

**АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
Институт экологии растений и животных**

На правах рукописи

**ВАСИЛЬЕВ
Алексей Геннадьевич**

**ОПЫТ ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ
ПОПУЛЯЦИЙ ПОЛЕВОК С РАЗНОЙ СТЕПЕНЬЮ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ
ИЗОЛЯЦИИ**

(03.00.16 - Экология)

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Свердловск - 1981

Работа выполнена в Лаборатории экологических основ изменчивости организмов Института экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР

Научный руководитель - член-корреспондент АН СССР

Большаков В.Н.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Яблоков А.В.

доктор биологических наук Смирнов В.С.

Ведущая организация - Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

Защита состоится "31" марта 1981 г. в 13 часов на заседании специализированного совета К 002.05.01 по при - суждению ученой степени кандидата наук в Институте экологии растений и животных УНЦ АН СССР по адресу: 620008, г. Свердловск, Д-8, ул. 8 Марта, 202.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

Автореферат разослан "24" февраля 1981 г.

Ученый секретарь специа-
лизированного совета

Местная Лястолова О.А.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Для дальнейшего успешного развития популяционной и эволюционной биологии несомненно необходима по - иска естественных популяций и определение их пространственно-временных характеристик у разных видов. В этой связи большое значение приобретает изучение пространственно изолированных популяций, имеющих реальные границы в пространстве и во времени. Их анализ может способствовать выбору критериев для выявления естественных популяций на сплошном участке ареала. С другой стороны, в настоящее время в связи с усилением антропогенного воздействия на природные биоценозы исследование изолированных популяций, образовавшихся в результате человеческой деятельности, носит прикладной характер для постановки и решения проблем охраны природы. При подборе соответствующих природных вариантов изолированных популяций реально возникает возможность подойти к решению вопросов внутривидовой дифференциации и выявлению внутривидовых форм, находящихся на разных этапах микроэволюционного процесса. В этой связи может проясниться и роль пространственной изоляции как микроэволюционного фактора. Все сказанное говорит об актуальности проведения анализа дифференциации природных популяций с разной степенью пространственной изоляции.

Цель работы. Целью настоящей работы было проведение комплексного эколого-морфологического анализа дифференциации периферических популяций полевок с разной степенью пространственной изоляции на примере двух близких видов лесных полевок: *Clethrionomys glareolus* Schreber и *C. rutilus* Pallas.

Научная новизна и значение полученных результатов. Разработан метод определения фенетических дистанций между популяционными группировками по комплексу признаков черепа применительно к двум видам (красной и рыжей полевкам). В дополнение к признакам, примененным Р. Берри (Berry, 1963) на домовую мышь, использованы и апробированы 19 новых. Показана возможность установления общности происхождения и обнаружения прямой генетической связи отдельных популяций по фенетическим дистанциям между ними. Впервые показано, что эффективность влияния изоляции расстоянием на процесс дифференциации популяций сопоставима с влиянием полной изо-

ляции. Апробированный метод может быть использован и на других видах при разработке их внутривидовой систематики.

Публикация результатов исследования. По теме диссертации опубликовано II печатных работ.

Апробация работы. Материалы диссертационной работы докладывались на I и II Всесоюзных совещаниях по фенетике популяций (Саратов, 1976; Москва, 1979), на Школе-семинаре по экологии животных памяти Д.Н.Кашкарова (Свердловск, 1978), на конференции "Млекопитающие Уральских гор" (Свердловск, 1979), а также на отчетных сессиях зоологических лабораторий и конференциях молодых ученых Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР в 1976-1979 гг.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, разделов "Дифференциация популяций и пространственная изоляция (постановка вопроса)" и "Материалы и методы", 5 глав и выводов. Список литературы содержит 200 названий, из них 77 на иностранных языках. Работа изложена на 190 страницах, включая 55 таблиц, 17 рисунков и список литературы.

