

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

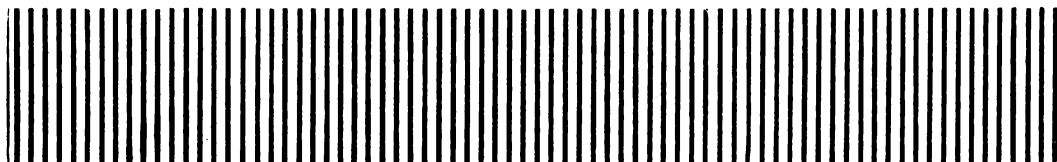
2

МАРТ — АПРЕЛЬ

1985



Издательство «Наука»



УДК 575.17 : 599.323.4

**ИЗОЛИРОВАННАЯ ПОПУЛЯЦИЯ ЖЕЛТОГО СУСЛИКА
CITELLUS FULVUS НА ОСТРОВЕ БАРСАКЕЛЬМЕС
(фенетический и морфометрический аспекты сравнения
островной и материковой популяций)**

В. Н. Большаков, А. Г. Васильев, М. Н. Мендаков

Изолированная популяция желтого суслика *Citellus fulvus* Licht. на острове Барсакельмес возникла в результате интродукции зверьков северной и приаральской материковых популяций в 1929—1931 гг. Сравнение островной и материковых популяций по комплексу неметрических признаков черепа и методом многомерного анализа крадиометрических признаков показало, что, несмотря на существенно иные условия обитания и возможную гибридизацию с южной группировкой, фенеоблик сусликов островной популяции устойчиво сохранил свойства исходной формы. Это позволяет отнести островную популяцию к северному подвиду *C. f. fulvus*.

Изолированная популяция желтого суслика (*C. fulvus*) на острове Барсакельмес в Аральском море возникла относительно недавно в результате интродукции на остров зверьков из материковых популяций. В 1929 г. был осуществлен выпуск первой партии сусликов, а в 1931 г. — второй. По данным В. К. Тимофеева (1934), первая партия составляла 716 экз., вторая — 3754, а по архивным данным заповедника — соответственно 750 и 1694 экз. Сейчас трудно решить, какие данные соответствуют действительности. Достоверно одно, что первая партия животных отловлена в Иргизском районе Актюбинской области, а вторая — в Аральском районе Кызыл-Ординской области. Интродукция и последующая акклиматизация проходили вполне успешно. В 1935 г., т. е. через шесть лет, численность вида на острове составила 55,2 тыс. особей и был начат промысел.

В последнее время появился богатый арсенал методов, позволяющих оценить фенотипическую и генетическую дифференциацию природных популяций. Многомерный морфометрический анализ позволяет получить интегральные оценки различий между выборками из популяций по комплексу признаков, т. е. выявить меру различий если и не по всему фенотипу в целом, то по его основным характеристикам (Андерсон, 1963; Кульбак, 1967). Особое место занимают косвенные методы оценки генетических различий — фенетические методы (Яблоков, 1980), в частности метод определения фенетических дистанций по комплексу неметрических пороговых признаков скелета (Васильев, 1982; Бергу, 1963; Hartman, 1980).

Фенетические дистанции не дают строгой оценки меры генетических различий, так как отдельные пороговые признаки в своем проявлении в той или иной степени зависят от условий внешней среды (Searle, 1954). Однако в значительно большей степени они определяются внутренней средой организма и, как было показано во многих специальных работах, обладают высокой наследуемостью (Hilborn, 1974; Howe, Parsons, 1967; Self, Leamy, 1978). Поэтому метод оценки фенетических дистанций по комплексу неметрических пороговых признаков, хотя и не является строго генетическим, позволяет косвенно определить порядок генетических различий между популяциями. Используя оба подхода: многомерный морфометрический анализ (оценка фенотипических различий по количественным признакам) и фенетический (косвенная оценка генетических различий по качественным неметрическим признакам), можно приблизиться к оценке генетических и фенотипических различий между популяциями.

