958), изучение подвидов имеет важное значение. В последнее время было показано, что подвиды характеризуются не только внешними морфологическими, но и экологическими, физиологическими и другими особенностями (Гептнер и Цалкин, 1947, Слоним, 1950, Калабухов, 1935, 1954, Калабухов и Ладыгина, 1953, Шварц, 1954, 1958, 1960, Herter, 1935, 1943, Cook and Nappo, 1954). Поэтому в теоретических работах, посвященных изучению природы подвидов, последние анализируются не только общепринятыми методами, но и методами биохимического, цитологического, физиологического и др. анализа.

В то же время в практической работе систематики пользуются, как правило, лишь ограниченным числом морфологических показателей («таксономических признаков»). Однако всестороннее изучение подвидов на современном этапе необходимо. Этому положению в главе дается широкая аргументация, оно используется в дальнейшем при анализе наших материалов. Там, где в силу специфики материала, выделение подвидов проводится в основном по морфологическим показателям, оно должно проводиться с учетом других форм изменчивости (индивидуальной, биотопической, возрастной, сезонной).

В главе дана характеристика этих форм изменчивости. Наличие большого количества случайных групп, описанных в качестве подвидов, установление значительной внутривидовой изменчивости и многих признаков, изменяющихся по типу клина, привели к тому, что некоторые авторы (Терентьев, 1957; Voous, 1954, Pimentel, 1959, Nagteiger, 1961) пришли к выводу о нецелесообразности дальнейшего употребления понятия «подвид». Изучение географической изменчивости П. В. Терентьев считает необходимым начинать с установления характера внутривидовой изменчивости отдельных признаков.

Рядом исследователей (Lidicker, 1960, Шварц, 1961, Pas-

тег, 1961) были приведены данные, показывающие, что внутривидовое формирование и клинальная изменчивость признаков должны рассматриваться как две стороны одной географической изменчивости вида, объективное выделение подвидов возможно только на фоне общей географической изменчивости вида. Это важнейшее положение было подчеркнуто на Первом Всесоюзном совещании по млекопитающим (1962), где среди очередных практических задач в области систематики были названы (Гептнер, Матвеев, Наумов, 1961): «ревизия и установление расовой структуры и клинальной изменчивости видов фауны СССР и Палеарктики».

Глава II. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РОДА *CLETHRIONOMYS*

Глава посвящена рассмотрению вопросов палеонтологии, географического распространения, экологии, практического значения и систематики изучаемой группы. Внутри рода, кроме четко дифференцированных видов, имеется ряд форм нейского систематического ранга, что приводит к различной оценке количества видов различными авторами (например, Громов и Гуреев, 1962, Blair W, Blair A, Brodkorb, Cadle, Mooge, 1957).

В главе приведен обзор подвидов евразиатских и дан общий список подвидов американских *Clethrionomys*. Из анализа описанных подвидов трех наиболее распространенных видов рода (европейской рыжей, сибирской красной и красносерой полевок) следует, что внутривидовая систематика этих видов основывается, главным образом, на незначительных отличиях в окраске меха. По краинологическим признакам, как это следует из диагнозов многих подвидов и специальных исследований (Россолимо, 1961, 1962), большинство описанных подвидов не имеет достоверных отличий. Общее число принимаемых подвидов полевок в крупнейших систематических сводках сильно колеблется. В главу также включено описание материала и методики работы.

Материал и методика

Основной материал был собран во время полевых работ на Южном, Среднем, Северном и Приполярном Урале, в Удмуртской АССР, в отдельных районах Зауралья (Тюменская область, с. Демьянское) и на Тянь-Шане (Заилийское Алатау) в 1960—1961 гг. Нами использованы сборы экспе-

диций лаборатории зоологии из Курганской области (1947—1949 гг.), с Полярного Урала и полуострова Ямала (1959—1961 гг.), коллекции музеев Московского университета, Уральского университета и Зоологического института АН СССР (отдельные серии), а также материалы, присланые нам проф. К. Ковальским (Польская Народная Республика), доктором Г. Марковым (Народная Республика Болгария), главным зоологом Национального музея Канады проф. А. Бэнфильдом (A. W. F. Banfield), доктором биологических наук В. А. Тавровским, доктором биологических наук М. Я. Марвиным, Ф. Р. Штильмарком, Н. В. Некипеловым, Е. М. Долгоруковым, М. Л. Қалецкой, Л. Я. Топорковой, В. С. Поярковым, В. В. Турьевой, В. Н. Бойковым. Ряд материалов получен нами также из Китайской Народной Республики и с острова Сахалина от сотрудников комплексного научно-исследовательского института АН СССР. И. М. Громовым переданы нам для обработки ископаемые остатки полевок из пещеры «Камень Дыроватый» на р. Чусовой. Всем указанным лицам выражают свою глубокую благодарность.

Для правильного суждения о характере географической изменчивости животных при сравнении популяций из различных точек ареалов изучаемых видов нами использовались только вполне взрослые экземпляры, добывая в одно и то же время года (первая половина лета). При обработке коллекций музеев мы также отбирали экземпляры, отвечающие этим требованиям.

Это привело к резкому сокращению материала, который был нами признан годным для проведения географических сравнений, но исключало возможность ошибочных заключений о различиях между популяциями за счет недооценки возрастных особенностей животных (в разных популяциях они могут проявляться в различной степени) и особенностей животных, принадлежащих различным генерациям (значение последнего обстоятельства подробно обсуждалось ранее—Копенин 1959, Шварц, Копенин, Покровский, 1960). Все полевки были разбиты на возрастные группы по шкале Т. В. Кошкиной (1955). Всего изучено 4911 экземпляров полевок, из них 2591—красных полевок (включая 16 экземпляров американских форм), 1796—рыжих полевок, 376—красно-серых полевок, 142—тяньшаньских полевок, 6—*Cl. gapperi*. Животные обследовались по комплексу признаков, полученные данные обрабатывались биометрически по общепринятым методикам,

позволяющим определить достоверность различий между популяциями и отдельными сериями.