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ИЗОЛЯЦИЯ (постановка вопроса)

В этом разделе дается краткий литературный обзор представлений о дифференциации популяций и пространственной изоляции. Анализ литературных данных (Оленов, 1959; Завадский, 1968; Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Шварц, 1969, 1980; Левонтин, 1978; и др.) позволяет определить наиболее важные задачи, возникающие при изучении популяций с разной степенью пространственной изоляции. В первую очередь необходимо узнать есть ли прямая связь между уровнем дифференциации популяций и степенью их пространственной разобщенности, а также попытаться количественно оценить масштабы дифференциации группировок на разных уровнях внутривидовой иерархии. С другой стороны важно выяснить в какой мере изоляция расстоянием и изоляция за счет изолирующих барьеров соотносятся по эффективности влияния на процесс дифференциации.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа выполнена по плановой теме научно-исследовательских работ Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР на

1976–1980 гг. ("Исследование экологии, в частности популяционной, важнейших видов с использованием современных методов и средств", раздел 3).

В основу работы положены материалы собственных сборов автора в Оренбургской и Челябинской областях (1972–1978 гг.), а также материалы, хранящиеся в музее Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

Изучались природные выборки по двум видам рода лесных полевок *Clethrionomys* : красной и рыжей полевкам. Согласно общей цели работы рассматривались выборки из природных популяций, характеризующихся разной степенью пространственной изоляции. Сравнивались различные варианты изолированных группировок: от внутривидовой популяционной, когда сопоставлялись отдельные поселения в пределах одной популяции, до таксономического, когда оценивалась дифференциация популяций, принадлежащих к разным подвидам. Сравнение проводилось, как правило, между хорошо ограниченными в пространстве группировками. Если сравнивались соседние крупные поселения полевок на сплошном участке ареала, их популяционная самостоятельность являлась предметом изучения. В тех случаях, когда выборки нельзя было отнести к разным популяциям, для их описания применялись нейтральные термины: популяционная проба или группировка полевок.

Весь проанализированный материал по красной и рыжей полевкам составил более 2000 экземпляров.

Изучение проводилось по единой схеме: сравнивалась экологическая структура (относительная численность, возрастной состав, интенсивность размножения, размещение по биотопам, морфофизиологические особенности), затем фенооблик (вес, размеры и пропорции тела, черепа и количественные показатели окраски шкур) и проводилась косвенная оценка порядка генетических различий на основе изучения эпигенетической изменчивости структур черепа методом Р. Берри (Verгу, 1963).

Определение относительной численности проводилось общепринятым методом учета числа зверьков отловленных на 100 ловушкосуток. Для выяснения подвижности и распределения зверьков по территории проводилось их мечение и повторный отлов. Выделение возрастных групп проводилось с учетом степени развитости корней зверьков.

бов (Кошкина, 1955; Тупикова и др., 1970). В качестве показателей размножения самок учитывалось число родовых пятен в матке, а также число и степень развитости эмбрионов. Участие в размножении самоцв коловенно оценивалось по весу семенника.

Общие размеры тела и его частей, а также его пропорции сравнивались общепринятым способом. Для оценки различий в краниометрии брались в разных сочетаниях десять промеров черепа. Результаты измерений обработаны биометрически. Окраска шкурок исследовалась методом колориметрирования (Покровский и др., 1962). В работе применялся метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968). Наряду с попарным сравнением форм по отдельным признакам, для решения некоторых задач применялся метод многомерного статистического анализа – метод средней (информационной) дивергенции (Андерсон, 1963; Кульбак, 1967; Рао, 1968; Кендалл, Стьюарт, 1976), который позволяет определить морфометрическую дистанцию по комплексу признаков.

Анализ изменчивости неметрических признаков черепа полевок.

В последнее время в популяционной биологии интенсивно развивается особое направление исследований – фенетика популяций (Яблоков, 1980). Фенетический подход, будучи основан на популяционно-морфологических исследованиях, позволяет в ряде случаев генетически интерпретировать результаты этих исследований. Один из фенетических подходов – метод сравнения популяций по большому числу неметрических признаков скелета и применен в работе.

