АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 29 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1962

ВОПРОСЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

СВЕРДЛОВСК

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 29 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1962

ВОПРОСЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

СВЕРДЛОВСК

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Уральского филиала АН СССР

Отв. редактор доктор биологических наук, профессор **С. С. Шварц**

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

Вып. 29 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1962

В. Н. БОЛЬШАКОВ, С. С. ШВАРЦ

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ГРЫЗУНОВ НА СПЛОШНОМ УЧАСТКЕ ИХ АРЕАЛА (НА ПРИМЕРЕ ПОЛЕВОК РОДА *CLETHRIONOMYS*)

ВВЕДЕНИЕ

Задача настоящего исследования — изучение географической изменчивости двух близких видов рода *Clethrionomys* — сибирской красной (*Clethrionomys rutilus* Pall.) и европейской рыжей (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) полевок на сплошном участке их ареалов. Это дает возможность оценить формообразующее влияние среды на организм, так как значение изоляции в истории расселения вида при такой постановке работы сводится к минимуму.

Мы полагаем, что суждение о таксономическом значении отдельных внутривидовых форм должно основываться на изучении изменчивости вида на всем его ареале при сопоставлении с изменчивостью близких форм. Поэтому результаты данной работы не используются нами для хотя бы частичной ревизии подвидовой систематики сравниваемых видов. В известной степени она может быть названа подготовительной по отношению к этой большой проблеме.

Однако изучение изменчивости близких видов на сплошном участке ареала имеет и самостоятельное значение, так как содействует выяснению некоторых общих закономерностей географической изменчивости животных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для правильного суждения о характере географической изменчивости животных первостепенное значение имеет выбор материала, на основе которого создается представление о морфологической специфичности отдельных популяций. Это условие не всегда соблюдалось, что привело к описанию некоторыми авторами большого количества подвидов — артефактов.

Для сравнения изученных популяций из различных точек ареалов сравниваемых видов нами использовались только вполне взрослые экземпляры (с развитыми корнями зубов), добытые практически в одно и то же время года (первая половина лета). 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 недо-

оценки возрастных особенностей животных (в разных популяциях они могут проявляться в различной степени) и их принадлежности к различным генерациям (значение последнего обстоятельства подробно обсуждалось ранее. — Шварц, Копеин, Покровский, 1959).

Полученные данные обрабатывались биометрически по общепринятым методикам, достоверность различий между отдельными популяциями и их группами может быть легко определена. Животные обследовались по комплексу признаков, оценка которых проводилась согласно общепринятым методикам, не требующим пояснений.

Для изучения изменчивости окраски мы использовали разработанный в нашей лаборатории колориметрический метод. Поскольку он подробно описывается в одной из статей настоящего сборника (Покровский, Смирнов, Шварц), зедесь мы ограничимся лишь разъяснением его сущности, необходимым для анализа представленных материалов.

Для оценки окраски шкурок изученных нами животных мы использовали универсальный фотометр ФМ, предназначенный для измерения коэффициентов яркости светорассеивающих образцов и других фотометрических работ. Для определения цветовой характеристики шкурки на участке 4 *см*² измерялась ее яркость через три фильтра: К-2 (длина волны 633, красный), К-4 (длина волны 550, зеленый) и К-6 (длина волны 478, синий). Яркость исчислялась в процентах от яркости стандартной баритовой пластинки через эти же фильтры.

Для цветовой характеристики шкурки мы приняли 2 показателя: белизну 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 фильтре К-2 к белизне. Эта величина говорит о преобладании в окраске животных охристо-рыжих тонов. Некоторые физические соображения, которые мы здесь считаем возможным опустить, показывают, что в совокупности эти два показателя достаточно точно характеризуют как яркость окраски, так и преобладание в ней определенного оттенка. Объективность полученных данных гарантируется точностью прибора и повторным колориметрированием отдельных шкурок.

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 варьирования окраски шкурок животных сравниваемых групп. По каждому из показателей вычисляется среднее (M) и средняя ошибка (m). Это дает возможность оценить достоверность различий между сравниваемыми формами группами по формуле:

$$\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}} > 3$$

Применение нашего метода дает возможность характеризовать окраску животных в количественных терминах, что по понятным причинам имеет особое значение при проведении различных сравнений.

Территория, на которой проводился сбор материала покрывает 16 широтных градусов: от 51°25′ с. ш. до 67°20′ с. ш. и охватывает различные физико-географические зоны: степную (Оренбургская область), лесостепную (от южных районов Курганской области до широты Свердловска), лесную (от широты Свердловска до северной границы лесной

растительности на Полярном Урале) и зону тундры и лесотундры (пойма рек Полуй и Хадыта на Ямале). Преобладающее число точек обследования расположено в Зауралье или по восточным склонам Урала. В тех случаях, когда материал собирался непосредственно в горах — это отмечено в таблицах[1].

Нигде на обследованной территории не наблюдается перерывов в распространении изученных видов. Красная полевка идет дальше на север, проникая в зону тундры. Рыжая полевка в тундровом и типичном лесотундровом ландшафте не встречается.

В пределах рассмотренного региона исследованная территория практически охватывает весь ареал сравниваемых видов — от крайне южных до крайне северных популяций.

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ СРАВНИВАЕМЫХ ВИДОВ

Наш материал представлен в табл. 1 и 2, которые являются исходными при проведении всех последующих анализов. Биометрическая обработка полученных данных дает возможность судить о степени достоверности различий между сравниваемыми популяциями по отдельным признакам.

Для изучения общих тенденций географической изменчивости таблицы представляют известные неудобства, так как случайные и статистически недостоверные отличия между двумя соседними популяциями могут затемнить направление изменчивости. Поэтому для непосредственного анализа мы предпочли пользоваться не таблицами, а графиками, построенными по следующему принципу.