Параллельно изучению важнейших таксономических экстерьерных признаков было проведено изучение изменчивости интерьерных признаков, находящихся под непосредственным влиянием среды, что позволяет анализировать констатируемые географические отличия.

Для характеристики окраски применен метод колориметрической оценки окраски шкурок. Был использован универсальный фотометр ФМ, предназначенный для измерения коэффициентов яркости светорассеивающих образцов и других фотометрических работ. Для цветовой характеристики шкурки приняты 2 показателя: белизна и показатель оттенка. Белизна определялась как среднее значение коэффициентов отражения при работе с красным, зеленым и синим светофильтрами. Показатель оттенка—это отношение коэффициента отражения в красном фильтре к белизне; эта величина говорит о преобладании в окраске животных охристо-рыжих тонов. В совокупности эти два показателя достаточно точно характеризуют окраску шкурки.

Показатели отдельных особей наносятся на график, где по оси ординат откладывается показатель оттенка, а по оси абсцисс—белизна. Многоугольник, описанный линиями, соединяющими крайние точки, дает наглядное представление о пределах вариирования окраски животных сравниваемых групп. Применение этого метода дает возможность характеризовать окраску животных в количественных терминах, что имеет особое значение при проведении различных сравнений.

Глава III. ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛЕВОК РОДА CLETHRIONOMYS

Изучение закономерностей географической изменчивости предполагает прежде всего установление размаха индивидуальной изменчивости отдельных популяций. Это важное методическое требование исходит из факта морфологического разнообразия особей, составляющих популяцию.

Определение размаха индивидуальной изменчивости различных показателей и тем самым установление их пригодности для диагностических целей составляет лишь одну сторону (хотя и достаточно важную) изучения индивидуальной изменчивости. В настоящее время установлено, что индивидуальная изменчивость признаков особей в популяции имеет

приспособительное значение, диапазон индивидуальной изменчивости подвержен географической изменчивости (Шварц, 1954, Никольский, 1955, Терентьев, 1961), поэтому изучение закономерностей индивидуального варьирования имеет самостоятельное, важное для понимания природы приспособляемости популяций к условиям среды, значение.

На основании биометрического изучения 1003 экземпляров красной полевки, 534—рыжей полевки, 30—красно-серой, 103—тяньшаньской полевки, отловленных в одном месте в короткий промежуток времени, установлено, что коэффициенты вариации экстерьерных признаков во всех возрастных группах колеблются от 1,3 до 10,2%. Сравнение диапазонов индивидуальной изменчивости этих признаков у серий полевок из различных районов ареалов видов показало, что они согласуются с приведенными выше у групп—эталонов.

Индивидуальная изменчивость окраски полевок выражается коэффициентом вариации белизны от 8,4% до 16,9%, показатель оттенка от 1,1% до 5,7%, что дает право использовать окраску в качестве надежного диагностического признака. Установлено более значительное индивидуальное варьирование окраски по белизне у красной полевки по сравнению с другими видами.

Представленные материалы говорят также о большой индивидуальной изменчивости строения верхнего третьего коренного зуба (M^3)—признака, часто используемого в систематике рода.

Величины индивидуальной изменчивости важнейших интерьерных показателей—относительного веса сердца, печени, почки, относительной длины кишечника и слепой кишки показывают, что изменчивость интерьерных и экстерьерных признаков соизмерима и при достаточно однородном материале выражается сходными цифрами.

При изучении индивидуальной изменчивости интерьерных признаков полевок из различных районов их ареалов на Урале нами установлена достаточно четко улавливаемая географическая изменчивость коэффициентов вариации относительного веса сердца у рыжей и красно-серой полевок. У обоих видов отмечается уменьшение значений коэффициентов вариации этого признака в направлении с юга на север Шварцем (1960) указывалось, что диапазон изменчивости интерьерных признаков стоит в ясной связи со степенью разнобразия условий существования форм. На примере рыжей полевки на Урале нами выявлена прямая зависимость между

уменьшением диапазона индивидуальной изменчивости относительного веса сердца и увеличением стенотопности вида к северу. Характерно, что у красной полевки—вида в условиях Урала очень эвритопного—подобного уменьшения коэффициента изменчивости не отмечается.

Подтверждением закономерного уменьшения коэффициента вариации индекса сердца рыжей и красно-серой полевок при обитании их все в более суровых условиях служит и падение его при подъеме в горы, аналогичное падению при продвижении к северу.

Четкого изменения коэффициентов вариации остальных интерьерах признаков к северу не наблюдается. По-видимому, изменичивость их в большей степени подвержена влиянию различных факторов: микроклиматическим условиям местообитания, пищевой специализации и т. д.

Как крайнее развитие индивидуальной изменчивости⁷ в отдельных популяциях животных может иметь место полиморфизм—наличие различных типов (фаз) в одной популяции, причем было показано (Кириков, 1934, Гершензон 1945 а, б, Северцов, 1951, Шварц, 1959), что зачастую указанные типы обладают и различными биологическими особенностями. При этом они имеют и различное значение в практическом аспекте: различная стоимость меха разных цветовых фаз, различная роль в передаче инфекции (Дмитриева, 1949). Нами на территории природного очага уральской геморрагической лихорадки в Удмуртской АССР обнаружены два достаточно четко выраженных типа красных полевок, отличающихся рядом морфологических особенностей. Оба типа зверьков в одной популяции приурочены к различным биотопам, у одного из типов полевок при вскрытии, как правило, обнаруживалась резко увеличенная селезенка багрово-красного цвета. Гистологический анализ таких селезенок показал наличие значительных нарушений в кровоснабжении и резких изменений в сосудистой системе органа. В реакции связывания комплемента с сыворотками крови переболевших людей и эфирными антигенами, приготовленными из патологических селезенок, были получены (П. А. Беляев) положительные результаты в разведениях сывороток от 1:10 до 1:80, что свидетельствует о наличии в органах полевок специфического антигена (вируса). Эти факты и приуроченность полевок указанного типа к лесным кварталам, где происходит наибольшее количество заболеваний этой инфекцией, позволяют сделать вполне обоснованное предположение о различной

роли типов полевок в поддержании природного очага и в передаче инфекций. Разобранный случай показывает, что изучение биологической неоднородности популяции приобретает непосредственное практическое значение.