В работе использовались только черепные признаки. Большая часть признаков взята из тех, которые использовал Р.Берри (1963) на домашней мыши. Часть признаков описана впервые. Это, в основном, мелкие качественные вариации в строении черепа (наличие или отсутствие отверстий для кровеносных сосудов и нервов, дополнительные костные элементы, выпадение фрагментов кости и т.д.). В диссертации приводится описание и номенклатура признаков по обоим видам.

Проводилась классификация особей, при которой отмечалось наличие того или иного признака для каждой особи, а затем по каждой выборке подсчитывались частоты встречаемости каждого признака. После выбраковки части признаков из-за их связи с возрастом, по-

дом или друг с другом, по обоим видам, из более пятидесяти обнаруженных признаков работающими остались: для рыжей полевки - 23, а для красной - 21. Статистический метод расчета показателя дифференциации - D описан в работах Берри (1963, 1964).

Глава I. Популяционная и внутривидовая дифференциация рыжей полевки на южной границе ареала в Оренбургской области.

Первая задача при проведении исследований дифференциации популяций состоит в определении масштаба различий, характеризующих внутривидовые группировки и соседние популяции. Важно установить, представляет ли собой население отдельных относительно изолированных поселений полевки самостоятельные популяции или это внутривидовые территориальные группировки особей (микроразделения). Следующий шаг - сравнение соседних хорошо изолированных популяций. Кроме этого необходимо оценить в какой мере устойчивы обнаруживаемые межвидовые различия во времени. Природная модель, удовлетворяющая перечисленным требованиям была обнаружена на южной границе ареала рыжей полевки в Оренбургской области. Проводилось сравнение двух популяций: сакмарской (окр. г. Кувандык) и приуральской (в 30-40 км. южнее в пойме р. Урал). Специфика пространственного размещения в этом регионе заключается в усилении стеноитности вида, строгой его приуроченности к пойменным лесам. Было установлено, что зверьки избегают степных участков и основной поток мигрантов перемещается вдоль пойменных "коридоров" (Большаков, Васильев, 1975). В пределах сакмарской популяции изучены четыре относительно изолированных поселения. Мечение показало, что между ними возможен обмен мигрантами. Различия по показателю дифференциации между этими поселениями малы и ни одно из них не является статистически значимым. Следовательно, в этом случае можно говорить о принадлежности зверьков всех поселений к одной совокупности - сакмарской популяции, как это и предполагалось.

Другое сопоставление, уже межвидовое, проведено между сакмарской и приуральской популяциями, изолированными тридцатикилометровой ландшафтно-экологической преградой. В обеих популяциях были взяты синхронные пробы в 1972, 1976, 1977 гг. Дистанция

между популяциями превысила максимальные внутривидовые различия примерно в пять раз и оказалась статистически значимой ($0,070 \pm 0,023$). Морфометрические различия (линейные размеры и пропорции тела и черепа, окраска) между обеими популяциями невелики, но по отдельным экологическим показателям (относительная численность, возрастной состав, морфофизиологические особенности) они существенно отличаются.

Сравнивались и хронографические изменения за шестилетний период наблюдений в пределах одного поселения сакмарской популяции. Генетические различия по комплексу неметрических признаков между выборками соседних лет оказались сопоставимы с внутривидовыми различиями между отдельными поселениями. В целом можно предположить достаточную генетическую устойчивость популяции во времени.

Глава II. Популяционный анализ рыжей полевки на сплошном участке ареала в пойме р. Урал.

В этой главе автор ставил задачу сравнить смежные поселения рыжей полевки и попытаться определить естественные популяционные границы на сплошном участке пойменных лесов р.Урал. Расстояние между соседними пробами было примерно таким же, что и в предыдущем случае между изолированными сакмарской и приуральской популяциями и составляло 30-40 км. Крайние (первая и шестая) пробы были удалены на расстояние около 150-200 км. Отлов проводился в сходных биотопах - узкой полосе пойменного леса, но условия обитания первых двух и последующих четырех поселений отличаются между собой за счет перепада в уровне осадков. Уровень влажности для рыжей полевки в остепненных ландшафтах Южного Урала может считаться одним из лимитирующих факторов.

