

Свердловский филиал Академии наук СССР  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

*На правах рукописи*

**В. Е. БЕРЕГОВОЙ**

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ  
ИЗМЕНЧИВОСТИ И ВНУТРИВИДОВАЯ  
СИСТЕМАТИКА ПТИЦ**

(на примере трех видов рода *Motacilla* L.)

*Автореферат диссертации  
на соискание ученой степени кандидата  
биологических наук*

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

СВЕРДЛОВСК  
1963

Свердловский филиал Академии наук СССР  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

*На правах рукописи*

В. Е. БЕРЕГОВОЙ

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ  
ИЗМЕНЧИВОСТИ И ВНУТРИВИДОВАЯ  
СИСТЕМАТИКА ПТИЦ

(на примере трех видов рода *Motacilla* L.)

*Автореферат диссертации  
на соискание ученой степени кандидата  
биологических наук*

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

СВЕРДЛОВСК  
1963

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) *28 февраля* 1964 г.

Дата рассылки автореферата *8 января* 1964 г.

## ВВЕДЕНИЕ

Мысль о возникновении новых видов на основе внутривидовой изменчивости впервые получила серьезное научное обоснование в трудах Дарвина. После этого интенсивно изучались различные формы внутривидовой изменчивости и был накоплен огромный материал в этой области. Быстро развивавшаяся генетика конкретизировала и подтвердила правильность основных идей Дарвина. Подобно тому, как надвидовыми таксономическими категориями систематика стремилась показать путь макроэволюционных изменений, внутривидовые систематические категории должны были отражать микроэволюционные сдвиги. Этому в большой степени способствовало введение тринарной номенклатуры. В качестве подвидов получали номенклатурное отражение многие из установленных географических различий. Однако, так как географическая изменчивость изучалась долгое время только на тех признаках, которые хорошо сохраняются на коллекционном материале (окраска, размеры и форма частей тела), внутривидовая систематика не могла решить многих трудностей, которые возникли при углубленном изучении географической изменчивости на большом материале и на многих признаках. Возникло понятие о клинальной изменчивости (Huxley, 1938), обнаружено явление независимого распределения отдельных признаков в популяциях вида, показанное на различных зоологических объектах (насекомые—Coldschmidt, 1940; рептилии—Терентьев, 1948; птицы—Miller, 1935; млекопитающие—Dice, 1941 и многие другие). Концепция подвида была подвергнута критике приведенной к сомнению в целесообразности выделения подвидов (Gilham, 1963; Терентьев, 1957; Hagmeier, 1961; Dessauer, 1962). Таким образом, существующая концепция подвида не отражает с достаточной объективностью изменчивость вида как системы. Поэтому практическая внутривидовая систематика не в

состоянии преодолеть многих противоречий, во  
глубоком изучении большого материала. Подвиды,  
только по признакам, сохраняющимся на коллекционном мате-  
риале не всегда соответствуют популяциям с подвидовым уров-  
нем дивергенции, так как эти признаки часто случайны и в  
ограниченной степени отражают внутривидовую дифференци-  
ровку поэтому не определяют эволюционную судьбу объединя-  
емых ими групп популяций. Такие подвиды утрачивают содер-  
жание, которое вкладывалось в это понятие в период принятия  
тринарной номенклатуры, а внутривидовая систематика в на-  
стоящем виде теряет значение средства познания микроэволю-  
ции. Энергично развивающаяся «новая систематика»,  
утвердившая биологическую концепцию вида и сосредоточив-  
шая внимание исследователей на популяции (Huxley, 1938,  
1940; Mayr, 1940, 1942), обосновано требует синтетического  
подхода при оценке межпопуляционных различий. Однако, ос-  
тается нерешенным вопрос об отношении клинальной изменчи-  
вости к изменчивости, которая обуславливает формирование  
новых видов. Остается также нерешенным вопрос о номенкла-  
турном отражении форм, различия между которыми обуслов-  
лены независимо и различным образом изменяющимися при-  
знаками. Для решения этих вопросов представляет особенный  
интерес изучение географической изменчивости близких видов.  
Автором это сделано на видах *Motacilla*, которые представляют  
собой очень интересный и удобный объект для изучения гео-  
графической изменчивости, благодаря следующему. Они имеют  
обширные ареалы разных типов, совпадающие на большей  
части своей территории. Имеют ярко и сложно выраженную  
индивидуальную и географическую изменчивость (особенно  
*M. flava*). Эти виды близки систематически, что важно для  
сравнения характера изменчивости разных видов, и ярко  
демонстрируют те проблемы, с которыми сталкивается совре-  
менная внутривидовая систематика.