Г л а в а IV. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛЕВОК РОДА CLETHRIONOMYS НА СПЛОШНОМ УЧАСТКЕ ИХ АРЕАЛА

Значительная протяженность Урала в широтном направлении и в связи с этим наличие в его пределах различных физико-географических зон: степной, лесостепной, зоны тундры и лесотундры, а также своеобразных горных условий с выраженной вертикальной поясностью, являются очень благоприятными при разработке ряда общих вопросов теоретической систематики.

Территория, на которой проводился сбор материала, покрывает 16 широтных градусов: от $51^{\circ} 25'$ с. ш. до $67^{\circ} 20'$ с. ш. и включает все перечисленные выше зоны. В пределах рассмотренного региона исследованная территория практически охватывает весь ареал изученных видов (красной, рыжей и красно-серой полевок) — от крайне южных до крайне северных популяций. Нигде на обследованной территории в распространении красной и рыжей полевок не наблюдается перерывов. То же можно сказать применительно к ареалу красно-серой полевки на Среднем, Северном и Полярном Урале. На изучение географической изменчивости близких видов на сплошном участке их ареалов должно быть обращено особое внимание. Такое изучение имеет прежде всего самостоятельное значение, т. к. содействует выяснению некоторых общих закономерностей географической изменчивости животных. Кроме того, оно дает возможность оценить формообразующее влияние среды на организм, т. к. значение изоляции и истории расселения вида при этом сводится к минимуму.

Показано, что отдельные признаки не подвержены закономерной географической изменчивости, изменение других — длины тела, относительной длины задней ступни и хвоста, относительных размеров черепа, окраски, интерьерных показателей — усматривается вполне отчетливо. Как видно, в число этих признаков входят по существу все важнейшие в таксономическом отношении показатели.

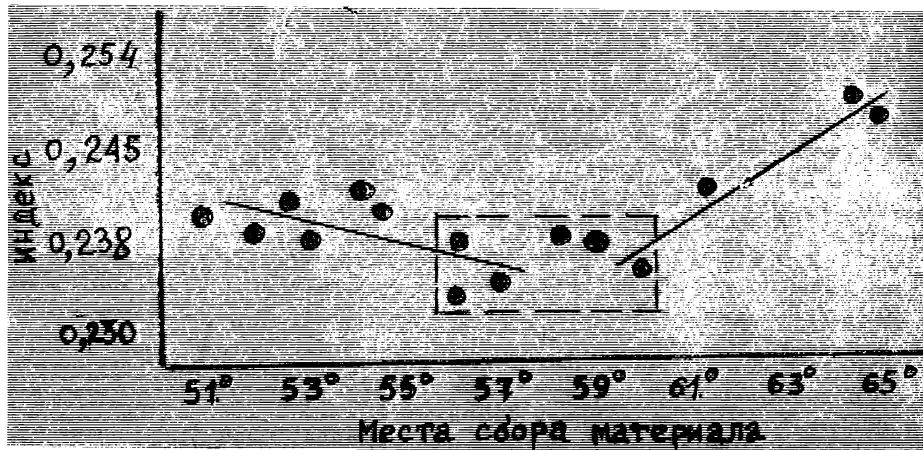


Рис. 1. Географическая изменчивость индекса черепа *мыши полевки* на Урале.

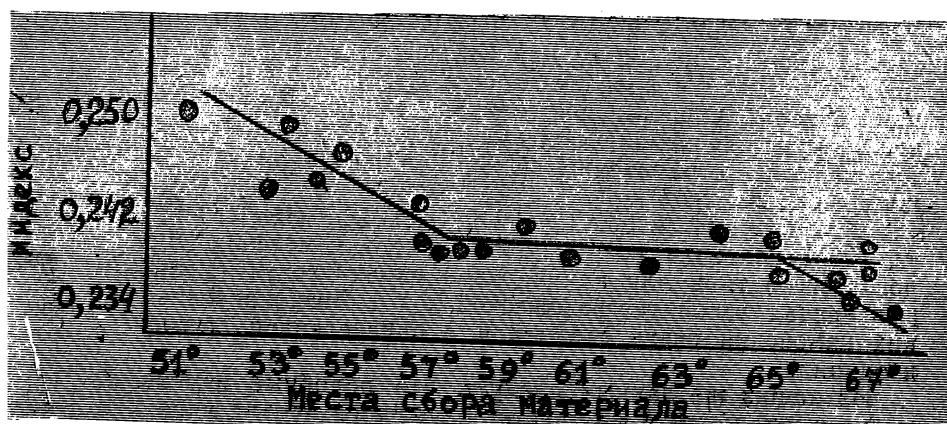


Рис. 2. Географическая изменчивость индекса черепа *мыши полевки* на Урале.

В главе дана конкретная характеристика изменчивости каждого признака у всех трех видов. Анализ представленного материала показывает, что в изменении отдельных признаков при продвижении с юга на север нет «хаоса», о котором нередко говорят различные авторы, занимавшиеся изучением вопросов географической изменчивости. На ограниченном участке сплошного ареала вида те или иные закономерности в изменчивости признаков во всех случаях выявляются достаточно четко. Нельзя, конечно, утверждать, что закономерная географическая изменчивость имеет место у всех видов и проявляется при изучении любых признаков на любом отрезке материала, такое предположение было бы ошибочным. Однако на нашем материале легко показать, что представление об отсутствии географической изменчивости отдельных признаков, или о хаотическом ее проявлении, может явиться следствием недостаточного материала, следствием малого числа точек сбора материала.

Рассмотрение полученных данных делает очевидным, что в пределах сплошного ареала вида не только признаки вида не остаются неизменными, но меняется и само направление их географической изменчивости.

Эта закономерность хорошо иллюстрируется изменчивостью относительных размеров черепа красных и рыжих полевок (рис. 1, 2). Общим для большинства изученных признаков у рыжей и красной полевок является изменение характера изменчивости: постепенная клинальная изменчивость сменяется зоной стабилизации признака на относительно очень ограниченном пространстве (порядка 1—1,5 широтных градусов).