При сравнении всех шести проб обнаружилось, что по отдельным экологическим показателям (относительная численность, возрастной состав) и некоторым особенностям фенооблика (размеры и пропорции черепа) выделяются две большие пространственные совокупности (рис.1,2). Выборки первая и вторая принадлежат к одной совокупности, а пробы с третьей по шестую к другой. Однако фенетическая дифференциация между пограничными выборками (второй и третьей) этих больших группировок не выражена. Различия по частоте

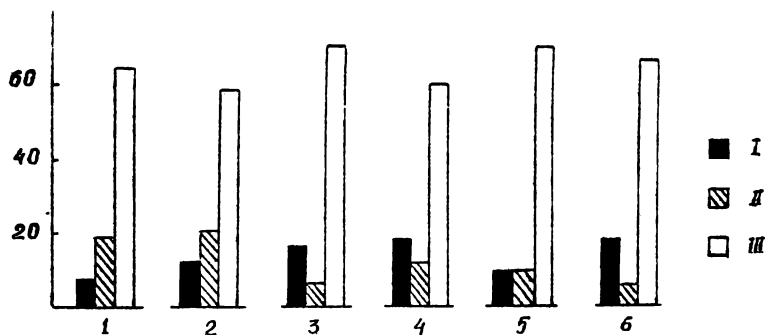


Рис.1. Возрастной состав смежных поселений рыжей полевки на сплошном участке ареала в пойме р.Урал. 1-6 - номера последовательных проб. I - зимовавшие; II - половозрелые сеголетки; III - неполовозрелые.

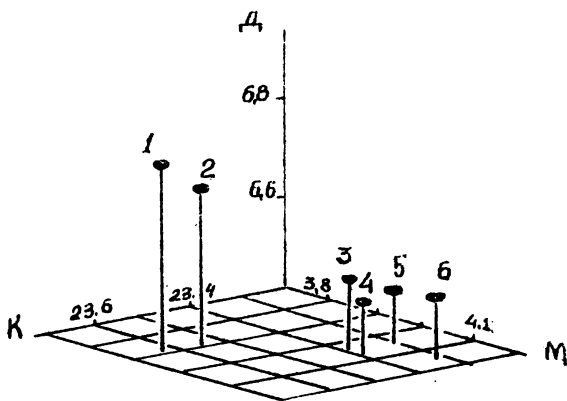


Рис.2. Сравнение популяционных проб по краниометрическим признакам. 1-6 - номер пробы. К - кондио-базальная длина, Д - длина диастемы, М - межглазничная ширина.

там встречаемости неметрических признаков между соседними пробами невелики и сопоставимы по масштабу с внутривидовыми.

Таблица I

Фенетические дистанции между последовательными популяционными пробами рыжей полевки в пойме р. Урал (1977 г.)

Пробы	1	2	3	4	5	6
1	-	0,005	0,029	0,044	0,048	0,086
2	0*)	-	0,013	0,054	0,065	0,071
3	0,015	0,011	-	0,017	0,068	0,084
4	0,021	0,023	0,011	-	0,029	0,079
5	0,022	0,025	0,023	0,017	-	0,013
6	0,037	0,031	0,033	0,034	0	-

*) - в этой и последующих таблицах - под диагональ помещены величины среднеквадратических отклонений.

Первая и вторая пробы, по-видимому, действительно относятся к одной совокупности, так как они сходны не только по фенотипу и экологической структуре, но и по встречаемости неметрических признаков. С расстоянием фенетические дистанции нарастают. Различия наиболее велики между крайними пробами и по своему масштабу сопоставимы с различиями между двумя соседними изолированными популяциями (табл. I). Полученные данные говорят о том, что на рассмотренном отрезке пойменного леса локализованы не менее, чем две популяции. Однако, пограничная зона между ними оказывается сильно растянутой. Если крайние выборки бесспорно относятся к разным популяциям, то между ними существует большой ряд переходных группировок. На сплошном участке ареала границы между популяциями могут быть размыты. Возможно для того, чтобы уловить их нужно уменьшить расстояние между последовательными пробами. Во всяком случае, есть все основания полагать, что с помощью предложенного подхода можно приблизиться к решению этой задачи.