Автор рассматривает род *Motacilla s. lato*, состоящим из  
пяти видов. Форма *lutea* на основании данных автора отно-  
сится к виду *M. flava* L.

Географическая изменчивость изучалась следующими эта-  
пами. 1. Изучение внутривидовой изменчивости мери-  
стических признаков и окраски на материале собранном в  
отдельных точках ареала на трех видах (*M. alba*, *M. flava*  
и *M. citreola*). 2. Географическая изменчивость двух групп  
признаков (меристические и детали окраски) на протяжении  
небольшого участка сплошного ареала на тех же трех видах.

кая изменчивость деталей окраски в масштабах ареалов на *M. flava* и *M. alba*. Внутривидовая систематика последних двух видов до сих пор остается сложной и запутанной, что обусловлено независимой географической и индивидуальной изменчивостью отдельных элементов окраски при частой повторяемости отдельных черт в удаленных частях ареала.

В настоящем исследовании автор разрабатывает метод феногеографического картирования и пытается посредством этого метода анализировать географическую изменчивость окраски двух вышеупомянутых видов и оценить значение этой изменчивости для внутривидовой систематики и концепции подвида.

Диссертация состоит из трех частей и четырех глав. Работа содержит пять таблиц и шестнадцать рисунков. Список использованной литературы содержит сто названий (38-русских и 62-иностранных).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Географическая изменчивость на сплошном участке ареала изучалась на комплексе таких признаков: абсолютный вес тела, сердца, печени, почки; относительный к весу тела вес (индекс) сердца, печени, почки; длина крыла, хвоста, цевки, клюва и когтя заднего пальца. Этот материал представлен 469 экземплярами (самцами) добытыми в гнездовой период. Наиболее полный материал имеется по *M. flava*—279 экземпляров из восьми точек, по *M. alba* — 160 экземпляров из семи точек. Точки взяты примерно через каждые 2—3° с. ш. По *M. citreola* имеется 30 экземпляров из двух пунктов в разорванных частях ареала из-под Свердловска и Салехарда. Детальная количественная характеристика материала приведена в трех таблицах:

Географическая изменчивость окраски оперения в масштабах целых ареалов изучалась только на двух видах: *M. alba* и *M. flava*. Использовались только взрослые самцы в брачном оперении, добытые в гнездовой период. Автор изучал материал Музея Зоологического Института АНССР, Зоологического Музея МГУ и собственный материал. Всего по *M. alba* было просмотрено 934 экземпляра из 100 пунктов, по *M. flava*—924 экземпляра из 75 пунктов гнездового ареала. На двух рисунках показаны точки в пределах ареалов, откуда был представлен материал. Кроме этого, использовались

данные об окраске самцов изучаемых видов, в литературе, список которой приводится.

Автором разработан метод феногеографического анализа, заключающийся в следующем. На основании детального изучения индивидуальной и географической изменчивости окраски выбираются отдельные признаки (большинство из них входит в описания подвидов). Выбранные элементы окраски обозначаются каждый определенным условным знаком и наносятся на карту согласно их распределению в ареале, причем, величиной условных значков обозначается степень выраженности признака, а густотой—частота встречаемости. Таким образом, автором составлены феногеографические карты *M. alba* и *M. flava*, отражающие в первом приближении общую картину их географической изменчивости в отношении изучаемых признаков. Метод феногеографического анализа географической изменчивости (посредством составления феногеографических карт по комплексам признаков) может быть применен на любых видах животных.

## ЧАСТЬ I

### Глава I

#### О МЕСТАХ ОБИТАНИЯ *M. alba*, *M. flava* и *M. citreola* НА УРАЛЕ

Эта глава имеет служебное значение. В ней излагаются уточняющие и дополняющие сведения, полученные путем полевых наблюдений во время сбора материала.

Установлены различия в предпочитаемых местах обитания между близкими видами—*M. flava* и *M. citreola*, что обуславливает разницу в их географическом распространении.

Уточнено распространение *M. citreola* в южной части северного участка ареала—обнаружена колония в районе ж. д. ст. Печора (на 300 км. южнее границы распространения северной части ареала, указанной в сводке «Птицы Советского Союза»).

Обнаружено присутствие особей *M. flava* различных типов окраски головы на гнездовании в типичных для вида *M. flava* L. местах.