По оси ординат откладывается значение признака в принятом измерении. По абсциссе — географическая широта точек сбора материала с юга на север. Расстояние между точками соответствует расстоянию между обследованными популяциями в природе. Таким образом, наши графики построены в «географическом масштабе» и дают вполне наглядное представление не только о направлении изменчивости, но и степени ее проявления. В тех случаях, когда возникали сомнения в реальности выявляемых на графиках закономерностей, мы обращались к упомянутым таблицам и определяли достоверность различий между отдельными популяциями.

Изучение изменчивости окраски также проводилось путем анализа графиков, принцип построения которых описан выше.

Предварительное рассмотрение таблиц показало, что отдельные признаки не подвержены закономерной географической изменчивости; изменение других усматривается вполне отчетливо. Графическому анализу подверглись последние: длина тела, относительная длина задней ступни и хвоста, относительные размеры черепа, окраска. Как видно, в число избранных нами для графического анализа признаков входят, по существу, все важнейшие в таксономическом отношении показатели. Их изучение дает, следовательно, представление о закономерностях географической изменчивости изучаемых видов. Рассмотрение представленных графиков (см. табл. 3, рис. 1—8) показывает, что в распределении точек, отражающем изменение отдельных признаков при продвижении с юга на север, нет «хаоса», о котором нередко говорят различные авторы, занимавшиеся изучением вопросов географической

---

[1] Нами были также обработаны сборы М. Я. Марвина и Л. Я. Топорковой, материал из Печоро-Илычского заповедника представлен нам В. С. Поярковым. Пользуясь случаем, приносим им свою глубокую благодарность.

Таблица 1

Географическая изменчивость красной полевки *Clethrionomys rutilus* Pall.
(Взрослые экземпляры)

Показатели (размеры и пропорции)	Оренбургская область, с. Кувандык, (*n*=4)	Курганская область, (*n*=69)	Челябинская область		Свердловская область				
			с. Петропавловка, (горы) (*n*=22)	с. Чебаркуль (*n*=11)	Камышловский район, с. Шипицино, (*n*=40)	ст. Исеть, (*n*=11)	ст. Шаля, (*n*=18)	с. Висим, (*n*=18)	Туринский район, (*n*=12)
Длина тела, *мм*	92±1,42	93±0,78	96±1,11	93±0,88	96±0,76	98±1,04	97±2,11	98±1,43	97±1,12
Длина хвоста, *мм*	32±1,20	30±0,41	33±0,82	31±0,91	32±0,39	33±1,12	33±0,91	34±0,90	33±0,93
Длина ступни, *мм*	17	16±0,09	17±0,06	17±0,12	17±0,09	17±0,18	17±0,20	17±0,21	17±0,30
Высота уха, *мм*	13	12±0,16	13±0,19	13±0,21	12±0,15	12±0,23	—	—	13±0,32
Вес, *г*	23,2	25,8	25,9	24,4	24,8	25,0	28,0	25,7	25,3
Кондилобазальная длина черепа, *мм*	23,5±0,40	23,0±0,09	—	23,2±0,13	23,4±0,27	23,6±0,14	23,3±0,16	23,6±0,16	23,4±0,22
Длина лицевой части, *мм*	13,3±0,30	13,2±0,06	—	13,2±0,10	13,4±0,16	13,5±0,12	13,3±0,13	13,6±0,09	13,5±0,17
Длина мозговой части, *мм*	10,2±0,10	9,8±0,05	—	10,0±0,07	10,0±0,06	10,1±0,09	10,1±0,08	10,0±0,07	9,9±0,11
Длина диастемы, *мм*	7,5±0,16	7,1±0,05	—	7,2±0,09	7,3±0,06	7,3±0,11	7,2±0,12	7,4±0,08	7,3±0,10
Ширина межглазничного промежутка, *мм*	3,8	3,8±0,02	—	3,8±0,03	3,9±0,02	4,0±0,02	3,9±0,04	3,8±0,02	3,9±0,04
Скуловая ширина, *мм*	13,0±0,07	12,9±0,08	—	13,1±0,12	13,2±0,10	13,2±0,14	13,0±0,13	13,4±0,09	13,4±0,13
Высота черепа, *мм*	9,1±0,01	8,7±0,04	—	8,8±0,05	8,9±0,04	9,1±0,08	9,0±0,06	9,1±0,07	8,9±0,05
Длина зубного ряда, *мм*	4,8	4,6±0,03	—	4,7±0,03	4,7±0,02	4,7±0,04	4,7±0,06	4,7±0,04	4,8±0,06
Длина хвоста к длине тела	0,349	0,322	—	0,325	0,333	0,338	0,340	0,346	0,341
Длина ступни к длине тела	0,185	0,172	—	0,183	0,177	0,174	0,175	0,173	0,176
Высота уха к длине тела	0,141	0,129	—	0,139	0,125	0,123	—	—	0,134
Индекс черепа	0,253	0,247	—	0,249	0,244	0,241	0,240	0,241	0,241
Лицевая часть к мозговой	1,330	1,360	—	1,320	1,340	1,336	1,330	1,360	1,362
Скуловая ширина к кондилобазальной длине черепа	0,551	0,563	—	0,564	0,564	0,560	0,559	0,565	0,571
Высота черепа к кондилобазальной длине черепа	0,389	0,379	—	0,378	0,380	0,387	0,383	0,385	0,381
Длина зубного ряда к кондилобазальной длине черепа	0,208	0,201	—	0,202	0,200	0,199	0,201	0,199	0,204
Длина диастемы к кондилобазальной длине черепа	0,321	0,310	—	0,311	0,312	0,309	0,309	0,314	0,314

Таблица 1 (*продолжение*)

Географическая изменчивость красной полевки *Clethrionomys rutilus* Pall.

