

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Том XLVII

Выпуск 6

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

5

МОСКВА • 1968

**О СООТНОШЕНИИ КЛИНАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
И СТРУКТУРЫ ВИДА¹**

В. Н. БОЛЬШАКОВ

*Институт экологии растений и животных
Уральского филиала Академии наук СССР (Свердловск)*

Одна из важнейших задач современной систематики — определение относительной роли разных форм изменчивости — клинальной и обособления подвидов — в процессе освоения видом географической среды обитания. Анализ географической изменчивости красной, рыжей, красно-серой, пашенной полевки и лесной мыши на сплошном участке ареала в широтном направлении и в горных районах Урала показал наличие последовательной изменчивости одних и непоследовательной — других признаков. В ряде случаев отмечено нарушение клинальной изменчивости (step-cline) и выявление зоны стабилизации как экстерьерных, так и интерьерных признаков. Это указывает на возможность обособления подвидов при постепенном изменении внешних условий. Иногда отличия в морфологии совпадали с границами ландшафтных зон и высотных поясов. Подвиды отличаются генетически, но среда играет ведущую роль в их формировании. На сплошном участке ареала может иметь место как клинальная изменчивость, так и обособление подвида. В ряде случаев клинальная изменчивость важнейших диагностических признаков не только не перечеркивает реально существующих подвидов, но и позволяет дифференцировать их. Объективное выделение подвидов возможно только на фоне хорошо изученной географической изменчивости вида.

Изучение внутривидовой изменчивости животных, широко развернувшееся после перехода от типологической, преимущественно морфологической концепции вида к политипической концепции, главные положения которой были выдвинуты и обоснованы А. П. Семеновым-Тянь-Шанским (1910) и развиты далее многочисленными исследователями, привело к резкому сокращению количества описанных ранее видов (Гептнер, 1958; Rensch, 1933) и признанию большого числа политипических видов². С принятием политипической концепции вида принципиально изменились задачи и методы систематики. По существу возникла качественно новая наука — «новая систематика» (Huxley, 1940), оперирующая уже не единичными экземплярами, а сериями животных из различных частей ареала, учитывающая многообразие индивидуальной и географической изменчивости. При этом внутривидовая изменчивость выражалась, как правило, в описании подвидов. В работах практических систематиков в качестве подвидов обычно признавались любые морфологически отличающиеся и пространственно обособленные популяции, что в сущности, как справедливо отметил Г. П. Дементьев (1946), малопринемлемо. Хотя во многих случаях описанные подвиды действи-

¹ Доложено 5 апреля 1967 г. на совещании по объему вида и внутривидовой систематике (Ленинград).

² Э. Майр (1947) указывал, что часто политипические виды не признаются лишь из-за отсутствия достаточного материала или сведений об их географическом распространении.

тельно отражали особенности внутривидовой дифференциации и свидетельствовали о «чутье» систематика, зачастую в качестве подвидов описывались случайные, выхваченные из общей картины изменчивости вида группы, очень часто слабо отличающиеся друг от друга и по морфологическим признакам. При некритичном отношении к описанным формам в крупнейшие сводки попадают подвиды-артефакты, что очень усложняет и запутывает изучение внутривидовой изменчивости. Так, например в сводке Эллермана и Моррисон-Скотта (I. R. Ellerman and T. C. S. Morrison-Scott, 1951) приводится значительное количество «подвидов» грызунов, несостоятельность выделения которых была показана С. И. Огневом (1940—1950). Аналогичное положение существует и в других отрядах млекопитающих. К этому следует еще добавить, что во многих случаях некоторые формы рассматриваются то как подвиды, то как отдельные самостоятельные виды, что еще больше увеличивает путаницу. Великолепный пример сказанному — положение с систематикой землероек (бурозубок и белозубок): в настоящее время затруднительно вообще назвать число видов, не говоря о подвидах, этой группы в фауне СССР (Кузякин, 1967).