Цель настоящей работы состояла в том, чтобы применить эти подходы для сравнения изолированной островной популяции желтого сус-

лика с материковыми группировками и попытаться решить вопрос о ее подвидовой принадлежности. В связи с этим коротко коснемся современных представлений о подвидах желтого суслика.

По И. М. Громову с соавторами (1965), на территории СССР обитают четыре (возможно, пять) современных подвида: *C. f. orlovi* — распространен в Волго-Уральском междуречье; *C. f. fulvus* — наиболее крупная форма, населяющая Западный и Центральный Казахстан; *C. f. oxianus* — сравнительно мелкая форма суслика, занимающая пустыни Узбекистана и северной Туркмении (возможно, встречается в южной Туркмении и северном Афганистане); *C. f. nigrimontanus* — самый мелкий подвид, характеризующийся ювенильным строением черепа и приуроченный к районам Юго-Восточного Казахстана.

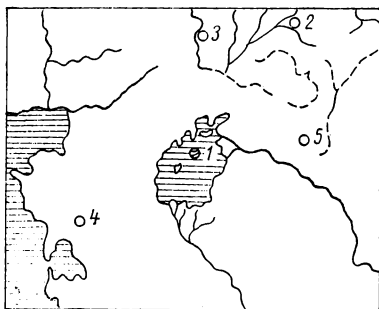


Рис. 1. Географическое положение выборок.

Популяции: 1 — островная, 2 — тургайская, 3 — карабутацкая, 4 — мангышлакская, 5 — арыскупская.

С. И. Огнев (1937, 1947) указывал на то, что граница точной дифференциации номинативного подвида суслика *C. f. fulvus* от северо-западного *C. f. orlovi* и южного *C. f. oxianus* вряд ли может быть установлена, так как подвиды незаметно трансгрессивно переходят друг в друга. Однако, по его словам, на восток от Мугоджарских гор в северной части, начиная с Иргиза, встречается типичный *C. f. fulvus*. Следовательно, первая партия интродуцированных на о-в Барсакельмес сусликов несомненно принадлежала к этой крупной номинативной форме. По всей вероятности, в Аральском районе Кызыл-Ординской области (откуда взята вторая выборка для интродукции) проходит пограничная область между *C. f. fulvus* и *C. f. oxianus*, так как в южных Кызылкумах обитают уже типичные представители южного подвида (Огнев, 1947), характеризующегося относительно небольшими размерами.

В работе использованы серии черепов взрослых сусликов (2—3-летнего возраста) обоих полов. Большая пространственная удаленность позволяет с высокой степенью надежности относить взятые выборки к разным популяциям. Для удобства изложения материала популяциям были даны наименования. Изучены выборки из следующих популяций (рис. 1): 1 — островной (о-в Барсакельмес, 1982 г.), 2 — тургайской (окрестности пос. Амантогай Тургайской области, 1977 г.), 3 — карабутацкой (окр. пос. Карабутацк Актюбинской области, 1981 г.), 4 — мангышлакской (окр. пос. Узень и район песков Тюесу на п-ове Мангышлак, 1968 г.), 5 — арыскупской (пески Арыскуп в Кызыл-Ординской области, 1946 г.). Следует отметить, что карабутацкая и тургайская популяции по своему географическому положению относятся к номинативному подвиду. «Желтый суслик с Мангышлакского полуострова, возможно, принадлежит к особому *patio*, а экземпляры из Кызыл-Ординской обл. (пески Арыскуп) носят характер переходных к *C. f. nigrimontanus*» (Громов и др., 1965: с. 282).

Всего изучено 462 черепа желтого суслика, причем черепа самцов и самок исследовали отдельно. Объемы выборок по самцам и самкам для каждого географического района приведены в соответствующих таблицах¹.