(Взрослые экземпляры)

Показатели (размеры и пропорции)	Свердловская область			Коми АССР, д. Конецбор, (n=15)	Полуостров Ямал, р. Полуй, (n=105)	Ст. Собь, (n=18)	Туш-Вож, (n=10)	Полуостров Ямал, р. Хадыта, (n=53)
	г. Верхотурье, (n=13)	Гаринский район, (n=14)	Заповедник «Денежкин Камень», (n=94)					
Длина тела, *мм*	97±2,10	97±1,32	98±1,00	101±0,91	97±0,66	98,5±1,93	97±2,30	97±1,27
Длина хвоста, *мм*	34±0,51	34±0,91	34±0,32	35,6±0,53	29,5±0,42	34±0,90	35±1,10	30±0,57
Длина ступни, *мм*	17±0,20	17±0,31	17±0,20	18±0,17	17±0,08	17±0,4	17±0,46	17±0,14
Высота уха, *мм*	14±0,19	—	13±0,14	14±0,22	—	13±0,31	—	—
Вес, *г*	24,9	25,8	26,2	29,7	24,8	29,1	28,0	25,5
Кондилобазальная длина черепа, *мм*	23,3±0,13	23,4±0,19	23,6±0,14	24,3±0,15	23,1±0,07	23,4±0,17	23,3±0,21	22,9±0,14
Длина лицевой части, *мм*	13,3±0,09	13,4±0,10	13,6±0,08	14,0±0,08	13,2±0,06	13,5±0,13	13,4±0,12	13,2±0,09
Длина мозговой части, *мм*	10,0±0,06	10,0±0,09	10,0±0,07	10,3±0,08	9,9±0,04	9,9±0,11	9,9±0,10	9,7±0,08
Длина диастемы, *мм*	7,3±0,11	7,3±0,10	7,4±0,05	7,9±0,03	7,0±0,03	7,2±0,13	7,3±0,12	7,0±0,07
Ширина межглазничного промежутка, *мм*	3,9±0,03	3,9±0,03	4,0±0,02	4,0±0,02	3,8±0,02	4,0±0,05	3,9±0,04	3,9±0,02
Скуловая ширина, *мм*	13,1±0,12	13,2±0,11	13,3±0,07	13,9±0,07	13,0±0,08	13,2±0,14	13,0±0,12	13,0±0,11
Высота черепа, *мм*	9,0±0,07	8,9±0,05	9,1±0,03	9,2±0,05	8,7±0,03	9,0±0,06	8,8±0,07	8,7±0,03
Длина зубного ряда, *мм*	4,7±0,03	4,7±0,05	4,7±0,02	4,9±0,04	4,7±0,02	4,8±0,03	4,7±0,05	4,8±0,02
Длина хвоста к длине тела	0,351	0,350	0,347	0,351	0,304	0,345	0,360	0,309
Длина ступни к длине тела	0,175	0,175	0,173	0,178	0,175	0,173	0,173	0,174
Высота уха к длине тела	0,144	—	0,133	0,139	—	0,132	—	—
Индекс черепа	0,240	0,242	0,240	0,240	0,238	0,239	0,240	0,235
Лицевая часть к мозговой	1,330	1,340	1,360	1,360	1,335	1,361	1,358	1,362
Скуловая ширина к кондилобазальной длине черепа	0,561	0,564	0,563	0,570	0,563	0,564	0,558	0,567
Высота черепа к кондилобазальной длине черепа	0,387	0,380	0,386	0,372	0,378	0,385	0,379	0,378
Длина зубного ряда к кондилобазальной длине черепа	0,201	0,201	0,200	0,201	0,204	0,205	0,202	0,209
Длина диастемы к кондилобазальной длине черепа	0,314	0,312	0,314	0,325	0,304	0,312	0,314	0,303

изменчивости. На ограниченном участке ареала вида, те или иные закономерности в изменчивости признаков во всех рассмотренных нами случаях выявляются с полной очевидностью.

Мы не можем, конечно, утверждать, что закономерная географическая изменчивость имеет место у всех видов и проявляется при изучении любых признаков на любом отрезке ареала. Такое предположение было бы, видимо, 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. Проиллюстрируем это положение двумя примерами. Изменчивость длины тела красной полевки проявляется очень отчетливо (см. табл. 3, рис. 1). Из 17 точек обследования только одна выпадает из общей закономерности. Однако, если бы мы ограничились материалом из 3 точек между 57 и 67°, и в число этих точек попал бы и Конецбор (Коми АССР), то никакой закономерности в изменчивости длины тела нам обнаружить бы не удалось. То же самое отчетливо видно и при рассмотрении графика (см. табл. 3, рис. 8); закономерность изменчивости длины задней ступни рыжей полевки обнаруживается только при сопоставлении многих популяций, расстояние между которыми не превышает 1—2°.

Это может казаться элементарным методическим требованием: чем больше материала и чем он разнообразнее, тем лучше. Однако в рас-