В то же время подробное изучение изменчивости популяций в зависимости от изменений условий существования показало, что зачастую изменчивость морфологических признаков внутри одной популяции настолько велика, что превосходит употребляемые для выделения подвидов критерии (Попов, 1960; Kubik, 1952; Bee and Hall, 1956). Наряду с этим, изучение больших серий животных из различных частей видовых ареалов выявило наличие непрерывной географической изменчивости признаков, идущей параллельно непрерывному градиенту среды — клинальной изменчивости (Huxley, 1938). В настоящее время она известна для всех классов позвоночных животных (Терентьев, 1948; Башенина, 1962; Blair, 1941; Mechat, 1954; Pasteur, 1960). Исследователи общих вопросов эволюции и экологии популяций (Traylor, 1950; Mayr, 1956; Hamilton, 1958, 1961) углубили изучение параллелизма между клинальной изменчивостью отдельных признаков животных и градиентом среды, исходя из предположения, что географическая изменчивость — это генотипическое приспособление к географическому изменению давления отбора.

Неудовлетворительное состояние внутривидовой систематики, установление значительной внутривидовой изменчивости и большого количества признаков в различных систематических группах, изменяющихся по типу клины привели к тому, что некоторые авторы (Терентьев, 1957; Voous, 1954; Pimentel, 1959; Hagmeier, 1961) пришли к выводу о нецелесообразности дальнейшего употребления понятия «подвид» и о необходимости описания внутривидовой изменчивости в терминах клинальной изменчивости. Вопрос о соотношении разных форм изменчивости — клинальной и обособления подвидов — в процессе освоения видом географической среды обитания — один из важнейших в современной систематике животных. Это, в частности, было подчеркнуто на I Всесоюзном совещании по млекопитающим (Москва, январь 1962 г.), где разработка проблем географической изменчивости и ее форм, установление расовой структуры и клинальной изменчивости видов были названы среди первоочередных задач систематики (Гептнер и др., 1961).

Проведенный нами анализ географической изменчивости трех видов лесных полевок — красной, рыжей и красно-серой (Большаков, 1962, 1965; Большаков и Шварц, 1962), лесной мыши и пашенной полевки на сплошном участке их ареалов и в горных районах Урала показал географически последовательную изменчивость одних признаков и непоследовательную изменчивость других. К первым признакам, изменчивость которых носит клинальный характер, относятся многие важнейшие так-

сономические показатели: длина тела, относительные размеры черепа и его частей, длина задней ступни и хвоста, окраска. Клинальная изменчивость этих признаков, а также ряда других, употребляемых в практической работе систематиков (например, изменение структуры коренных зубов), установлена у значительного числа видов грызунов и насекомоядных (Башенина, 1966; Долгов, 1966; Zimmermann, 1935 и др.). В каче-

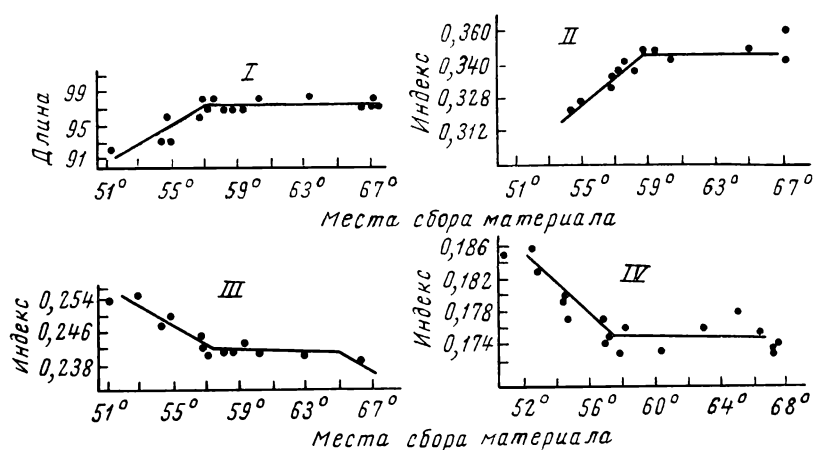


Рис. 1. Географическая изменчивость красной полевки на Урале
I — длина тела, II — относительная длина хвоста, III — индекс черепа, IV — относительная длина ступни