Глава III. Пространственная изоляция расстоянием и дифференциация популяций рыжей полевки на периферии ареала.

В данной главе автор ставит задачу сравнить уровень дифференциации популяций, изолированных расстоянием на сплошном участ-

ке ареала, с дифференциацией группировки, длительное время изолированной ландшафтно-экологической преградой.

Для исследования изоляции большим расстоянием были взяты выборки из трех поселений рижей полевки пойменных лесов рек Урала и Сакмары. Большая удаленность (150–200 км.) позволяет говорить о принадлежности их к разным популяциям. Популяции: сакмарская, оренбургская и илекская изолированы расстоянием, но потенциально могут контактировать. Четвертая проба (шубарагашская популяция) изолирована от них степью и населяет самый южный островок леса в Оренбуржье – шубарагашский лесной массив, примерно 200 лет назад соединявшийся по реке Илек с пойменными лесами реки Урал.

Все популяции отличаются по метрическим признакам (размеры черепа) и имеют специфические черты экологической структуры (относительная численность, возрастной состав, интенсивность размножения). Наиболее из всех своеобразна шубарагашская полностью изолированная популяция. Приведенные фенетические дистанции (табл. 2) указывают на то, что изоляция большим расстоянием приводит к накоплению генетических различий и, тем самым, к заметной дифференциации крайних популяций.

Таблица 2

Фенетические дистанции между популяциями рижей полевки Оренбургской области.

Популяция	1	2	3	4
1 Сакмарская	-	0,085	0,215	0,278
2 Оренбургская	0,022	-	0,117	0,251
3 Илекская	0,029	0,026	-	0,156
4 Шубарагашская	0,032	0,036	0,025	-

Интересно, что величина показателя дифференциации возрастает по мере удаления проб друг от друга. При попарном сравнении изолированных расстоянием соседних пойменных популяций различия сказываются примерно одного порядка. Показатель дифференциации между сакмарской и оренбургской выборками составляет $0,085 \pm 0,022$, а между оренбургской и илекской – $0,117 \pm 0,026$. В свою очередь, различия между полностью изолированными сакмарской и приуральской популяциями тоже близки к приведенным выше значениям.

ям показателя ($0,070 \pm 0,023$). Напомним, что и различия между крайними (первой и шестой) выборками на сплошном участке пойменного леса (табл. I) того же порядка - $0,086 \pm 0,037$. Следовательно, при большом пространственном шаге (150-200 км.) на сплошном участке пойменного леса между популяциями наблюдается примерно одинаковая величина показателя дифференциации, сопоставимая с различиями между соседними, но полностью изолированными популяциями.

Шубарагашская популяция меньше всего отличается от илекской и значительно фенетически удалена от оренбургской и сакмарской. Ранее уже говорилось, что шубарагашская популяция некогда была связана потенциальным генетическим обменом через ряд поселений, обитавших в пойменных лесах реки Илек, с илекской популяцией, приуроченной к пойме р. Урал в месте слияния этих рек. Интерпретируя эти данные с генетической точки зрения, можно считать, что отмеченные факты подтверждают прямую генетическую связь илекской и шубарагашской популяций, существовавшую ранее. Однако величина различий между этими близкими по происхождению группировками превышает порядок различий между соседними пойменными группировками и сопоставима с показателем дифференциации крайних - сакмарской и илекской пойменных популяций. Следует учитывать, что илекская и сакмарская популяции удалены друг от друга на расстояние более 300 км., что в два раза превышает расстояние между илекской и шубарагашской группировками.