Географическая изменчивость рыжей полевки

Показатели (размеры и пропорции)	Оренбургская область, ст. Кувандык n=33	Челябинская область, дер. Петропавловка n=11	Башкирская АССР, г. Кукшик n=23	дер. Раскуиха n=47
Длина тела, *мм*	99,5±1,50	99±1,22	99±0,77	101±0,98
Длина хвоста, *мм*	48±0,92	46±0,97	47±0,61	44±0,81
Длина ступни, *мм*	18±0,11	17±0,18	17±0,12	18±0,18
Высота уха, *мм*	13±0,16	12±0,23	13±0,19	13±0,19
Вес, *г*	28,1	26,3	26,3	23,0
Кондилобазальная длина черепа, *мм*	24,1±0,14	24,0±0,16	23,9±0,11	23,5±0,12
Длина лицевой части, *мм*	14,0±0,13	13,9±0,16	13,8±0,10	13,7±0,12
Длина мозговой части, *мм*	10,1±0,07	10,1±0,09	10,1±0,06	9,8±0,09
Скуловая ширина, *мм*	13,3±0,08	13,6±0,13	13,6±0,09	13,3±0,04
Длина диастемы, *мм*	7,2±0,06	7,1±0,12	7,1±0,08	6,9±0,10
Ширина межглазничного промежутка, *мм*	3,9±0,02	3,9±0,03	3,9±0,02	3,9±0,04
Высота черепа, *мм*	9,2±0,04	9,1±0,07	9,1±0,05	9,1±0,05
Длина зубного ряда, *мм*	5,3±0,02	5,3±0,04	5,2±0,02	5,3±0,02
Длина хвоста к длине тела	0,482	0,465	0,475	0,435
Длина ступни к длине тела	0,181	0,173	0,172	0,178
Высота уха к длине тела	0,130	0,121	0,131	0,129
Индекс черепа	0,241	0,242	0,241	0,233
Лицевая часть к мозговой	1,383	1,372	1,368	1,399
Скуловая ширина к кондилобазальной длине черепа	0,552	0,566	0,572	0,566
Высота черепа к кондилобазальной длине	0,381	0,379	0,380	0,386
Длина диастемы к кондилобазальной длине	0,298	0,298	0,296	0,294
Длина зубного ряда к кондилобазальной длине	0,219	0,220	0,218	0,221

сматриваемом случае требование большого количества точек обследования вытекает не только из общих методических положений, а из специфики географической изменчивости изученных нами животных. Рассмотрение представленных графиков 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 полевок. В пределах лесостепной зоны наблюдается закономерное и довольно резко выраженное уменьшение размеров черепа с 0,253 в Оренбургской области до 0,241 в районе г. Свердловска. (В дальнейшем подобный тип изменчивости — уменьшение размеров признака с юга на север — мы будем называть условно отрицательной клинальной изменчивостью или отрицательным клином). Начиная примерно с 57°, клинальная изменчивость сменяется полной стабилизацией относительных размеров черепа: на всем громадном участке лесного Урала (от 57 до 67°, т. е. на протяжении более 1000 *км*) размеры черепа остаются совершенно неизменными. Наконец, на крайнем северном пределе ареала — в тундровой зоне наблюдается новое снижение размеров черепа. В рассмотренном случае закономерность изменчивости признака может быть описана следующей формулой: зона отрицательной клинальной изменчивости — зона стабилизации — зона отрицательной клинальной изменчивости.

Таблица 2

Clethrionomys glareolus Schreb. **(взрослые экземпляры)**

Свердловская область						
Пышминский район, n=29	Висимский район, n=14	г. Верхотурье n=27	Гаринский район, n=10	Заповедник «Денежкин Камень» n=26	Коми АССР, д. Конецбор, n=28	Хребет Обе n=3
100±1,04	102±1,31	99±1,19	100±1,43	102±1,20	101±0,96	100
47±0,70	46±1,05	47±0,77	47±0,99	46±1,06	50±0,51	49
18±0,19	17±0,17	17±0,14	17±0,18	17±0,16	18±0,16	18
12±0,22	13±0,20	14±0,15	13,5±0,18	14±0,20	14±0,22	13
24,7	—	25,2	25,1	24,6	31,6	32,7
23,7±0,14	23,9±0,15	23,6±0,12	23,8±0,23	24,0±0,11	25,1±0,12	24,8
13,7±0,12	13,9±0,14	13,7±0,10	13,8±0,17	13,9±0,09	14,6±0,10	14,8
10,0±0,11	10,0±0,08	9,9±0,09	10,0±0,07	10,1±0,05	10,5±0,06	10,0
13,5±0,08	13,4±0,11	13,4±0,10	13,5±0,12	13,5±0,06	13,9±0,07	—
7,0±0,07	7,0±0,07	7,0±0,07	7,0±0,05	7,1±0,04	7,9±0,04	7,6
3,8±0,02	8,9±0,02	3,9±0,03	3,9±0,04	3,8±0,03	3,9±0,02	3,9
9,0±0,06	9,2±0,08	9,1±0,07	9,1±0,05	9,1±0,04	9,5±0,04	9,4
5,3±0,06	4,3±0,04	5,3±0,03	5,3±0,03	5,3±0,02	5,6±0,04	5,6
0,469	0,450	0,476	0,470	0,451	0,495	0,491
0,180	0,167	0,172	0,170	0,167	0,178	0,180
0,121	0,127	0,143	0,136	0,137	0,138	0,131
0,238	0,235	0,238	0,238	0,236	0,249	0,248
1,371	1,389	1,382	1,380	1,376	1,390	1,480
0,569	0,561	0,568	0,567	0,562	0,554	—
0,381	0,384	0,385	0,381	0,379	0,379	0,380
0,296	0,293	0,297	0,298	0,296	0,314	0,302
0,223	0,222	0,224	0,222	0,220	0,223	0,226

Для рыжей полевки тот же признак подчиняется уже несколько иному типу изменчивости: зона отрицательного клина — зона стабилизации — зона положительного клина.

Общим для всех изученных признаков у обоих интересующих нас видов (а также и некоторых других, обследованных в нашей лаборатории) является изменение характера изменчивости: зоны клинальной изменчивости сменяются зонами стабилизации признака. Мы откладываем теоретический анализ этого положения на конец статьи, здесь же отметим его методическое значение. Если на определенном участке сплошного ареала вида наблюдается закономерное изменение направления изменчивости, то достоверная картина изменчивости может быть получена только в том случае, когда расположение точек сбора материала гарантирует фиксацию зон изменения направления изменчивости.