стве примера мы приводим графический анализ изменчивости некоторых морфологических признаков красной полевки (рис. 1). Следует отметить, что правильное представление о характере географической изменчивости может быть получено лишь при наличии материала из достаточно большого количества мест ареала изученного вида, в противном случае клинальная изменчивость может быть выявлена там, где на самом деле имеет место принципиально иной тип изменчивости. Простейший пример: две группы особей из разных районов отличаются по размерам тела; графическое изображение этой закономерности покажет четкую клинальную изменчивость признака, хотя на самом деле никакой клины может и не быть, что легко установить, изучив еще несколько групп особей из других частей ареала. С другой стороны, если материал собран и рассматривается лишь из точек крайних вариантов значения признака, изменяющегося по типу клины, то исследуемые группы будут резко отличаться одна от другой, а переходные варианты между ними будут отсутствовать. Это хорошо иллюстрирует один из графиков рис. 1: в изменении длины тела красной полевки на Урале (все исследованные выборки относятся к одному подвиду *Clethrionomys rutilus rutilus* Pall.), наблюдается хорошо выраженная клинальность с 51° с. ш. до 58° с. ш., но, если рассматривать отдельно полевков степных районов Южного Урала (51° с. ш.) и лесной зоны Среднего Урала (57° с. ш.), то различия между ними по этому признаку будут не менее существенны, чем применяемые для выделения подвидов. На приведенных графиках видно, что на отдельных участках непрерывного ареала имеют место нарушения клинальной изменчивости — «перерывы клины» (step-cline), сменяемые зоной стабилизации признаков. Особенно отчетливо это проявляется при рассмотрении изменчивости индекса черепа красных полевков. «Перерывы клины» были обнаружены и американскими авторами (Lidicker, 1960; Hoffmeister and Torre, 1961) при изучении географической изменчивости *Dipodomys merriami* и *Peromyscus difficilis*. Подобное нарушение клинальной изменчивости они связывают с изоляцией, однако наши мате-

риалы показывают, что «перерывы клины» могут иметь место и при непрерывном распространении вида: все изученные нами виды грызунов на исследованных участках их ареалов на Урале распространены равномерно и не образуют изолированных групп (за исключением красносерой полевки на хребтах Южного Урала).

Нарушение клинальной изменчивости и образование зон стабилизации наблюдается не только у ряда экстерьерных, но и у интерьерных

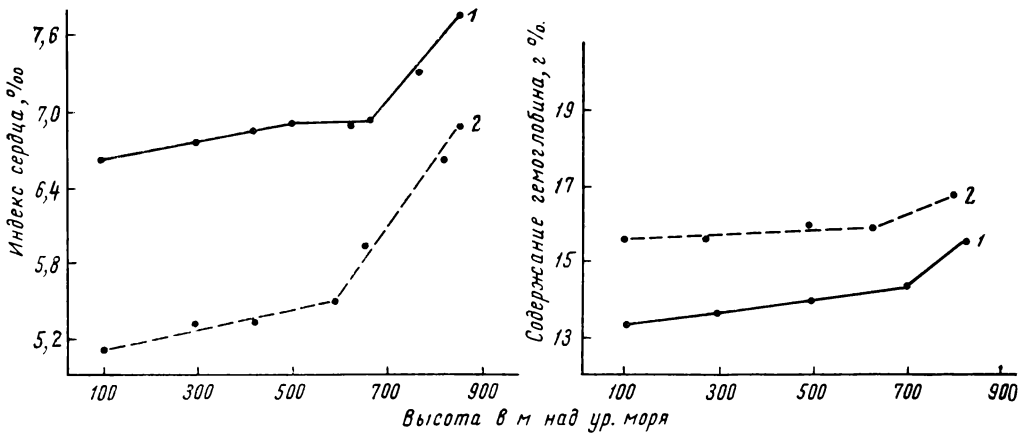


Рис. 2. Изменение индекса сердца и содержания гемоглобина в крови красных и пашенных полевок (Северный Урал, г. Косьвинский Камень)
1 — красная полевка, 2 — пашенная полевка