Полевыми наблюдениями подтверждена конспецифичность формы *lutea* с видом *M. flava* L.

# ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОМПЛЕКСА МЕРИСТИЧЕСКИХ И ОКРАСОЧНЫХ ПРИЗНАКОВ ТРЕХ ВИДОВ

## РОДА *Motacilla* L.

Внутрипопуляционная и географическая изменчивость изучалась по вышеупомянутому комплексу признаков и по окраске. Выяснилось, что изменчивость интерьерных признаков выражается величинами соизмеримыми с величинами, выражающими изменчивость признаков экстерьерных, используемых в систематике. Коэффициенты вариаций обеих групп признаков составляют величины одного порядка и не выходят за пределы от 1% до 21%. Приводится таблица коэффициентов вариаций различных интерьерных и экстерьерных признаков. Установленная изменчивость обеих групп признаков согласуется с данными С. С. Шварца (Шварц, 1949, 1956, 1960) и создает предпосылки для проведения межпопуляционных и межвидовых сравнений по интерьерным признакам.

Задачей автора было изучение географической изменчивости комплекса признаков в пределах одного вида на сплошном участке ареала. Это выполнено на трех видах: *M. alba*, *M. flava* и *M. citreola*. Имелось целью сравнить популяции по интерьерным и экстерьерным признакам, включая окраску, и проследить, насколько изменение изучаемых признаков с юга на север будет сопутствовать градиенту климата на том же пространстве и сравнить характер изменчивости разных видов.

Все три вида на севере представлены особями более крупных размеров тела и с большим абсолютным весом внутренних органов, чем на юге (различия статистически достоверны). Это обусловлено их существованием в разной физикогеографической среде, требующей различий интенсивности обмена веществ.

Выяснилось, что изменение интерьерных показателей с юга на север идет неравномерно и по-разному у разных видов. Последнее связано с видовой спецификой (Шварц, 1959). Особенно резко отличается всеми интерьерными признаками *M. citreola* (разница в весе тела на 4 грамма).

Установлено, что интерьерные признаки изменяются не пропорционально климатическому градиенту. С продвижением на север признак сначала остается на постоянном уровне, затем следует резкое изменение в большую сторону. Повидимо-



му, не любое количественное изменение климатических сразу отражается на интеръерном фенотипе птиц. Существует некоторый порог, после которого признак начинает быстро изменяться. Наибольшее количество изменений в направлении изменчивости наблюдается на широте около 65° с. ш., откуда далее на север средняя температура воздуха летних месяцев не превышает 12—13°, а число пасмурных дней не менее 13—15.

Изменчивость экстерьерных меристических признаков на обследованном пространстве не обнаруживает иных различий, кроме связанных с общим увеличением размеров.

Результаты исследования показывают, что изменчивость отдельных меристических признаков не полностью совпадает между собой территориально и не совпадает с признаками окраски. Изучение индивидуальной изменчивости окраски *M. flava* на Урале показывает, что отдельные признаки окраски могут различным образом сочетаться у отдельных особей. Это говорит об отсутствии между ними генетического сцепления. Материал иллюстрируется двумя рисунками и четырьмя таблицами.

## ЧАСТЬ II

### Глава 3

#### ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ ДВУХ ВИДОВ РОДА *Motacilla L.*

Подробные описания окраски *M. alba* и *M. flava* из разных частей их ареалов имеются в многочисленных трудах по фауне и систематике птиц и в посвященных специально этим видам. Доступная автору часть этой литературы была использована и приводится в конце диссертации. Основным материалом для феногеографических карт были коллекции.

##### 1. Феногеография признаков окраски *M. alba*.

Изучение окраски на сериях экземпляров этого вида из разных мест показывает, что вся сложность его географической изменчивости обуславливается всего шестью элементами (признаками) окраски, варьирующими географически независимо друг от друга: цвет спины (черный или серый), белое на крыле, черная полоска через глаз, белый подбородок, черный клинышек на лбу и белые пятна на боках шеи. Распределение каждого из шести признаков в ареале вида показано на схемати-

географической карте. Подробно описывается из-менчивость и распространение каждого признака в отдельности и возможные комбинации их между собой. Образующие ими типы окраски *M. alba* иллюстрируются рисунками.