ХАРАКТЕРИСТИКА ГРУПП ПОПУЛЯЦИЙ

Нетрудно заметить, что группе популяций определенного участка ареала вида может быть дана общая морфологическая характеристика. На этом основано выделение внутривидовых таксономических подразделений — подвидов. Поскольку в настоящее время у нас имеется материал, характеризующий изменчивость не в масштабе всего ареала изученных видов, мы не ставим перед собой задачи использовать его для ревизии их подвидовой систематики. Однако, так как нами изучена изменчивость на значительной территории (около 2000 *км* в широтном направлении), мы имеем основание сделать некоторые заключения, касающиеся выделения и описания общих в морфологическом отношении групп популяций.

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 интересна прежде всего тем, что на всем громадном участке ареала (более 1000 *км* в широтном направлении) ни один из важнейших диагностических признаков не подвергается клинальной изменчивости. Наши данные свидетельствуют о том, что при тщательном подборе материала удается показать полную стабильность признака на огромной территории. Это дает возможность 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 закономерно увеличиваются к северу. Относительная длина черепа и задней ступни больше, чем у лесных популяций, и закономерно уменьшается к северу. По окраске от лесных популяций не отличаются.

Как видно, несмотря на то, что в пределах изученного нами 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. Постепенная клинальная изменчивость сменяется зоной стабилизации признака на относительно очень ограниченном пространстве (порядка 1—1,5 широтных градуса, а в большинстве случаев, вероятно, меньше).

Отсюда следует, что на участке ареала вида при отсутствии каких бы то ни было физических преград формируются морфологически различные группы популяций, границы между которыми могут быть проведены с большой точностью. Хотя мы не ставим перед собой в настоящей статье задачу обсуждать проблему подвидов, нельзя, однако, не отметить, что морфологические различия между выделяемыми группами популяций более определенны и существенны, чем между очень многими признанными подвидами.

Напрашивается вывод, что конкретный облик отдельных популяций является ответом на определенные условия внешней среды. Вряд ли можно считать чистой случайностью, что проведенные нами 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) нами изучены две популяции красных полевок: с поймы р. Хадыты и поймы р. Полуя. Популяции эти не только разделены пространственно, между ними проходит Нижняя Обь — совершенно непреодолимая физическая преграда. Непосредственная генетическая связь между популяциями отсутствует. Хадытинская популяция сформировалась за счет продвинувшихся в тундру полевок, населяющих лесную зону левобережья р. 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. При этом очень важно отметить, что граница между «тундровыми» и «лесными» красными полевками может быть проведена очень отчетливо. Полевки, добытые 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 этой реки определяется локальными условиями.

Из сказанного отнюдь не следует, что границы между морфологически отличными группами популяций всегда совпадают с границами физико-географических зон. Этому ожиданию нет теоретических предпосылок, не подтверждается оно 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.

Отмечая роль среды обитания в процессе формирования определенных морфологических типов животных, нельзя не отметить, что изменения условий среды происходят постепенно, а изменения морфологических типов значительно более резко. Лесостепь очень постепенно переходит в лесную зону, но граница между «лесостепными» и «лесными» популяциями может быть проведена вполне отчетливо.

Этот вопрос уже подвергался ранее (Шварц, 1959) теоретическому анализу, основанному на изучении зависимости морфо-физиологических признаков животных от условий их существования. Был сделан

вывод, что если постепенное изменение факторов среды вызывает у данного вида заметные изменения морфологии, то мы будем иметь дело с постепенной и непрерывной географической изменчивостью. Ограничение отдельных подвидов оказывается при этом невозможным. Наоборот, если заметные морфологические отклонения могут быть вызваны только в результате более значительных сдвигов в условиях существования, то постепенного изменения признаков животного ожидать трудно. Как видно, представленный в этой статье материал полностью подтвердил это предположение.

КОНКРЕТНОЕ ПРОЯВЛЕНИЕ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ СРАВНИВАЕМЫХ ВИДОВ

Из изложенного ранее следует, что общие закономерности географической изменчивости у сравниваемых видов — красной и рыжей полевки — совпадают: зоны клинальной изменчивости сменяются зонами стабилизации отдельных признаков, что создает предпосылки для выделения групп популяций, обладающих сходными морфологическими признаками. На нашем материале морфологические группы у красной полевки выражены более отчетливо, но это, видимо, определяется большим материалом, а не видовой специфичностью.

Однако конкретное проявление этих общих закономерностей у сравниваемых видов специфически различно. Эти различия обобщены следующим образом. Если по отдельным признакам и в отдельных участках ареала направление географической изменчивости у обоих видов совпадает, то нередки и такие случаи, когда направление изменчивости сравниваемых форм оказывается диаметрально противоположным или выражено в различной степени. Так, в лесостепной зоне размеры тела красных полевок закономерно увеличиваются к северу, рыжих полевок — остаются неизменными; крайне северные популяции красных полевок характеризуются очень коротким хвостом, рыжих полевок — очень длинным и т. п.

Подобные различия свидетельствуют прежде всего о том, что конкретные закономерности географической изменчивости даже у близких видов в одних и тех же условиях среды различны. Это дает нам право говорить о видоспецифичности географической изменчивости. Реакция вида на изменение географической среды обитания — важнейший видовой признак (Шварц, 1959).

Это приводит к тому, что сравнительный диагноз двух видов в различных участках ареала может оказаться существенно различным (см. табл. 3).

Рыжая полевка как вид отличается от красной большей величиной тела, более длинным хвостом и менее яркой окраской, с преобладанием не красных, а рыжих тонов (различия между видами очень удачно отражены их русскими названиями). Однако проявление этих различий в разных участках ареала неодинаково.

Если иметь в виду лесостепные популяции, то различия между видами следует описать так: красная полевка отличается от рыжей значительно меньшей величиной и значительно более коротким хвостом; относительные размеры черепа много больше; резко преобладают в окраске красные тона (показатель оттенка $164 \pm 1{,}90$ против $151 \pm 1{,}00$ у рыжей полевки).