признаков (Большаков, 1965), значительно более чутко реагирующих на изменение окружающей среды. В особенностях изменчивости морфологических и морфо-физиологических признаков проявляется приспособительная реакция вида на изменение среды обитания. Особенно наглядно это можно показать на примере изменения интерьера животных в горных условиях. Относительный вес сердца и содержание гемоглобина в крови у многих видов млекопитающих с подъемом в горы увеличивается. Наши материалы показывают, что на Северном Урале в пределах лесного пояса у красной и пашенной полевок вес сердца и содержание гемоглобина с высотой незначительно увеличиваются, причем изменение идет по типу клины, а затем происходит резкий скачок (рис. 2). Скачок совпадает по высоте с границей лесного и гольцового поясов. У лесной мыши клинальная изменчивость этих показателей идет различно на Урале и на Тянь-Шане, и в данном случае прослеживается четкая зависимость между условиями обитания животного и характером изменчивости: резкое изменение признаков наблюдается в обоих случаях, но на различных высотах, в зависимости от высотной поясности этих горных систем (Большаков, 1967). В разобранных примерах клинальная изменчивость признаков и ее резкие изменения могут быть объяснены непосредственной реакцией на условия среды. Значительно сложнее объяснить биологическую сущность этого явления при рассмотрении обычно используемых систематиками морфологических критериев.

Клиная изменчивость признака может иметь место и внутри генетически однородной популяции, но, несомненно, что в случае, когда клинальность отмечается на протяжении всего ареала вида, речь должна идти о генетически разнородных популяциях. При этом выделение подвидов, правильно отражающих особенности внутривидовой дифференциации, крайне затруднительно. В. Е. Береговой (1963) и П. В. Терентьев (1966), например, считают, что проведение границ между подвидами при клинальной изменчивости признаков совершенно произвольно и ве-

дет к биологическому абсурду. Действительно, при непрерывном и постепенном изменении признака выделение подвида нецелесообразно, так как в этом случае границу между подвидами можно провести на любом участке клины. Иначе обстоит дело в том случае, когда зона клинальной изменчивости признака сменяется зоной стабилизации, т. е. в пределах сравнительно узкого участка имеет место изменение морфологического типа животного. Лидикер (W. L. Lidicker, 1960) считает, что такая форма изменчивости ограничивает популяции специфической генетической истории и эволюционной тенденции, заслуживающие выделения в подвиды. К такому же мнению пришел и Пастер (G. Pasteur, 1960). На нашем материале легко показать, что в общем аспекте географической изменчивости вида постепенная изменчивость признаков и обособление подвидов — не исключают друг друга процессы, что при изучении изменчивости ряда признаков подвиды могут быть охарактеризованы совершенно определенно.

По материалам, собранным на Урале, нами было показано, что все лесостепные и лесные популяции красной полевки по окраске образуют гомогенную группу (Большаков и Шварц, 1962). Тундровые популяции отличаются от нее более светлой окраской. При этом внутри первой группы наблюдается хорошо выраженная клинальная изменчивость (с юга на север) ряда признаков (длины тела, относительной длины черепа, относительной длины ступни), сменяемая зоной стабилизации. У тундровых популяций наблюдается клинальная изменчивость относительной длины черепа и наиболее короткий хвост. Из графиков на рис. 1 видно, что у лесостепных и лесных популяций признаки имеют противоположное направление клинальной изменчивости (длина тела — с одной стороны, относительная длина черепа и задней ступни — с другой), после чего наблюдается стабилизация признака. Это указывает на то, что дифференцировка особей красной полевки лесостепных и лесных популяций ограничивалась только размерами тела, закономерности же соотносительного роста отдельных частей тела остались неизменными, в силу чего увеличение размеров тела сопровождалось уменьшением относительных размеров черепа и задней ступни. Изменчивость длины тела в данной случае имеет, очевидно, фенотипический характер, так как перелом клины в изменчивости этого признака совпадает с границей физико-географических зон — лесостепной и лесной. Учитывая также сходство в окраске лесостепных и лесных популяций, выделять здесь подвиды было бы необоснованным.