Таким образом, анализируя масштаб всех полученных различий, можно предполагать некоторое ускорение дифференциации шубарагашской популяции в условиях полной изоляции на границе видového ареала. Возможно, однако, что усиление дифференциации этой популяции связано с повышенным давлением отбора в более остепненных по сравнению с пойменным лесом условиях обитания этой южной группировки. Исходя из таких представлений, эффективность давления изоляции расстоянием на процесс дифференциации популяций выглядит почти такой же, что и за счет полного нарушения панмиксии при полной изоляции.

Глава IV. Оценка дифференциации длительно изолированных популяций красной полевки островных боров Зауралья и Казахстана.

В этой главе были поставлены две основные задачи: I - определить уровень дифференциации длительно изолированных популяций красной полевки (двух островных боров Челябинской области), обитающих в сходных условиях; 2 - сравнить уровень дифференциации двух заведомо разных подвидов и двух популяций одного подвида.

Джабык-Карагайский и Брединский боры окружены степью и удалены друг от друга в меридиональном направлении примерно на 100 км., что обеспечивает практически полную изоляцию обеих популяций красной полевки. Экологическая структура популяций отличается. Несмотря на одинаково низкую численность и сходство биотопического размещения, а также отсутствие морфофизиологических различий, популяции отличаются по возрастной структуре ($\chi^2_{\frac{2}{2}} = 5,2$; $p < 0,05$) и некоторым показателям размножения. Для оценки масштаба морфологической дифференциации была взята серия полевков заведомо другого подвида: *S. r. lategriseus* из окрестностей г. Каркаралинска (расстояние около 1000 км.). Расчет средней дивергенции по комплексу из семи краниометрических признаков показал, что дистанция между популяциями в 8-10 раз меньше подвидовой, причем различия между челябинскими популяциями недостоверны. Сравнение окраски шкурки дает аналогичный результат. Обе челябинские популяции оказались, таким образом, морфологически почти идентичными. Однако фенетическая дистанция между ними велика ($0,154 \pm 0,040$) и сопоставима с различиями, полученными при сравнении длительно изолированных шубарагашской и илекской популяций рыжей полевки (табл.2). Оценка межподвидовой дистанции по неметрическим признакам в пять раз выше межпопуляционной ($0,772$ и $0,801$). Масштаб обнаруженных различий между двумя подвидами по комплексу неметрических признаков указывает на значительную генетическую дифференциацию этих форм, которая сопровождается заметной морфологической дифференциацией. Длительная пространственная изоляция популяций одного из подвидов в сходных экологических условиях сопровождается, по-видимому, значительно меньшими генетическими различиями. Морфологическая дифференциация этих популяций не выражена и они имеют сходный фенотип.

Глава У. Сравнительное изучение островных и материковой популяций красной полевки на восточной периферии ареала.

Основная задача этого раздела работы заключается в попытке решить ряд вопросов внутривидовой систематики на основе уже полученных нами данных по внутривидовой дифференциации форм заведомо известного ранга. Проводилось сравнение популяций красной полевки о. Беринга, п-ова Камчатки и о. Сахалина. Красная полевка была завезена на о. Беринга с Камчатки, по-видимому, в середине XIX в. в ходе освоения Командорских островов промышленниками (Мараков, 1972), то есть время ее изоляции от материковой формы составляет примерно 100 лет. Камчатские полевки многими авторами относятся к подвиду *S. r. jochelsoni* All. (Огнев, 1950; Большаков, 1967; Реймерс, 1972; Большаков, Васильев, 1976). Возникает вопрос, не вышла ли большая командорская популяция за пределы этого подвида в течение вековой изоляции на о. Беринга.