## 2. Феногеография признаков окраски *M. flava*.

Сложная индивидуальная и географическая изменчивость проявляется наиболее ярко в окраске брачного оперения головы у самцов. Многообразие типов окраски *M. flava* в разных частях ареала обусловлено независимым индивидуальным и географическим варьированием следующих элементов окраски: серый цвет верха головы, белая бровь, желтый цвет верха головы, оливково-бурый оттенок перьев темени. Географическая изменчивость еще трех признаков (белый подбородок, ожерелье пятен на зобу, черный цвет кроющих уха) выражена слабо при большой индивидуальной изменчивости и поэтому не отражено автором на феногеографической карте, несмотря на то, что эти признаки фигурируют в описаниях подвидов.

Подробно описывается изменчивость и распространение каждого признака в отдельности и образуемые ими сочетания. Географическая изменчивость иллюстрируется феногеографической картой *M. flava*. Различные типы формы *lutea* (*lutea*, *flavissima*, *taivana*) рассматриваются как популяции вида *Motacilla, flava*, окраска головы которых обусловлена значительным содержанием желтого пигмента в оперении головы, проявляющемся на более или менее интенсивном сером фоне. Желтый цвет головы варьирует независимо от серого. Все переходы от чисто желтого до зеленого обусловлены сочетанием желтого пигмента с голубовато-серым фоном более или менее темным. В порядке индивидуальной изменчивости в любой части ареала встречаются особи с более или менее обильными желтыми или зелеными перьями на темени среди серых перьев определенной интенсивности. Чем темней серые перья, тем более темный зеленый цвет при наличии желтого пигмента в них. Среди белоголовых *M. f. leucocephala* встречаются особи с чисто желтым цветом перьев темени.

## ЧАСТЬ III

### Глава 4

## ОБСУЖДЕНИЕ МАТЕРИАЛОВ

Большое многообразие типов окраски *M. alba* и *M. flava* могло развиваться благодаря отсутствию селективной ценности

ее изменчивых деталей. Не исключена возможность чешской связи этих признаков с адаптивными, имеющими тивную ценность, но не сохраняющимися на коллекционном материале. В определенных условиях возможна селективная ценность и окрасочных признаков (Lee and Keeler, 1951). Большое количество переходов между крайними состояниями географически изменчивых признаков окраски указывает на их полигенную генетическую основу, а независимое распределение в популяциях и различные сочетания у отдельных особей говорит об отсутствии между ними генетического сцепления. Каждый признак, проявляясь на фоне остальных, имеет самостоятельный, более или менее отчетливо выраженный район, где он встречается наиболее часто и в наиболее развитом состоянии. Иногда отдельные одинаковые признаки характеризуют популяции в удаленных частях ареала. Соседние популяции сходны многими признаками и различаются единичными, а удаленные различаются многими признаками, сходны единичными. Эти заключения иллюстрируются собственным материалом. Очевидно, что соседние популяции имеют больше общего, несмотря на бросающиеся в глаза различия в отдельных признаках, чем удаленные популяции, сходство между которыми поверхностно и ограничивается одним — двумя заметными признаками. Изучение географической изменчивости по многим признакам, включая такие как размеры частей тела, биохимические и физиологические признаки углубит сведения о географической изменчивости вида, но одновременно приведет к усложнению феногеографической карты. Границы распространения этих признаков, вероятно, не совпали бы между собой и с границами признаков изученных ранее. Об этом говорят данные автора на комплексе признаков на Урале. Каждый признак окраски, варьируя между двумя крайними состояниями, делит популяцию вида на части независимо от других признаков. Предпочтение одних признаков другим для проведения границ между подвидами едва ли может быть обосновано. Географически изменчивые признаки окраски не дробят вид на подвиды, а образуют общевидовую феногеографическую систему. Приводятся примеры видов птиц, на которых легко может быть выявлена феногеографическая мозаика признаков, лежащих в основе описаний их подвидов.

В настоящее время выделение подвидов основано на возможности их различения. Э. Майр в книге, выражающей кредо большинства систематиков-орнитологов («Систематика и происхождение видов», 1947) пишет: «...орнитологи, с общего

условились, что группа популяций может быть описана в качестве отдельного подвида лишь при условии, что не менее 75% особей могут быть точно определены (как отличающиеся от ранее описанных подвидов этого вида)». Результаты проведенных исследований указывают на неизбежность принципиально иного подхода при разработке общих проблем внутривидовой систематики. Вследствие независимого распределения признаков одна и та же группа популяций может быть отнесена к разным подвидам в зависимости от того, какой из множества возможных признаков будет использован для анализа. Это показывает, что последовательное применение «правила 75%» приводит к биологическому абсурду.