В средней полосе лесной зоны оба вида по размерам существенно не различаются; небольшое превышение средней длины тела у рыжих полевок статистически недостоверно; в отдельных популяциях различия в размерах между сравниваемыми видами отсутствуют (г. Верхо-

Таблица 3

Географическая изменчивость сравниваемых видов

Показатели	Красная полевка	Рыжая полевка
Длина тела	Лесостепной участок ареала—зона положительного клина; весь лесной Урал и обследованные участки тундры входят в зону стабилизации. Нарушает закономерность популяция из Конецбора.	Весь обследованный участок ареала входит в зону стабилизации признака.
	Рис. 1. Географическая изменчивость длины тела *Cl. rutilus*.	Рис. 2. Географическая изменчивость длины тела *Cl. glareolus*.
Относительная длина черепа	Лесостепной участок ареала—зона отрицательного клина; весь лесной — зона стабилизации; популяции из лесотундры и тундры отличаются мелкими размерами черепа (отрицательный клин по сравнению с лесными популяциями).	Лесостепной участок—зона отрицательного клина; южный и средний участки лесной зоны — зона стабилизации; популяции из северных участков лесной зоны отличаются крупным черепом (граница зоны стабилизации не установлена).
	Рис. 3. Географическая изменчивость индекса черепа *Cl. rutilus*.	Рис. 4. Географическая изменчивость индекса черепа *Cl. glareolus*.

Табл. жение)

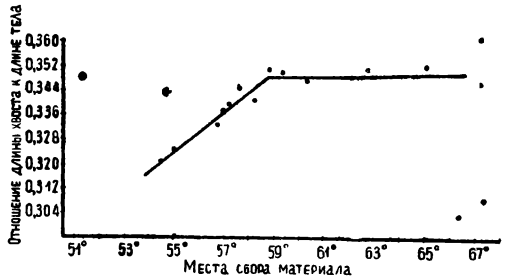
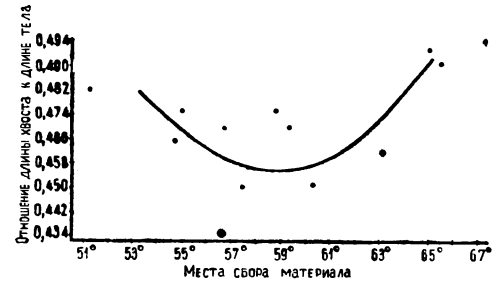
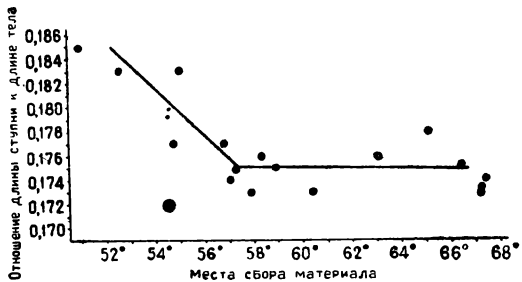
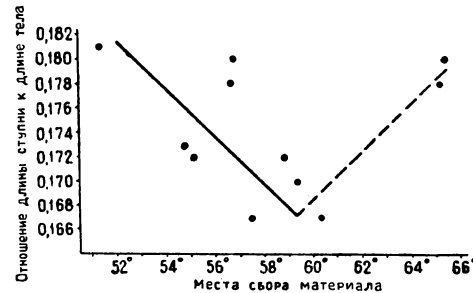
Показатели	Красная полевка	Рыжая полевка
Относительная длина хвоста	Характер изменчивости полностью соответствует изменчивости относительной длины черепа. Нарушают закономерность популяции из-под Оренбурга и Петропавловки.  Рис. 5. Географическая изменчивость относительной длины хвоста *Cl. rutilus* (Обведены точки, уклоняющиеся от общей закономерности).	В пределах лесостепной зоны — отрицательный клин; популяции из северных участков лесной зоны отличаются длинным хвостом. Зона стабилизации не выделена.  Рис. 6. Географическая изменчивость относительной длины хвоста *Cl. glareolus*.
Относительная длина задней ступни	Лесостепной участок ареала—зона отрицательного клина; вся лесная зона и обследованные участки тундры входят в зону стабилизации.  Рис. 7. Географическая изменчивость относительной длины ступни *Cl. rutilus*.	Лесостепной участок ареала и юг лесной зоны—зона отрицательного клина; популяции из северных участков лесной зоны отличаются крупной ступней (границы зоны положительного клина не установлены).  Рис. 8. Географическая изменчивость относительной длины ступни *Cl. glareolus*.

Табл. 3 (продолжение)

Показатели	Красная полевка	Рыжая полевка
Окраска	Все лесостепные и лесные популяции образуют гомогенную группу. Тундровые популяции отличаются от нее очень резко бледной окраской (белизна больше, показатель оттенка—меньше).	Положительный клин средних величин, характеризующих окраску по показателю оттенка и белизне, по всему обследованному участку ареала, но диапазон изменчивости почти всех популяций покрывается диапазоном изменчивости одной Кувандыкской популяции.

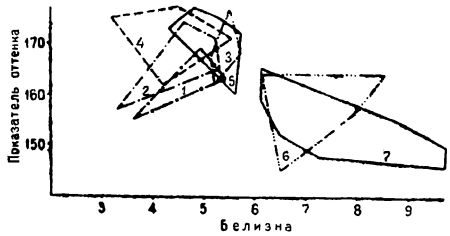


Рис. 9. Географическая изменчивость окраски красной полевки на Урале:

1 — Южный Урал, Оренбургская область; *2* — Южное Зауралье, Курганская область; *3* — Средний Урал, гора Денежкин Камень; *4* — Северный Урал, Печоро-Илычский заповедник; *5* — Полярный Урал, Тушвож; *6* — Ямал, р. Полуй; *7* — Ямал, р. Хадыта.