Красные полевки из тундры (п-ов Ямал), наоборот, хорошо выделяются в самостоятельный подвид. Они четко отличаются от полевок остальной части ареала окраской, характеризуются иной соотносительной скоростью роста тела и черепа, отличной от таковой полевок лесных и лесостепных популяций, что уже само по себе должно учитываться в подвиговой диагностике и может служить диагностическим признаком (Kind and Eleftherion, 1960). Таким образом, на примере красной полевки видно, что на сплошном участке ареала вида имеет место как клинальная изменчивость одних признаков и неслучайная географическая изменчивость других, так и закономерное обособление подвида, имеющего хорошо выраженные границы ареала (зоны тундры и лесотундры) и характеризующегося рядом морфологических особенностей. Анализ географической изменчивости красной полевки в данном конкретном случае указывает на необходимость рассматривать клинальную изменчивость признаков и внутривидовую структуру вида во взаимосвязи, как проявление единой географической изменчивости вида, а не противопоставлять их друг другу.

Материалы ряда авторов также свидетельствуют о правильности этого положения. Так, Н. В. Башенина (1966), анализируя внутривидовую дифференциацию обыкновенной полевки, указывает, что существо-

вание клинальной изменчивости отдельных признаков не дает оснований для ревизии подвидов. На примере *Microtus arvalis arvalis* видно, что клина может быть выражена в пределах одного подвида, в то же время она может проходить «сквозь подвиды» в зависимости от конкретных условий. Наличие хороших клин последнего типа также не служит препятствием для выделения подвидов.

В. Е. Береговой и Н. Н. Данилов (1966) при изучении изменчивости трех видов трясогузок и глухаря установили наличие зон клинальной изменчивости и районов стабилизации признаков, что позволило объективно подойти к выделению групп популяций в подвиды, о генетическом единстве которых можно судить по одинаковой норме реакции на условия среды обитания.

У млекопитающих можно назвать достаточное количество подвидов, в реальности которых не приходится сомневаться (например, белка-телеутка, ряд подвидов зебр, черной крысы, оленей и т. д.), плодовых при скрещивании с близкими формами и во многих случаях связанных друг с другом зонами интерградации (Шварц, 1963). Детальные исследования последних лет дают убедительные доказательства существования подвидов. Две формы узкочерепной полевки (*Microtus gregalis gregalis* Pall. и *M. g. major* Ogn.) морфологически отличаются настолько четко, что могут быть диагностированы по отдельно взятым особям. С. С. Шварцем и др. (1960) было экспериментально доказано, что эти формы — хорошо выраженные подвиды одного вида, характеризующиеся плодовитостью при скрещивании друг с другом.

Т. С. Гладкина и др. (1962) установили, что *Lagurus lagurus abasicus* Serebr. и *L. l. agressus* Serebr. представляют собой четко обособленные подвиды, различающиеся морфологическими и физиологическими признаками, имеющими наследственный характер. Наследственный характер подвидовых отличий подтверждается не только многочисленными и широко известными зоологам примерами, когда на определенном участке ареала в течение многих лет обитают особи, безошибочно относимые к известному подвиду, но и экспериментальными доказательствами наследственных особенностей подвидов (Sumner, 1923, 1932). В отмеченной выше работе Т. С. Гладкиной и др. было показано, что подвидовые различия у пеструшек на протяжении семи поколений не только сохраняются, но и не обнаруживают сколько-нибудь заметной тенденции к сглаживанию при содержании животных в лабораторных условиях. Подвиды отличаются генетически (Майр, 1947; Шварц, 1963; Rensch, 1934), однако в их формировании среда играет ведущую роль. С. С. Шварцем (1959) высказано мнение, что в пределах определенного ареала, характеризующегося специфическими условиями среды, может формироваться специфический фенотип животных данного вида даже без существенных изменений в генетической структуре популяций. Это положение было подтверждено (Большаков и Шварц, 1962а) на примере двух подвидов красной полевки: в географически удаленных частях ареала (Ямал и северные районы Канады) в сходных условиях среды (тундра) сформировались подвиды (*C. r. tundrensis* Bolsch. et. Schw. и *C. r. washburni* Hanson), очень близкие по морфологическим признакам.