Некоторые специалисты, чувствуя внутреннюю противоречивость рабочих концепций современной внутривидовой систематики, стремятся видеть в ней лишь средство формального описания полиморфизма вида. С этим трудно согласиться, так как феногеографические карты (или любой аналогичный метод) говорят о внешнем проявлении внутривидовой изменчивости неизмеримо больше, чем формальные подвиды.

Не спасает положение и использование при выделении подвидов комплекса признаков, хотя в этом случае искусственность подвидов меньше бросается в глаза. Однако, подбор признаков определяется спецификой материала и в немалой степени личным вкусом исследователя. Поэтому, возникающие трудности не снимаются, а лишь отодвигаются. Расширение комплекса используемых признаков с неизбежностью приводит к изменению границ подвидов, а следовательно, одна и та же группа популяций и в этом случае может быть отнесена к разным подвидам в зависимости от произвольно выбранных признаков.

Таким образом, мы приходим к выводу, что для характеристики внутривидовой изменчивости феногеографические карты обладают серьезными преимуществами перед формальными описаниями подвидов, единственным объективным критерием которых является возможность их отличия от соседних групп популяций. Выделение формальных подвидов может создать видимость изученности микроэволюционных процессов там, где ее нет.

Это, конечно, не значит, что подвидов не существует. В настоящее время известно большое число подвидов, характеризующихся таким комплексом важнейших биологических признаков, которые отражают специфическое отношение животных к среде обитания, отражают пути микроэволюционного

процесса внутри отдельных видов (камышовая овсянка, *pyrrhuloides*, кедровка форма *macrohynchos*, белка-теле, географические расы благородного оленя, тундровые формы узкошерстной полевки и мн. др.). Это говорит о громадном значении исследований биологического полиморфизма вида. Несомненно, что подвиды в указанном понимании слова являются несравненно более широко распространенными, чем это представляется. Их выделение сопряжено с большими трудностями, так как зачастую требует применения не только морфологических, но и эколого-физиологических методик\*). Примером подвида, отражающего пути приспособления отдельных популяций вида к специфическим условиям среды может служить детально изученная нами *M. citreola*, северные популяции которой (*M. citreola citreola*) отличаются яркостью окраски, размерами (на 4 грамма больше южных) и большими размерами внутренних органов.

Особые трудности представляет первый этап работы — выбор объекта (популяций) для детального исследования. В этом большое значение могут иметь феногеографические карты, отражающие возможные пути расселения вида и связанные с ними генетические преобразования. Этой же цели — выбор объекта исследования — могут служить и «формальные подвиды». Однако, т. к. по нашему мнению, они не заслуживают выделения в самостоятельные таксономические единицы, целесообразно было бы сохранить присвоенные им латинские названия как обозначения типов окраски (*thunbergi*, *flava*, *leucoccephala* и т. д.).

Заслуживает выделения в самостоятельные подвиды географически изолированные формы, как это предложено Пиментелом (Pimentel, 1959), так как в этом случае сама изоляция делает вероятным своеобразие их биологической судьбы.

Анализ всего представленного в диссертации материала показывает, что критическое использование современных методов исследования изучения внутривидовой изменчивости создает предпосылки для понимания конкретных путей микроэволюционного процесса. Этим подчеркивается не преходящее

---

\*) Особое значение этой проблемы было отмечено на последнем Международном Зоологическом конгрессе.

ое значение таксономических исследований и их  
ческое значение, т. к. познание закономерностей эволю-  
ционного процесса есть первый этап к созданию теории  
управления им.

Основные положения диссертации изложены в статьях:

1. Береговой В. Е. Материалы к внутривидовой изменчивости четырех видов рода *Motacilla* L. Доклады первой научной конференции молодых специалистов биологов. Свердловск, 1962.

2. Береговой В. Е. К изучению географической изменчивости трех видов рода *Motacilla* L. Третья Всесоюзная орнитологическая конференция, материалы конференции, книга первая, 1962.

3. Береговой В. Е. (совместно с Даниловым Н. Н.). Внутривидовая изменчивость и феногеография. Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция, тезисы доклада, 1964.

Береговой В. Е. Географическая изменчивость интерьерных признаков трех видов рода *Motacilla* L. Зоологический журнал, (в печати).

5. Береговой В. Е. О местах обитания желтой трясогузки (*Motacilla flava* L.) и желтоголовой трясогузки (*Motacilla citreola* Pall.) на Урале. Фауна Приобского Севера и ее использование. (В печати).