Проведенное сравнение показало, что изолированная в течение века командорская популяция вполне адаптировалась к жизни на острове, причем ее экологическая структура резко изменилась. Популяция приобрела специфические островные черты фенотипа (более крупные размеры, относительно большие размеры черепа, относительно большие размеры ступни и др.), которые отмечались Фостером (Foster, 1964) для других грызунов, обитателей океанических островов. Однако, по ряду важных таксономических признаков (окраска, длина зубного ряда и др.) островные полевки сохранили черты камчатского подвида (Большаков, Васильев, 1976). Интересно, что при сравнении командорских полевок с сахалинскими (обе формы островные), по отдельным размерам черепа между ними наблюдается большее сходство, чем при таком же сравнении с камчатскими. В то же время фенетическая дистанция между командорскими и камчатскими полевками не превышает уровня хороших межпопуляционных различий (табл. 3).

Таблица

Фенетические дистанции между материковой и островными популяциями:

Популяции	1	2	3
1 - командорская	-	0,125	0,592
2 - камчатская	0,026	-	0,427
3 - сахалинская	0,097	0,091	-

Уровень дифференциации сахалинских полевков значительно выше. В этом можно убедиться, сопоставляя значения показателя дифференциации, полученные в работе при сравнении внутривидовых группировок разного иерархического уровня (табл.4).

Таблица 4

Значения показателя дифференциации группировок рыжей и красной полевков разной степени пространственной изоляции

Вариант пространственной изоляции	Показатель дифференциации
Относительно изолированные внутри-популяционные поселения	0,006 - 0,012
Соседние, изолированные 30-40 км. расстоянием поселения на сплошном участке ареала	0,013 - 0,029
Соседние популяции, изолированные 30-40 км. ландшафтно-экологической преградой	0,060 - 0,075
Популяции на сплошном участке ареала изолированные расстоянием 150-200 км.	0,085 - 0,117
Изолированные в течение 100 лет островная и материковая популяции	0,125
Длительно изолированные ландшафтно-экологической преградой популяции (100 - 150 км.)	0,154 - 0,156
Популяции на сплошном участке ареала, изолированные расстоянием около 300-400 км.	0,215
Популяции, принадлежащие разным подвидам	0,427 - 0,801
Популяции наиболее удаленных подви-дов (казахстанская и камчатская формы)	0,982 - 1,104

Опираясь на величины D, характеризующие подвидовой масштаб дифференциации, можно с уверенностью говорить о подвидовом уровне дивергенции сахалинской и камчатской формы красной полевки (табл.4).

Анализируя полученный ряд данных, можно прийти к заключению

о возрастании уровня фенетической дифференциации с усиление пространственной изоляции внутривидовых группировок.

Примечательно, что сопоставление различий, обнаруженных Берри (1964) на популяциях домовый мыши Англии и Отто (1978) на удаленных поселениях рыжей полевки Норвегии с нашими данными по красной и рыжей полевкам, показывает большое сходство в порядках величин D при разборе аналогичных случаев. Это, на наш взгляд, может косвенно указывать на сходство протекания процессов внутривидовой дифференциации у разных видов мышевидных грызунов.

ВЫВОДЫ

1. Для решения ряда вопросов внутривидовой систематики и микроэволюции перспективен комплексный анализ дифференциации различных внутривидовых группировок на основе сочетания экологического, морфометрического и фенетического подходов.

2. Применительно к двум видам (рыжей и красной полевкам) разработан метод определения фенетических дистанций между популяционными группировками по комплексу неметрических признаков черепа. Используемые признаки представляют собой мелкие морфологические вариации в строении черепа (наличие или отсутствие отверстий для кровеносных сосудов и нервов, дополнительные костные элементы, выпадение фрагментов кости и т.д.). В дополнение к признакам, применяемым Р. Берри (Berri, 1963, 1964) на домовый мыши, использованы и апробированы - 19 новых.

3. Анализ уровня дифференциации популяций полевок с разной степенью пространственной изоляции показал прямую связь уровня дифференциации популяций с длительностью и степенью их пространственной разобщенности.

4. На примере ленточных поселений рыжей полевки пойменных лесов рек Урала и Сакмары показана возможность установления общности происхождения и обнаружения прямой генетической связи отдельных группировок на основе сравнения фенетических дистанций между ними по комплексу неметрических признаков.