Для краниометрического анализа использованы восемь основных измерений черепа. Проведено также сравнение относительных размеров (индексов), отражающих своеобразие пропорций черепа. Индексы рассчитывали как отношение промеров к кондилобазальной длине в процентах.

¹ Авторы благодарны А. Б. Бекенову, Х. К. Кадырбаеву и А. Н. Залесскому за любезно предоставленный коллекционный материал по материковым популяциям желтого суслика.

В работе применен метод средней дивергенции — один из методов многомерного статистического анализа (Андерсон, 1967; Кульбак, 1967; Рао, 1968), позволяющий оценить различие сравниваемых выборок по комплексу признаков. Использован комплекс из пяти признаков (кондилобазальная длина, альвеолярная длина верхнего и нижнего зубных рядов, скуловая ширина и высота черепа). Для наглядного представления взаимного расположения векторов выборочных средних значений изучаемых популяций в пространстве признаков проведен канонический анализ (Blakith, Reyment, 1971). Этот метод позволяет представить изучаемые средние в пространстве меньшей размерности с минимальной потерей информации о различиях средних. В случае выбора двух первых канонических переменных проведенных обычно наибольшую информацию о различиях средних) это пространство представляет собой плоскость. В нашей работе построены проекции векторов выборочных средних в пространстве двух канонических переменных λ_1 и λ_2 .

Косвенная оценка генетических различий между популяциями проводилась методом определения фенетических дистанций по комплексу пороговых неметрических

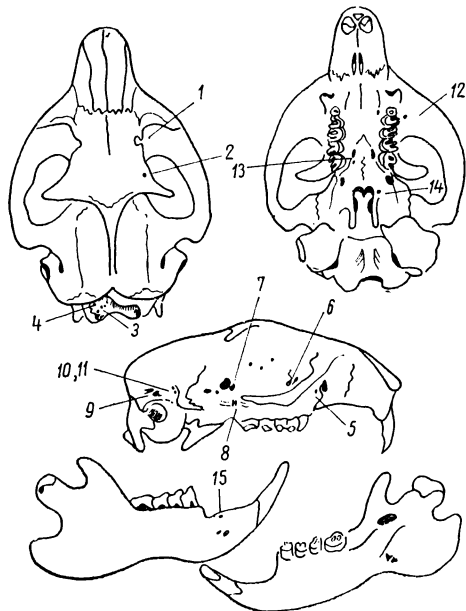


Рис. 2. Расположение неметрических признаков на черепе желтого суслика: 1—15 — номера признаков (см. текст).

признаков черепа. Обоснование метода и его статистический аппарат описаны в ряде работ (Васильев, 1982; Berry, 1963, 1964; Hartman, 1980).

Неметрические признаки, обнаруженные на черепе желтого суслика, в большинстве своем существенно отличаются от тех, которые известны для многих грызунов. Латинская номенклатура неметрических признаков в мировой литературе еще детально не разработана. Поэтому, приводя перечень признаков, мы будем давать русские названия признакам, которые описаны впервые. Номера признаков в приведенном ниже перечне соответствуют номерам на рис. 2 и в таблицах.

1. Наличие отростков на краях надглазничной вырезки. Надглазничная вырезка — типичная особенность строения черепа у сусликов. Классифицировалось наличие небольших горизонтальных отростков противоположащих наружных краев вырезки, направленных навстречу друг другу. В крайнем выражении признака отростки могут смыкаться и образовывать замкнутое сквозное отверстие. Этот вариант строения является нормой для *Citellus musicus* (Громов и др., 1965).

2. Сквозное отверстие в надглазничном отростке — хорошо различимое, обычно расположенное в передней части основания надглазничного отростка (размеры могут варьировать).

3. Дополнительное foramen hypoglossum — четыре подъязычных отверстия на внутренних боковых сторонах основания затылочной кости (обычно встречается три отверстия), хорошо видимые через foramen occipitale magnum.