Американские авторы (Lidicker, 1960, Hoffmeister and Torgе, 1961) показали возможность резкого изменения морфологического типа или клинальной изменчивости (step-clin) в пределах узкой географической зоны. Возникновение таких изменений они связывали с определенной степенью изоляции.

Из наших же данных следует, что подобные изменения могут иметь место и на участке сплошного ареала вида при отсутствии каких бы то ни было физических преград.

Нарушение клинальной изменчивости и образование зон стабилизации признака имеет место не только у ряда экстерьерных, но и у интерьерных признаков, значительно более чутко реагирующих на изменение окружающей среды.

Так, у красной полевки в пределах степной и лесостепной зоны наблюдается статистически достоверное увеличение

относительного веса сердца от 5,7% до 6,6% после чего этот показатель до крайнего северного предела распространения остается по существу на одном уровне.

У рыжей полевки южные популяции имеют сходные величины относительного веса сердца (5,4%—5,6%), между 55° и 60° с. ш. отмечается увеличение признака до 6,9%, после чего, так же как и у красной полевки, имеют место лишь незначительные, статистически недостоверные, колебания.

У рыжей полевки наблюдается после зоны стабилизации признака (51—55° с. ш.) уменьшение относительной длины кишечника с 649% до 586%. В то же время у этого вида к северу происходит увеличение слепой кишки, особенно сильно проявляющееся на крайнем северном пределе распространения.

У красной полевки наблюдается постепенное увеличение относительной длины кишечника с юга на север (643%—751%), причем длина слепой кишки остается на всем протяжении ареала одинаковой.

Различное изменение размеров кишечника и слепой кишки у рыжей и красной полевок к северу стоит в тесной связи с особенностями изменения их питания, особенно в северных частях ареала, где рыжая полевка является типичным степноголемом (Воронцов, 1961), а для красной полевки характерна эврифагия.

В основе адаптации организма к условиям существования лежит сохранение энергетического баланса (Калабухов, 1946). На существенные изменения условий существования организм отвечает определенными изменениями обмена веществ. Наиболее четко эти изменения могут быть уловлены при изучении географической изменчивости указанных интерьера показателей, как признаков, непосредственно реагирующих на изменение условий внешней среды. Как указано выше, интерьера показатели не изменяются строго параллельно изменениям условий среды. Отсюда уже теоретически можно было бы предполагать, что изменение таких морфологических признаков, как размеры тела, черепа, их пропорций, окраска не обязательно должно быть постепенным при постепенном изменении условий. Действительно, на нашем материале видно, что как в изменчивости интерьера, так и в изменчивости экстерьера признаков при постепенном изменении условий среды (с юга на север на сплошном участке ареала) имеют место резкие изменения клинальной изменчивости признака в пределах узкой географии.

физической зоны, причем возникать такие изменения могут без наличия изоляций.

Т. к. в настоящее время рядом исследователей (Lidicker, 1960, Pasteur, 1961) признается, что во многих случаях подобные резкие изменения клина ограничивают популяции, заслуживающие выделения в подвиды, то приведенные материалы указывают на важнейшую роль среды обитания в формировании подвидов (подразумевается как непосредственное, так и опосредованное естественным отбором действие среды).

Характеристика групп популяций

Показано, что группе популяций определенного участка ареала вида может быть дана общая морфологическая характеристика. На этой возможности основано выделение внутривидовых таксономических подразделений — подвидов.

В пределах обследованного нами района популяции красной полевки четко распадаются на 3 группы: лесостепные, лесные и тундровые (напоминаем о некоторой условности этих обозначений). Группа лесных популяций характеризуется тем, что на всем громадном участке ареала (более 1000 км в широтном направлении) ни один из важнейших диагностических признаков не подвергается клинальной изменчивости. Это свидетельствует о том, что при тщательном подборе материала удается показать полную стабильность признака на огромной территории, что в свою очередь позволяет дать сравниваемым группам популяций красной полевки четкую морфологическую характеристику.

Лесные популяции занимают участок ареала вида между 57° и 67° с. ш. отличаются крупными размерами тела (97—98 мм), относительно длинным хвостом (34—35% к длине тела) и короткой задней ступней (17,3—17,8% к длине тела). Относительные размеры черепа малы (23,9—24,2% от длины тела).

Тундровые популяции занимают крайние северные участки ареала вида. Отличаются крупными размерами тела (как у лесных популяций), очень коротким хвостом (30,4—30,9%), короткой ступней (как у лесных популяций). Череп очень короткий (23,5—23,8). Окраска бледная (показатель оттенка меньше 160, белизна 6—9).

Лесостепные популяции занимают участок ареала вида между 51° и 57° с. ш. Длина тела и относительная длина хвоста меньше чем у лесных популяций, и закономер-

но увеличиваются к северу. Относительная длина черепа и задней ступни больше, чем у лесных популяций, и закономерно уменьшаются к северу. По окраске от лесных популяций не отличаются.

Как видно, несмотря на то, что в пределах изученного участка ареала красной полевки наблюдается и клинальная изменчивость, характеристика групп популяций может быть дана вполне четко и проведение границ между этими группами не представляет затруднений.

Важно подчеркнуть, что проведенные на основании морфологических особенностей животных границы между популяциями хорошо совпали с границами физико-географических зон (лесостепь — лесная зона — тундра).

В этой связи особый интерес представляют особенности тундровых популяций красной полевки. В пределах тундры (точнее — северной лесотундры и южной тундры) изучены две популяции красных полевок: с поймы р. Хадыты и поймы р. Полuya. Популяции эти разделены пространственно, между ними проходит Нижняя Обь — непреодолимая физическая преграда. Непосредственная генетическая связь между популяциями отсутствует. Хадытинская популяция сформировалась за счет продвинувшихся в тундру полевок, населяющих лесную зону левобережья Оби, полуйская — генетически связана с полевками Западной Сибири. Несмотря на это, обе популяции практически тождественны, обладают комплексом общих признаков, отчетливо различающих их от полевок «лесного» типа. Граница между «тундровыми» и «лесными» красными полевками может быть проведена очень отчетливо. Полевки, добываясь в пойме р. Собь (Полярный Урал), обладают всеми признаками «лесных» полевок, несмотря на то, что район их распространения выходит за северную границу лесной зоны, а развитие лесной растительности в пойме Соби определяется локальными условиями.