Имеются взгляды, рассматривающие зону клинальной изменчивости признаков как переходную между двумя подвидами (Степанов, 1959). У нас нет оснований сомневаться в этом; примеры узкой переходной зоны, где изменчивость признаков идет по типу клины, известны при непрерывном распространении вида (Sumner, 1932). Однако наши данные свидетельствуют скорее об обратном: размеры выделенных у ряда мелких грызунов клин сопоставимы с обширными ареалами подвидов. Так, на уральском материале по красной, рыжей полевкам и лесной мышши видно, что изменчивость ряда признаков по типу клины идет на

территории 5—7 широтных градусов, а в некоторых случаях и большей. О четко выраженной клинальной изменчивости признаков обыкновенной полевки на обширных территориях говорит Н. В. Башенина (1966); то же установлено у бурозубок Пуцеком (Z. Pucek, 1963). Считать такую значительную территорию переходной зоной вряд ли уместно.

Необходимо отметить, что имеется достаточное количество примеров, свидетельствующих о том, что клинальная изменчивость важнейших диагностических признаков не только не перечеркивает реально существующих подвидов, но и позволяет дифференцировать их. В результате колориметрического изучения окраски серий рыжих полевков нами было установлено, что полевки двух подвидов *C. g. glaeolus* Schgr. и *C. g. suescicus* Miller при окраске в значительной степени сходны между собой. Однако внутри *C. g. suescicus* при продвижении с юга на север прослеживается постепенное усиление насыщенности окраски меха рыжими тонами и незначительное посветление шкурок. Так, показатель оттенка рыжих полевков из районов Южного Урала равен $151 \pm 1,02\%$, Среднего Урала — $153 \pm 1,58\%$, Коми АССР и Архангельской обл. — $156 \pm 1,10\%$, Приполярного Урала — $157 \pm 1,20\%$, белизна соответственно $4,2 \pm 0,08$; $4,3 \pm 0,16$; $4,4 \pm 0,13$; $4,6 \pm 0,17$. Внутри номинального подвида *C. g. glaeolus* наблюдается также клинальная изменчивость окраски, хотя и менее четко выраженная. Это приводит к тому, что наиболее сходными по окраске оказываются особи из территориально удаленных районов — экземпляры *C. g. suescicus* из северных частей ареала подвида и экземпляры номинального подвида из Европы (Польша). Подходя формально к оценке признака при сравнении двух таких серий, можно было бы отметить сходство по окраске особей, относимых к различным подвидам.

Клиаальная изменчивость и подвидовое формообразование отражают реакцию популяций вида на определенные условия существования и должны рассматриваться как различные формы освоения видом ареала. Уместно в связи с этим привести высказывание С. С. Шварца на Совещании по вопросам внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюции (Свердловск, 1964): «Если постепенное изменение условий среды вызывает постепенное изменение выражения признака (фенотипическое или генотипическое), мы имеем дело с клинальной изменчивостью. Если же изменение среды должно достичь определенного порога, который, естественно, определяется и спецификой действующего фактора, и реактивностью организма, прежде чем у животных возникнут фиксируемые нами морфологические изменения, неизбежен перерыв клины — клина превращается в степклину (step-cline), обособление морфологически специфических форм вида становится неизбежным, а как такие формы называть — безразлично, и, конечно, «подвид» звучит не хуже другого названия» (1966, стр. 28—29).

Вопрос о соотношении клинальной изменчивости подвидов, о номенклатурном отражении клинальной изменчивости далеко еще не может считаться окончательно решенным. Однако он очень важен, так как внутривидовая изменчивость лежит в основе эволюционного процесса; принятие этого положения требует детального и всестороннего изучения различных форм и проявлений внутривидовой изменчивости.

ЛИТЕРАТУРА

- Башенина Н. В., 1962. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости: 208, Изд-во Моск. ун-та.—1966. Внутривидовая дифференциация *Microtus arvalis* Pallas, 1778 и ее связь с историей ареала, Сб. «Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция»: 173—188, Свердловск.
- Береговой В. Е., 1963. Закономерности географической изменчивости и внутривидовая систематика птиц (на примере трех видов рода *Motacilla* L.), Автореф. канд. дис.: II—14, Ин-т биол. Уральск. филиала АН СССР, Свердловск.