4. Одиночное «верхнеподъязычное» отверстие — небольшое отверстие на боковой внутренней поверхности затылочной кости на уровне затылочных мышечков выше f. hypoglossum (наблюдается через большое затылочное отверстие).

5. Дополнительное подглазничное отверстие — варьирующее по размерам, относительно небольшое отверстие на наружной поверхности верхнечелюстной кости за подглазничным отверстием, ближе к его дорзальному краю.

6. Удвоенное «нижнеслезное» отверстие — основное отверстие расположено в передней нижней части глазницы над выходом надглазничного канала на стыке нижнего

края слезной кости с верхнечелюстной костью. Классифицировалось удвоенное отверстие.

7. Отсутствие нижнего зрительного отверстия — обычно присутствуют два сквозных зрительных отверстия в центре глазницы, образованных краями переднеклиновидной кости. Признак классифицировался при наличии полной редукции нижнего зрительного отверстия.

8. Наличие костной перемычки на «срединном альвеолярном отверстии» в желобке верхнечелюстной артерии — крупное, овальной формы отверстие расположено в желобке верхнечелюстной артерии внизу глазницы на середине расстояния между отверстием подглазничного канала и зрительными отверстиями, несколько выше альвеолы М². Классифицировалось наличие как полной тонкой костной перемычки, разделяющей отверстие в орально-каудальном направлении, так и хорошо видимых противолежащих отростков, непольностью разделяющих отверстие.

9. Замкнутое нижнее преламбдоидное (чешуйчатое) отверстие — наличие признака классифицировалось, если вентральный (мастоидный) край отверстия окружен собственно чешуйчатой костью и не примыкает к верхнему краю каменной кости.

10. Отсутствие отверстия височного хода в основании скулового отростка чешуйчатой кости (на рис. 1 приведено удвоенное отверстие, см. ниже).

11. Удвоенное отверстие височного хода в основании скулового отростка чешуйчатой кости.

12. Одиночное отверстие на вентральной поверхности основания скулового отростка верхнечелюстной кости — обычно расположено на уровне рт².

13. Foramen palatinum majus duplicatum — удвоенные большие небные отверстия (см. Berry, Searle, 1963).

14. Наличие отверстия в каудальной части крыловидного отростка небной кости. Отверстие лежит всегда на небной кости оральнее небнокрыловидного шва.

15. Отверстие на диастеме нижней челюсти — отверстие лежит на дорзальной части диастемы в ее центре или ближе к альвеолам предкоренных зубов.

При классификации черепов сусликов отмечали наличие того или иного признака на черепе каждой особи (для билатеральных признаков отмечали присутствие признака на левой, правой или обеих сторонах), а затем по каждой выборке подсчитывали частоты признаков. Расчет встречаемости признака проводили по числу сторон, на которых он обнаружен, а объем всех наблюдений соответствовал числу всех изученных сторон черепа. Встречаемость небилатеральных (унитарных) признаков учитывали по отношению к количеству изученных черепов. Из рассмотрения удалены признаки с единичной встречаемостью как малоинформативные, в частности наличие шести зубов в верхнем зубном ряду (на о-ве Барсакельмес обнаружена одна взрослая особь, имеющая признак на обеих сторонах), и связанные с возрастом. Фенетическую классификацию и подсчет частот проводили отдельно по самцам и самкам, так как по большинству признаков обнаружены различия в их встречаемости у разных полов. Для расчета фенетических дистанций использована новая модификация формул, которая приведена в работе Хартмана (Hartman, 1980). Расчет среднеквадратического отклонения проводился по формуле, приведенной в работе М. Сикорского (Sikorski, 1982).

Краниометрическая изменчивость. Наиболее крупные размеры черепов — у зверьков двух северных популяций: тургайской и карабутацкой (табл. 1, 2). Разница между самцами этих популяций наблюдается только по длине диастемы ($p < 0,05$). Самки отличаются по большему числу параметров (см. табл. 2), причем черепа тургайских самок несколько крупнее, чем карабутацких. Лицевая часть черепа и диастема у них более вытянуты, шире расставлены скуловые дуги и больше ширина межглазничного пространства. Различия по остальным признакам статистически недостоверны.