Из сказанного не следует, что границы между морфологически отличными группами популяций всегда совпадают с границами физико-географических зон. Этому ожиданию нет теоретических предпосылок, оно не подтверждается и на нашем материале (рыжие полевки северных районов лесной зоны очень резко отличаются от полевок Среднего Урала). Однако совпадения, наблюдающиеся в отдельных случаях, подчеркивают связь морфологических признаков отдельных популяций с условиями их обитания.

Углубленные исследования указанных вопросов позволят конкретизировать проявления общей закономерности и по-

служить основой для их практического использования (например, при акклиматизации подвидов пушных животных).

Глава V. О ВИДОСПЕЦИФИЧНОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОЛЕВОК РОДА *CLETHRIONOMYS*

Как указывалось в главе IV, общие закономерности у сравниваемых видов совпадают: зоны клинальной изменчивости сменяются зонами стабилизации отдельных признаков, что и создает определенные предпосылки для выделения групп популяций, обладающих сходными морфологическими признаками.

Однако, конкретное проявление этих общих закономерностей у видов специфично различно. Эти различия могут быть обобщены следующим образом. Если по отдельным признакам и в отдельных участках ареала направление географической изменчивости у видов рода совпадает, то нередки и обратные случаи, когда направление изменчивости сравниваемых форм оказывается диаметрально противоположным или выражено в различной степени. Все эти различия свидетельствуют прежде всего о том, что конкретные закономерности географической изменчивости даже у близких видов в сходных условиях среды — различны; это дает нам право говорить о видоспецифичности географической изменчивости. Реакция вида на изменение географической среды обитания — важнейший видовой признак (Шварц, 1959).

Видоспецифичность географической изменчивости находит свое выражение в различном проявлении морфологических особенностей вида на разных участках ареала.

Явление «расхождения признаков» в районах совместного обитания близких видов известно для всех классов позвоночных и охватывает морфологические, экологические, физиологические и поведенческие признаки. Подобное расхождение признаков иностранные авторы (Moog, 1954, Blair, 1955, Brown and Wilson, 1956) объясняют прежде всего отбором, направленным на уменьшение возможности конкуренции между близкими видами и межвидового скрещивания.

Из нашего материала следует, что характер и направление изменчивости целого ряда признаков у красной полевки не меняется и в тех районах, где отсутствует рыжая полевка, например, в Зауральской лесостепи. Наряду с этим, на Среднем Урале и в Приуралье (Удмуртская АССР), где красная и рыжая полевка отлавливаются совместно на од-

них и тех же участках леса, различия между ними как по морфологическим, так и по ряду экологических признаков, наименьшие. Эти факты указывают, что различный ход географической изменчивости близких видов определяется в основном не конкурентными взаимоотношениями (хотя отбрасывать этот фактор и нельзя), а различной реакцией видов на изменение географической среды обитания.

Закономерности географической изменчивости близких видов должны обязательно учитываться при проведении сравнительной видовой диагностики, особенно красной и рыжей полевок. В лесостепной зоне Урала красная полевка отличается от рыжей меньшей величиной, значительно более коротким хвостом, большими относительными размерами черепа, резким преобладанием в окраске красных тонов. В средней полосе лесной зоны различия между видами выражены гораздо слабее, а при сопоставлении сравниваемых видов из различных районов (например, южноуральских красных полевок с северо-уральскими рыжими полевками) теряет свое диагностическое значение даже такой важный признак, как различия в окраске: большая часть красных полевок укладывается в диапазон изменчивости окраски рыжих полевок.

Важное практическое значение имеет разработка методов видовой диагностики рыжей и красной полевок по краиниологическим признакам.

Наши материалы показывают, что из-за значительной трансгрессии абсолютное большинство этих признаков не может быть использовано. Достаточно надежным критерием для диагностики рыжей и красной полевок на Урале (но не на всех участках ареала видов) является абсолютная длина зубного ряда: 82,8% исследованных рыжих полевок имеет длину зубного ряда 5,0—5,5 мм, в то время как лишь 7,5% красных полевок характеризуется сходными значениями этого показателя.

Морфологические особенности популяций служат лишь внешним отражением более глубоких приспособлений организма к созданию наиболее благоприятных условий обмена веществ и поддержания энергетического баланса. Одним из путей к познанию таких приспособлений является изучение географической изменчивости важнейших интерьерных признаков.

Очень отчетливо проявляется различная изменчивость отделов пищеварительного тракта полевок от характера питания в разных частях ареала.

В предыдущей главе было показано, что при наблюдающейся общей закономерности увеличения относительного веса сердца при продвижении на север и в горы у всех трех видов полевок конкретные проявления этой закономерности имеют существенные различия. Различна географическая изменчивость у всех трех видов и относительного веса почки. Если у красной и красно-серой полевок северные популяции не имеют существенных отличий от южных, у рыжей полевки отмечается хорошо выраженное увеличение этого показателя на Северном и Полярном Урале, т. е. обитание этого вида в северных районах связано с интенсификацией обмена веществ.

Т. к. в этих случаях изменчивость связана не с каким-то определенным фактором, как в случае изменчивости размеров кишечника, а с общеклиматическими условиями существования вида, географическая изменчивость указанных интерьерных показателей говорит о различном, специфичном для каждого вида, приспособлении к этим условиям.

Видоспецифичность географической изменчивости даже у близких видов приводит к тому, что при изменении окружающих условий, даже в том случае, когда по ряду экстерьерных и интерьерных признаков в отдельных районах ареала виды не отличаются, полного морфологического сближения между ними не происходит, т. к. по другим признакам, изменение которых у видов идет зачастую в противоположных направлениях, видовые отличия остаются значительными.

При изучении географической изменчивости основных интерьерных признаков можно подойти к решению некоторых важных практических вопросов.