- Береговой В. Е., Данилов Н. Н., 1966. Внутривидовая изменчивость птиц и феногеография, Сб. «Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микровольция»: 157—166, Свердловск.
- Большаков В. Н., 1962. Географическая изменчивость красной полевки на Урале, I Всес. совещ. по млекопитающим, Тезисы докл., ч. I: 82—83. Изд-во Моск. ун-та.—1965. Материалы по сравнительному изучению географической изменчивости интерьерных признаков близких видов полевок, Тр. Ин-та биол. Уральск. филиала АН СССР, 38: 53—60.—1967. К вопросу об адаптации млекопитающих к горным условиям, Ж. общ. биол., 28, 3: 341—345.
- Большаков В. Н., Шварц С. С., 1962. Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала (на примере полевок рода *Clethrionomys*), Тр. Ин-та биол. Уральск. филиала АН СССР, 29: 29—44.—1962а. К таксономической характеристике *Clethrionomys rutilus* из субарктических районов Северной Америки, Там же: 53—56.
- Гептнер В. Г., 1958. Предисловие к русскому изданию книги А. Кэйна «Вид и его эволюция»: 3—8. Изд-во иностр. лит., М.
- Гептнер В. Г., Матвеев Б. С., Наумов Н. П., 1961. Основные итоги и главные задачи советской териологии, I Всес. совещ. по млекопитающим, Тезисы докл., ч. 3: 129—135, Изд-во Моск. ун-та.
- Гладкина Т. С., Мейер М. Н., Можеева Т. М., 1962. Морфо-физиологические особенности двух подвидов степной пеструшки (*Lagurus lagurus abacanicus* Seberg. и *L. l. agressus Serebr.*), Зоол. ж., 41, 2: 260—274.
- Дементьев Г. П., 1946. Концепция целостности организма и некоторые задачи систематики, Зоол. ж., 25, 6: 3—14.
- Долгов В. А., 1966. Виды палеарктических землероек рода *Sorex* и их индивидуальная и популяционная изменчивость, Автореф. канд. дис.: 1—20, Моск. ун-т.
- Кузякин А. П., 1967. Современное состояние и задачи систематики млекопитающих фауны СССР, Матер. III зоол. конф. лед. ин-тов РСФСР: 496—501, Волгоград.
- Майр Э., 1947. Систематика и происхождение видов: 502, Изд-во иностр. лит., М.
- Огнев С. И., 1940—1950. Звери СССР и прилежащих стран, 4—7. Грызуны: 615, 809, 559, 706, Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Попов В. А., 1960. Млекопитающие Волжско-Камского края: 468, Изд-во АН СССР, Казань.
- Семенов-Тянь-Шанский А. П., 1910. Таксономические границы вида и его подразделений, Зап. Акад. наук, сер. 7, 25, 1: 3—14.
- Степанов Д. Л., 1959. Политипическая концепция вида в палеонтологии, Палеонтол. ж., 1, 3: 3—14.
- Терентьев П. В., 1948. О влиянии ледникового периода на географическую изменчивость, Научн. бюл. Ленингр. ун-та, 21: 9—14.—1957. О применимости понятия «подвид» в изучении внутривидовой изменчивости, Вестн. Ленингр. ун-та, 21, 4: 78—79.—1966. Методические соображения по изучению внутривидовой географической изменчивости, Сб. «Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микровольция»: 3—20, Свердловск.
- Шварц С. С., 1959. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных, Тр. Ин-та биол. Уральск. филиала АН СССР, 11: 132, Свердловск.—1963. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения, Зоол. ж., 42, 3: 417—433.—1966. Экспериментальные методы исследования начальных стадий микровольционного процесса. Сб. «Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микровольция»: 21—32, Свердловск.
- Шварц С. С., Копейн К. И., Покровский А. В., 1960. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей полевок *Microtus gregalis gregalis* Pall., *M. g. major* Ogn. и их помесей, Зоол. ж., 39, 6: 912—926.
- Bee I. W., Hall E. R., 1956. Mammals of Northern Alaska, Univ. Kansas, Museum Natur. History, Misc. Publ., 8: 356.
- Blair W. F., 1941. Some data on the home ranges and general life history of the short-tailed shrew, red-backed vole and woodland jumping mouse in Michigan, Amer. Midland Naturalist, 25: 681—685.
- Ellerman I. R. and Morrison-Scott T. C. S., 1951. Checklist of Palaearctic and Indian mammals, 1758 to 1946: 810, London.
- Hagmeier E. M., 1961. Variations and relationships in North American marten, Canad. Field-Naturalist, 75, 3: 122—138.
- Hamilton T. H., 1958. Adaptive variation in the genus *Virco*, Wilson. Bull., 70: 307—346.—1961. The adaptive significances of intraspecific trends of variation in wing length and body size among bird species, Evolution, 15, 2: 180—195.
- Hoffmeister D. F., Torre Luis de la., 1961. Geographic variation in the mouse *Peromyscus difficilis*, J. Mammal., 42, 1: 1—13.
- Huxley I., 1938. Clines on auxiliary taxonomic principle, Nature, 142, 3587: 219.—1940. The new systematics, Oxford: 583.
- Kind I. A. and Eleftherion B. E., 1960. Differential growth in the skulls of two subspecies of deermeek, Growth, 24, 2: 77—83.
- Kubik I., 1952. *Micromys minutus* Pall. w Białowieckim Parku Narodowym, Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska C, 7, 7: 21—42.