5. Оценена эффективность влияния изоляции расстоянием на процесс дифференциации популяций рыжей полевки на сплошном участ-

ке ареала в Оренбургской области. Установлено, что несмотря на потенциальный контакт и возможность генетического обмена, значительно удаленные поселения могут достигать того же уровня дифференциации, что и полностью изолированные популяции.

6. Выявлен относительный масштаб дифференциации группировок разного уровня внутривидовой иерархии (от внутривидовых поселений до резко отличающихся подвидов). Получены количественные оценки дифференциации, характеризующие каждый из этих уровней. На основе этих данных показаны принадлежность популяции красной полевки о. Беринга к камчатскому подвиду и подвидовой уровень дифференциации сахалинских полевок.

Список печатных работ,
опубликованных по теме диссертации

1. Большаков В.Н., Васильев А.Г. Сравнение островной и материковой популяций красных полевок (о. Беринга, п-ов Камчатка). - В кн.: Информационные материалы Ин-та экол. раст. и животных УНЦ АН СССР (отчетная сессия зоол. лаборат.), Свердловск 1975, с. 4.

2. Большаков В.Н., Васильев А.Г. Пространственная структура и изменчивость популяций рыжей полевки на южной границе ареала. - В кн.: Популяционная изменчивость животных. Труды Ин-та экол. раст. и животных УНЦ АН СССР, Свердловск, 1975, вып. 96, с. 3-31.

3. Большаков В.Н., Васильев А.Г. Сравнительное изучение островной и материковой популяций красной полевки *Clethrionomys rutilus* Pall. : возможная роль " принципа основателя". - Дурн. общ. биол., 1976, т. 37, № 3, с. 378-385.

4. Васильев А.Г. Экологические особенности популяций рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) на южной границе ее ареала. - Докл. МОИП. II полугодие 1972 г. - I полугодие 1973 г. Зоология и ботаника. М.: Изд-во МГУ, 1976, с. 130-132.

5. Васильев А.Г. О некоторых методических приемах применения генетического подхода в популяционных исследованиях. - В кн.: Информационные материалы Ин-та экологии раст. и животных

УНЦ АН СССР (отчетная сессия зоол. лаборат.), Свердловск, 1976, с. 21.

6. Васильев А.Г. Биотопические различия изменчивости кра-ниологических признаков рыжей полевки по сезонам. - В кн.: Фауна, морфология и изменчивость животных (Информ. материалы зоол. му-зея Ин-та экол. раст. и животных), Свердловск, 1976, с. 18-19.

7. Большаков В.Н., Васильев А.Г. Эпигенетический полиморфизм популяций рыжей и красной полевок с разной степенью простран-ственной изоляции. - В кн.: Физиологическая и популяционная эко-логия животных. Саратов: Изд-во Саратов. гос. университета, 1978, с. 110-116.

8. Васильев А.Г. Популяционный анализ рыжей полевки на сплошном участке ареала в пойме реки Урал (Оренбургская область). - В кн.: Информационные материалы Ин-та экол. раст. и животных УНЦ АН СССР (отчетная сессия зоол. лаборат.), Свердловск, 1979, с. 16-17.

9. Бердюгин К.И., Васильев А.Г., Судьбин А.В. Мышевидные гры-зуны в интерзональных местообитаниях Урала и прилегающих терри-торий. - П Всесоюзная зоогеографическая конференция : Тезисы до-кладов. М.: Наука, 1979, с. 96-98.

10. Васильев А.Г. Оценка дифференциации пространственно изо-лированных популяций красной полевки. - В кн.: Млекопитающие Уральских гор (Информ. материалы). Свердловск, 1979, с. 9-10.

11. Васильев А.Г. Пространственная изоляция и дифференциа-ция популяций рыжей полевки на периферии ареала. - В кн.: Проб-лема экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. Свердловск, 1980, с. 79-80.



PTII УНЦ 13.02.81 сар.87 т.120