Красная и красно-серая полевки идут на Урале значительно дальше на север, чем рыжая. Однако причины этого явления неясны. Как показывает изучение интерьерных признаков, одним из важнейших определяющих факторов, позволяющих красной полевке жить в более северных широтах и условиях высокогорья, где отсутствует рыжая полевка, является способность этого вида к усвоению широкого ассортимента кормов, отражающаяся в особенностях строения пищеварительного тракта. Г. Б. Ливчак (1959), С. С. Шварцем (1959) было показано, что освоение Крайнего Севера типичными субарктами сопровождается не повышением, а снижением интенсивности их обмена веществ.

Приведенные выше данные об изменениях относительного веса почки говорят о том, что продвижение к северу, не вызывающее значительного увеличения обмена веществ у крас-

ной полевки, ведет к интенсивности обмена у рыжей полевки. Не приходится сомневаться, что, с одной стороны — необходимость поддержания высокого уровня обмена веществ, а с другой стороны — питание в северных районах грубой и малокалорийной пищей препятствуют продвижению рыжей полевки севернее какого-то предела.

Локальная и биотопическая изменчивость

При рассмотрении географической изменчивости ряда признаков полевок рода было выявлено наличие отклонений в отдельных популяциях от общего хода изменчивости. Теоретическая возможность проявления подобных случаев локальной изменчивости вполне вероятна, т. е. во-первых, само действие различных факторов среды может быть очень разнообразным и часто трудноучитываемым, во-вторых, некоторые морфологические особенности, не имеющие селективного значения, внутри отдельных популяций могут быть обусловлены генетико-автоматическими процессами.

Что касается причин, вызывающих отклонения морфологических признаков от общих закономерностей географической изменчивости непосредственно под влиянием условий среды, то одной из них, видимо, наиболее распространенной, является изменчивость животных при обитании их в различных биотопах (Наумов, 1948, Андреев, 1955, Попов, 1960). Обитание особей в различных биотопах приводит к увеличению диапазона индивидуальной изменчивости признаков. На нашем материале проявления биотопической изменчивости хорошо видны на примере рыжих полевок из Оренбургской области, когда обитание в сухих и влажных биотопах привело к значительному увеличению диапазона индивидуальной изменчивости окраски.

Случаев локальных отклонений в изменчивости признаков наблюдается немногого, проявления локальной изменчивости признаков не затушевывают общих закономерностей и общего направления географической изменчивости.

Глава VI. СООТНОШЕНИЕ КЛИНАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ И СТРУКТУРЫ ВИДА

Как указано в главе 1, ряд авторов (Терентьев, 1957, Voous, 1954, и др.) пришли к выводу о нецелесообразности употребления понятия «подвид» и необходимости изучения внутривидовой изменчивости в терминах клинальной изменчивости. Однако уже наличие четко выраженных подвидов

(белка-телеутка, подвиды благородных оленей, медведей и т. д.), заставляет критически относиться к крайнему выражению подобной трактовки внутривидовой изменчивости.

Все лесостепные и лесные популяции красной полевки на Урале по окраске образуют гомогенную группу (рис. 3). Внутри нее наблюдается хорошо выраженная клинальная изменчивость ряда признаков, сменяемая зоной стабилизации (глава IV). Анализ коррелятивных связей между изменением размеров тела и изменчивостью других частей тела и черепа свидетельствует о том, что в пределах этой группы закономерности соотносительного роста отдельных органов и частей тела остаются неизменными, т. е. отличия в пропорциях отвечают закономерностям аллометрического роста. Учитывая также сходство в окраске лесостепных и лесных популяций, выделение в данном случае подвидов было бы необоснованным.

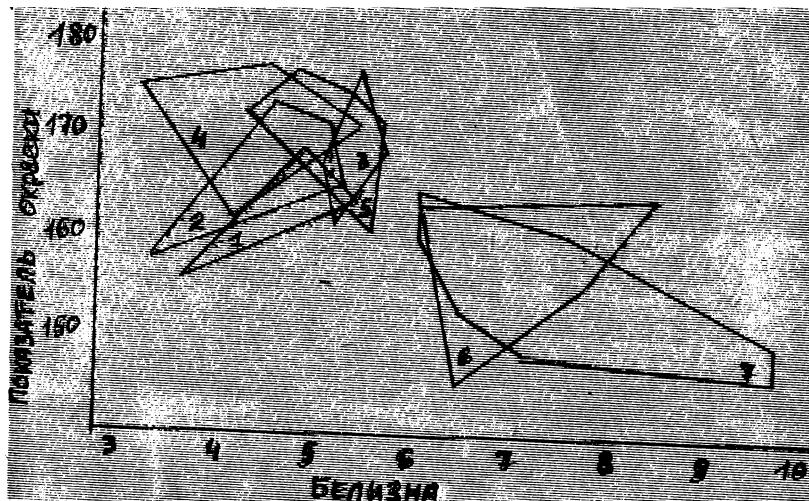


Рис. 3. Географическая изменчивость окраски красной полевки на Урале.
1, 2—Южный Урал; 3—Средний Урал; 4—Северный Урал; 5—Полярный Урал; 6, 7—Ямал (р. Полуй и р. Хадыта).

Красные полевки с Ямала хорошо отличаются от полевок с остальной части ареала по окраске (рис. 3), характеризуются иной соотносительной скоростью роста тела и черепа, отличающейся от таковой лесных и лесостепных по-

пуляций, а также рядом других признаков и заслуживают выделения в самостоятельный подвид.

При описании внутривидовой изменчивости очень важно хотя бы в первом приближении объяснить причины наблюдающихся изменений, что дает возможность подойти к оценке биологических отличий между подвидами. Наблюдающиеся различия в относительных размерах черепа у тундровых полевок и полевок из лесной зоны могут быть объяснены различиями в скорости роста сравниваемых групп: установлено (Шварц, 1962), что увеличение скорости роста животных связано с уменьшением относительных размеров черепа.

Таким образом, на сплошном участке ареала красной полевки имеет место как клинальная изменчивость одних признаков и непоследовательная географическая изменчивость других, так и закономерное обособление подвида, имеющего хорошо выраженные границы ареала и характеризующегося рядом морфологических особенностей.