- Lidicker W. L., Jr., 1960. An analysis of intraspecific variation in the kangaroo rat *Dipodomys merriami*, Univ. Calif. Publs Zool., **64**, 2: 353—372.
- Mayr E., 1956. Geographical character gradients and climatic adaptation, Evolution, **10**: 105—108.
- Mecham I., 1954. Geographic variation in the green frog *Rana clamitans*, Texas J. Sci, **6**, 1: 9—24.
- Pasteur G., 1960. A propos des cochevis nordafricains: variation clinale et sous-especes (additum a l'article precedent), Bull. Soc. sci. natur. et phys. Maroc, **40**, 2: 55.
- Pimentel R. A., 1959. Mendelian intraspecific divergence levels and their analysis, System. Zool., **8**, 3: 139—156.
- Pucek Z., 1963. Seasonal changes in the brain case of some representatives of the genus *Sorex* Linnaeus, 1758 from the Palaearctic, J. Mammal., **44**, 4: 523—536.
- Rensch B., 1933. Zoologische Systematik und Artbildungsproblem, Verhandl. Dtsch. Zool. Ges., **35**.—1934. Kurze Anweisung für zoologisch-systematische Studien: 9—12, Akad. Verlagsgesellschaft, Leipzig.
- Sumner F. B., 1923. Results of experiments in hybridizing subspecies of *Peromyscus*, J. Exptl. Zool., **38**: 369—402.—1932. Genetic, distributional and evolutionary studies of the subspecies of deer mice (*Peromyscus*), Bibliogr. genet., **9**: 1—106.
- Traylor M. A., 1950. Altitudinal variation in Bolivian birds, Condor, **52**: 123—126.
- Voous K., 1954. Clines and their significance in zoogeographical studies, Bull. Brit. Ornithol. Club, **74**, 3: 101—118.
- Zimmermann K., 1935. Zur Rassenanalyse der mitteleuropäischen Feldmäuse, Arch. Naturgesch. N. F., **4**: 21—44.

ON THE RELATIONSHIP OF CLINAL VARIABILITY AND SPECIES STRUCTURE

V. N. BOLSHAKOV

*Institute of Ecology of Plants and Animals, Ural Branch
of the Academy of Sciences of the USSR (Sverdlovsk)*

Summary

The analysis of geographic variability in *Clethrionomys glareolus* Schreb., *Cl. rutilus* Pall., *Cl. rufocanus* Sund., *Microtus agrestis* L., *Apodemus sylvaticus* L. on an unbroken region of the areal and in the mountain Ural regions has shown the presence of successive variability of some characters and inconsequent variability of other ones. In a series of cases a violation of the clinal variability was mentioned and zones of stabilization of both external and internal characters were revealed. Sometimes differences in morphology coincided with the limits of landscape and altitude zones. Subspecies differ from one another in the genetic respect but the environment plays a leading role in their formation. On an unbroken region of the areal both clinal variability and separation of a subspecies can take place. The objective isolation of subspecies is possible only on the basis of the well studied geographic variability.