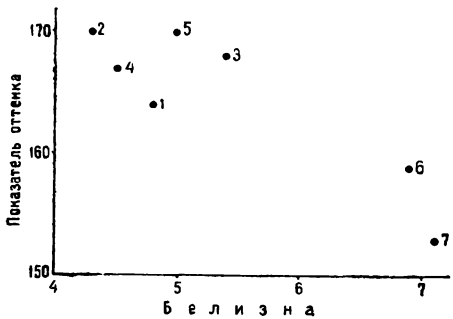


Рис. 10. Средние показатели окраски красной полевки на Урале,

(Обозначения те же, что на рис. 9).

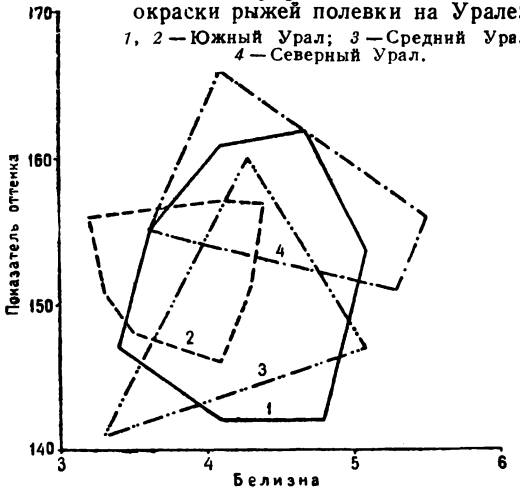


Рис. 11. Географическая изменчивость окраски рыжей полевки на Урале:

1, 2 — Южный Урал; *3* — Средний Урал, *4* — Северный Урал.

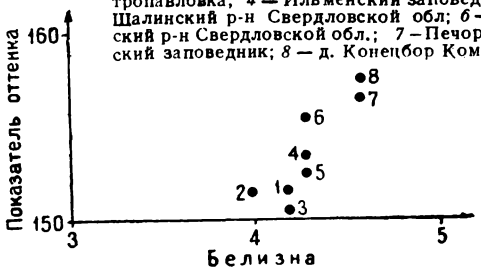


Рис. 12. Средние показатели окраски рыжей полевки на Урале.

1 — с. Кувандык; *2* — гора Кукшик; *3* — д. Петропавловка; *4* — Ильменский заповедник; *5* — Шалинский р-н Свердловской обл; *6* — Висимский р-н Свердловской обл.; *7* — Печоро-Илычский заповедник; *8* — д. Конецбор Коми АССР.

турье). Различия в длине хвоста и размерах черепа значительно менее резко выражены, чем в лесостепи. Окраска обоих видов одинакова по белизне, но различия в показателе оттенка сохраняются (рис. 13).

Еще более интересные результаты получаются при сопоставлении сравниваемых видов из различных районов.

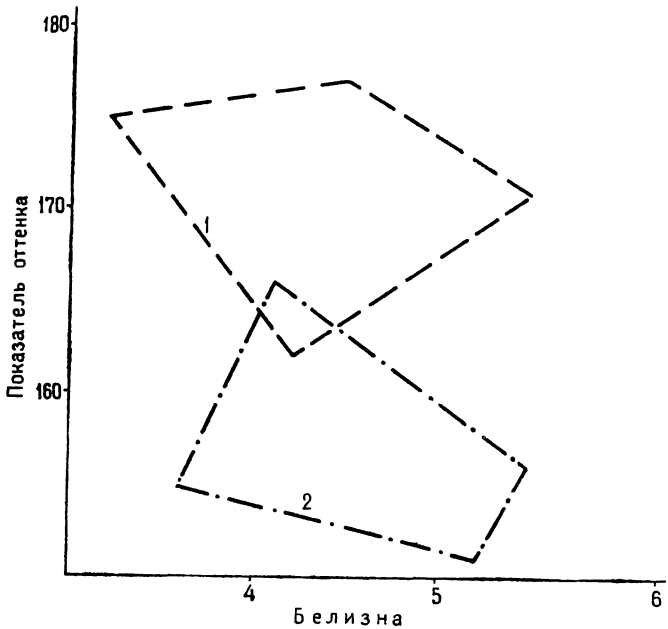


Рис. 13. Колориметрическая характеристика окраски *Cl. rutilus* (*1*), (*Cl, glareolus* (*2*) Печеро-Илычского заповедника.

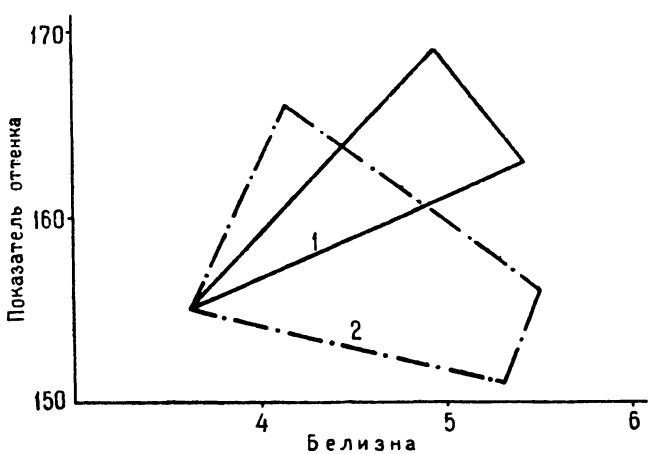


Рис. 14. Колориметрическая характеристика окраски южноуральских красных и североуральских рыжих полевок.

1 — красная полевка (д. Петропаловка Челябинской обл.); *2* — рыжая полевка (Печоро-Илычский заповедник).