Клинальная изменчивость и обособление подвидов выступают как различные проявления общей географической изменчивости вида. Утверждая реальность существования подвидов, необходимо отметить наследственный характер подвидовых отличий. Однако признание генетической основы процесса формообразования не означает признание ведущей роли генетико-автоматических процессов. При сравнительном изучении красных полевок из лесотундровых районов Ямала и Канады показано (Большаков и Шварц, 1962), что в пределах двух изолированных групп в противоположных частях ареала, но в сходных условиях среды образовались формы во многих отношениях очень сходные; различия между красными полевками из северной Канады (*Cl. r. washburgi*) и полевками с Ямала несравненно меньше, чем между канадскими и камчатскими.

В ряде случаев признаки в переходной зоне между подвидами могут изменяться по типу клинов (Степанов, 1959), хотя на нашем материале и нельзя проиллюстрировать это положение. Анализ полученных данных говорит о том, что очень часто изменчивость ряда признаков идет по типу клина на территории в 5—7 широтных градусов, а в некоторых случаях (окраска рыжей полевки на Урале и красно-серой на протяжении ареала) и больше. Считать такую значительную территорию переходной зоной нет оснований, можно говорить о динамичности признаков внутри подвида.

Вместе с тем, наши материалы показывают, что наличие клинальной изменчивости внутри подвида не только не перечеркивают его существования, а зачастую позволяют дифференцировать подвидовые формы (примеры использования клинальной изменчивости окраски для дифференциации подвидов приведены в главе VII).

Глава VII. РЕВИЗИЯ РОДА CLETHRIONOMYS

Первый раздел главы посвящен обсуждению материалов о видовой самостоятельности некоторых форм (*Cl. frater*, *Cl'gapperi*, *Cl.occidentalis*). Критикуются взгляды Е. Джемсона (Jameson, jr, 1961), относящего красно-серую полевку в подрод *Aschizomys*, который в свою очередь включается им в род *Clethrionomys* и объединяет кроме *Cl. rufocanus* такие «виды» (реальность их вызывает большие сомнения) как *Cl. (A.) niigate*, *Cl. (A.) andersoni*, *Cl. (A.) imaizumii*.

Во втором разделе главы проводится ревизия внутривидовой структуры красной, рыжей, красно-серой и тяньшаньской полевок в основном для территории СССР и некоторых прилежащих территорий.

Красная полевка

Биометрическая обработка данных, полученных при изучении серий полевок, относящихся ко всем подвидам, принимаемым в настоящее время на территории СССР, показала отсутствие достоверных отличий по большинству изученных размеров тела и черепа. Различия по отдельным признакам (длина зубного ряда, высота уха) между некоторыми подвидами недостаточны для выделения последних. Изучение окраски колориметрическим методом позволило выделить по различиям в окраске следующие подвиды: 1. *Cl. r. rutilus* Pall. (в синонимы сведены: *Cl. r. rossicus*, *Cl. r. salairicus*, *Cl. r. uralensis* и *Cl. r. amurensis*), 2. *Cl. r. jochelsoni* Allen (синонимы *Cl. r. jacutensis* и *Cl. r. vinogradovi*), 3. *Cl. r. lategriseus* Arg. et Afan. 4. *Cl. r. tundrensis* subsp. nov.

Новый описанный подвид (Тип: № 1184, ad, самка, летний экземпляр, добыт в пойме реки Хадыта на полуострове Ямал в июле 1959 г; хранится в коллекции лаборатории зоологии Института биологии УФАН; котипы—20 летних экземпляров и 10 зимних экземпляров в коллекции Салехардского стационара УФАН), отличается бледной и очень светлой окраской лётного меха (белизна 7,2, ± 0,3, показа-

тель оттенка $162 \pm 1,8$), коротким хвостом и развитием волос по краю задней ступни у зимних экземпляров. Ареал подвида охватывает лесотундровые и тундровые районы Ямала и, видимо, Таймыра.

Анализ ареалов подвидов красной полевки приводит к выводу, что наиболее резкие морфологические отличия проявляются у популяций вида именно в специфических условиях обитания (тундра и лесотундра, остепненные сухие казахстанские боры, однообразный ландшафт и крайне суровые климатические условия Якутии и северо-восточных районов страны). Ареалы подвидов расположены относительно друг друга скорее в широтном, чем в меридиональном направлении. Эта закономерность для ареалов близких рас известна (Оленов, 1959), она указывает на приспособительный характер природы подвидов в процессе освоения среды. Важно подчеркнуть, что утверждение о приспособительном характере природы подвидов не означает, что отмеченные нами морфологические признаки подвидов являются приспособительными; они лишь говорят о более глубоких различиях различных подвидов, характеризующихся различной приспособительной реакцией на определенные условия существования.

В ряде случаев на нашем материале хорошо прослеживаются переходные зоны между подвидами: среди полевок из Южного Зауралья встречается большое количество особей номинального подвида, во многом сходных с соседним подвидом из Казахстана—*Cl. g. latigriseus*; на Полярном Урале, где сходятся границы двух подвидов *Cl. g. rutillus* и *Cl. g. tundrensis*, встречаются особи, сходные по окраске с обоими подвидами, по одному из признаков — длине хвоста большинство полевок из этого района ближе к номинальному подвиду. Наличие таких переходных зон может рассматриваться как результат действия «переходных» условий существования.

Рыжая полевка

Были изучены серии полевок, относимые к подвидам *Cl. g. glareolus*, *Cl. g. istericus*, *Cl. g. suecicus* и *Cl. g. saianicus*. Анализ размеров тела, черепа и их пропорций показал, что между первыми тремя подвидами нет достоверной разницы по этим признакам. Полевки, принадлежащие к *Cl. g. saianicus* отличаются от остальных подвидов более мелкими размерами черепа и его частей.

Колориметрическое изучение окраски серий рыжих полевок не дает достоверных различий между сериями по средним величинам и «правилу 75%». Однако с учетом подвидовой географической изменчивости реальность рассмотренных подвидов может быть подтверждена. Внутри *Cl. g. suecicus* при продвижении с юга на север прослеживается постепенное насыщение окраски меха рыжими тонами и незначительное посветление окраски шкурок. (показатель оттенка серий из южных частей ареала 151 %, серий из северных частей—157 %, белизна соответственно 4,2 и 4,6). Наличие такой клинальной изменчивости окраски полевок приводит к тому, что наиболее сходными по окраске оказываются особи из территориально удаленных районов — экземпляры *Cl. g. suecicus* из северных частей ареала подвида и экземпляры номинального подвида из Европы. Видимо, имеет место клинальная изменчивость и внутри *Cl. g. istericus*: изучение отдельных серий показывает потемнение окраски и уменьшение рыжих тонов с запада на восток. Всё указанные подвиды принимаются нами как реальные.

Красно-серая полевка

Проведённое изучение размеров тела, черепа и их пропорций у серий полевок, относимых к подвидам *Cl. ruf. rufocanus*, *Cl. ruf. irkutensis* и *Cl. ruf. wosnessenskii* показало отсутствие достоверных различий между ними. *Cl. ruf. smithii* отличается от остальных подвидов значительно более длинным хвостом, крупной ступней, крупным черепом и крупными размерами некоторых частей черепа. Резко отличается по размерам и *Cl. ruf. sikotanensis* (Соколов, 1952).

У красно-серой полевки по мере продвижения на восток наблюдается клинальная изменчивость белизны, изменяется и значение показателя оттенка, но клинальная изменчивость этого признака отсутствует. По окраске боков и щек *Cl. ruf. rufocanus* имеет хорошие отличия от *Cl. ruf. irkutensis*; *Cl. ruf. irkutensis* и *Cl. ruf. wosnessenskii* отличий по окраске не имеют.

Принимаются следующие подвиды красно-серой полевки: 1. *Cl. ruf. rufocanus* Sund. 2. *Cl. ruf. irkutensis* Ogn. (*Cl. ruf. wosnessenskii* сводится в синоним). 3. *Cl. ruf. bedfordiae* Thomas (=*Cl. ruf. smithii* Thomas). 4. *Cl. ruf. sikotanensis* Tokuda.

Тяньшаньская полевка

Подвиды тяньшаньской полевки не описаны. Сравнение серий полевок из Джунгарского Ала-Тау и Заилийского Ала-Тау показало их сходство по всем основным диагностическим признакам.

Обобщение материалов настоящей главы подтверждает реальность ряда отмеченных ранее общих закономерностей.

1. На примере красной полевки хорошо заметна связь подвидов с определенными ландшафтными зонами. Можно говорить об определенных биологических отличиях между подвидами, выработавшимися в процессе приспособления отдельных популяций к определенным условиям существования.

2. В главе VI, рассматривая вопрос о соотношении клинальной изменчивости и структуры вида, мы указывали, что клинальная изменчивость и образование подвидов должны рассматриваться как две стороны одного общего процесса — географической изменчивости вида. У рыжей полевки внутри подвида (*Cl. g. suecicus* и, видимо, *Cl. g. isticus*) прослеживается выраженная клинальная изменчивость окраски, которая не только не перечеркивает существование подвида, но указывает на его специфику. Тот же тип географической изменчивости (наличие клинальной изменчивости внутри подвида) имеет место и у красно-серой полевки.

Некоторые вопросы формообразования позднечетвертичных рыжих полевок

Проведенное изучение ископаемых остатков рыжих полевок, возраст которых определяется началом голоцен, со Среднего Урала показывает, что позднечетвертичные рыжие полевки лишь очень незначительно должны были быть крупнее современных, обитающих в этих же районах. При этом показатели размеров альвеолярного ряда ископаемых полевок со Среднего Урала совершенно равнозначны соответствующим показателям у рыжих полевок из северных районов современного ареала (Приполярный Урал, Коми АССР).

Сказанное подтверждает высказанное И. М. Громовым (1957, 1961) положение о необходимости учета особенностей изменчивости современных форм при изучении ископаемых остатков грызунов. В то же время установление общих закономерностей внутривидовой изменчивости важно как для

теоретической палеонтологии, так и для целей практической геологии: дробная стратиграфия четвертичных отложений строится как на видовых, так и на подвидовых различиях ископаемых животных.

Основные положения диссертации изложены в следующих статьях:

1. Большаков В. Н. Соломин Н. Н. К характеристике распределения и динамики численности мышевидных грызунов на территории природного очага уральской геморрагической лихорадки в Удмуртской АССР. Материалы III совещания по естественно-историческому и экопомико-географическому районированию СССР для целей сельского хозяйства. Изд. МГУ М. 1959.
2. Большаков В. Н. Географическая изменчивость красной полевки на Урале. Первое Всесоюзное совещание по млекопитающим. Тезисы докладов ч. I М. 1961.
3. Большаков В. Н. Географическая изменчивость экологических признаков полевок рода *Clethrionomys*. Вопросы экологии т. VI Изд. «Высшая школа», 1962.
4. Большаков В. Н., Шварц С. С. Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала (на примере полевок рода *Clethrionomys*). Труды Института биологии УФАН СССР, вып. 29. Свердловск, 1962.
5. Большаков В. Н., Шварц С. С. К таксономической характеристике *Cl. guttulus* из субарктических районов Северной Америки. Труды Института биологии УФАН СССР, вып. 29. Свердловск, 1962.
6. Большаков В. Н. Индивидуальная изменчивость окраски двух видов лесных полевок (*Cl. guttulus* Pall. *Cl. glareolus* Schreb.). Труды Института биологии УФАН СССР, вып. 29. Свердловск, 1962.
7. Большаков В. Н. Оценка различий по окраске подвидов рода *Clethrionomys* объективным методом. Доклады первой научной конференции молодых специалистов-биологов. Свердловск, 1962.
8. Большаков В. Н. Географическая изменчивость важнейших интерьерных признаков трех видов лесных полевок. Тезисы докладов совещания зоологов Сибири, 1962.
9. Большаков В. Н. О распространении красно-серой полевки на Южном Урале. Труды Уральского отделения МОИП, вып. 3 (в печати).

НС 35925 3/XII-62 г.

Заказ 5812, тираж 170

Типография Облполиграфиздата, г. В. Пышма.