Наиболее важный диагностический признак — различия в окраске — теряет свое значение при сопоставлении, например, южноуральских *C. rutilus* с североуральскими *C. glareolus*. В этом случае, как показывает рис. 14, большая часть красных полевок полностью укладывается в диапазон изменчивости окраски рыжих полевок.

Тундровая популяция красных полевок характеризуется показателем оттенка 153 ± 1,30, что полностью совпадает со средним показателем оттенка рыжих полевок и больше показателя оттенка *C. glareolus* с Южного Урала (151,1 ± 1,60).

Эти данные подчеркивают необходимость учета закономерностей географической изменчивости вида при проведении сравнительной диагностики.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И КОРРЕЛЯЦИЯ ПРИЗНАКОВ

Рассмотрение графиков показывает, что в определенных участках ареала происходит изменение группы признаков, из-за чего отдельные популяции получают разностороннюю характеристику.

Четкие морфологические различия между лесостепными и лесными популяциями красной полевки связаны с тем, что на границе лесостепной и лесной зон происходит изменение, по крайней мере, четырех признаков: размеров тела, относительных размеров черепа, хвоста и задней ступни.

Тундровые полевки отличаются от лесных особенностями окраски, очень коротким хвостом и относительно малыми размерами черепа.

Можем ли мы, не прибегая к эксперименту, оценить существенность этих различий, составить себе представление о генетических различиях между сравниваемыми группами популяций?

Для ответа на этот вопрос проанализируем соотношение географической изменчивости двух признаков, коррелятивные связи между которыми достаточно хорошо изучены: общих размеров тела и относительных размеров черепа.

У красной полевки при продвижении к северу на протяжении степной и лесостепной зон происходит увеличение размеров тела, которые стабилизируются на высоком уровне в лесной зоне. Относительные размеры черепа изменяются в диаметрально противоположном направлении: они уменьшаются в пределах лесостепной зоны по направлению с юга на север и стабилизируются на низком уровне в лесной зоне. Кривые географической изменчивости этих двух признаков на рассмотренном участке ареала являются как бы зеркальным отображением друг друга (см. табл. 3, рис. 1 и 3):

Поскольку известно, что между размерами тела и относительными размерами черепа существует четкая обратная корреляция, то такое соотношение изменчивости этих двух признаков может быть легко объяснено. При продвижении с юга на север происходит увеличение размеров тела, но закономерности соотносительного роста отдельных органов и частей тела остаются неизменными; в силу этого увеличение размеров тела сопровождается уменьшением относительных размеров черепа.

У рыжей полевки изменчивость указанных признаков на рассматриваемом отрезке ареала носит иной характер. Несмотря на то, что размеры тела этого вида по всей лесостепной и лесной зоне остаются неизменными, размеры черепа изменяются: на крайнем севере и на крайнем юге как относительные, так и абсолютные размеры (см. табл. 2) черепа значительно крупнее, чем у полевок, населяющих среднюю часть лесной зоны. В этом случае географическая изменчивость не ограничивается изменениями размеров тела и коррелятивного изменения его пропорций, а приводит к изменению некоторых закономерностей скорости соотносительного роста частей тела животного. Естественно, что изменчивость последнего типа свидетельствует о больших различиях между сравниваемыми популяциями.

Подобные случаи легко могут быть выявлены при рассмотрении представленных графиков (изменение относительной длины ступни и хвоста рыжих полевок при неизменности общих размеров тела; несоответствие изменения длины хвоста у красной полевки на северном пределе ареала изменению размеров тела и т. п.).

В большинстве подобных случаев мы можем лишь констатировать, что географическая изменчивость определенного вида на каком-то участке его ареала сопровождается изменением пропорций его тела и известными нарушениями коррелятивных связей, определяющих относительные размеры отдельных частей тела животного, но не можем выявить причины этих изменений.

Однако учет общих закономерностей, управляющих формированием определенных пропорций тела животных, позволяет подойти к решению и этого вопроса.

В одной из статей настоящего сборника (см. статью С. С. Шварца «Изучение корреляции...») мы указывали, что с изменением скорости роста животного изменяется и соотносительная скорость роста его отдельных органов и частей тела. Следовательно, если обследованная популяция обладает специфичной скоростью роста, заметно отличающейся от скорости роста животных из других популяций, то и пропорции их тела будут специфичными. Установлено, в частности, что увеличение скорости роста животных связано с уменьшением относительных размеров черепа. Отсюда следует, что в тех случаях, когда определенная популяция выделяется малыми размерами черепа, можно полагать, что это связано с большой скоростью роста животных.

Подобный случай мы наблюдаем у красной полевки на крайнем северном пределе ее распространения: несмотря на то, что тундровые полевки по размерам тела не уступают лесным, относительные размеры черепа у них заметно меньше. Поскольку у ряда видов грызунов на Крайнем Севере наблюдается увеличение скорости роста, есть основания приписать эту разницу различиям в скорости роста сравниваемых форм.

В настоящее время подобный анализ различий между популяциями в большинстве случаев не может дать вполне однозначного решения вопроса, но создает предпосылки для его экспериментального изучения и, во всяком случае, содействует сознательной оценке констатируемых между популяциями различий.

ЛИТЕРАТУРА

Покровский А. В., В. С. Смирнов, С. С. Шварц. Колориметрическое изучение изменчивости окраски грызунов в экспериментальных условиях.... Статья в настоящем сборнике.

Шварц С. С., К. И. Копеин, А. В. Покровский. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей полевок *Microtus gregalis gregalis* Pall., *M. G. major* Ogn. и их помесей. Зоол. ж., т. XXXIX, вып. 6, 1960.

Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 11, Свердловск, 1959.

Шварц С. С. Изучение корреляции морфологических особенностей грызунов.. Статья в настоящем сборнике.