Наиболее мелкие черепа по обоим полам у сусликов арыкумской популяции. Мангышлацкие зверьки по размерам черепа занимают промежуточное положение между северными и арыкумскими, но ближе к последним.

Суслики островной популяции по абсолютным размерам черепа близки к зверькам северных популяций, в частности к карабутацким, обитающим в верховьях р. Иргиз. Характерно, что по важнейшим таксономическим признакам — длине нижнего и верхнего зубных рядов — между барсакельмскими и северными зверьками у обоих полов различия статистически недостоверны. По этим признакам близки между собой мангышлацкие и арыкумские суслики.

По большинству черепных промеров самцы крупнее самок (см. табл. 1, 2). Наименее выражены различия между полами в арыкум-

ской популяции. Индивидуальная вариабельность признаков в сравниваемых популяциях невелика, что выражается в сравнительно невысоких значениях коэффициентов вариации. Островная популяция не ха-

Таблица 1

Изменчивость (в скобках C_v , %) краниометрических признаков островной и материковых популяций желтого суслика (самцы), мм

Признак	Островная $n=57$	Тургайская $n=11$	Карабута- ская $n=6$	Мангышлак- ская $n=6$	Арыскуп- ская $n=54$
Кондилобазальная длина	59,75±0,21 (2,7)	62,49±0,65 (3,5)	61,83±0,67 (2,6)	57,06±0,44 (1,9)	53,42±0,23 (3,2)
Длина лицевой части	34,35±0,10 (2,2)	35,65±0,35 (3,2)	35,35±0,39 (2,7)	32,73±0,35 (2,6)	30,81±0,12 (2,9)
Длина диастемы	15,09±0,08 (4,22)	17,19±0,29 (5,6)	16,03±0,46 (7,1)	14,63±0,14 (2,4)	12,96±0,10 (5,4)
Длина верхнего зуб- ного ряда	15,20±0,06 (3,0)	15,18±0,16 (3,5)	15,40±0,14 (2,3)	14,68±0,27 (4,5)	14,14±0,06 (3,0)
Скуловая ширина	44,94±0,16 (2,7)	47,36±0,61 (4,3)	46,30±0,35 (1,9)	42,19±0,16 (0,9)	39,38±0,15 (2,8)
Межглазничная ши- рина	11,91±0,09 (5,8)	12,62±0,28 (7,3)	12,45±0,37 (7,4)	11,47±0,15 (3,3)	10,58±0,10 (7,2)
Высота черепа	19,82±0,06 (2,5)	20,52±0,29 (4,7)	20,17±0,06 (0,7)	10,45±0,12 (1,5)	17,86±0,07 (2,7)
Длина нижнего зуб- ного ряда	14,39±0,07 (3,7)	14,30±0,21 (4,9)	14,40±0,31 (5,2)	13,40±0,35 (6,4)	13,07±0,07 (3,7)

рактеризуется пониженной изменчивостью, что можно было бы ожидать в силу особенностей ее происхождения.

Таблица 2

Изменчивость (в скобках C_v , %) краниометрических признаков островной и материковых популяций желтого суслика (самки), мм

Признак	Островная $n=43$	Тургайская $n=7$	Карабута- ская $n=6$	Мангышлак- ская $n=21$	Арыскуп- ская $n=38$
Кондилобазальная длина	56,84±0,24 (2,8)	60,41±0,29 (1,3)	58,32±0,33 (1,4)	54,09±0,31 (2,6)	52,54±0,25 (2,9)
Длина лицевой части	32,61±0,12 (2,4)	34,70±0,19 (1,4)	33,52±0,35 (2,6)	31,35±0,17 (2,4)	30,13±0,12 (2,5)
Длина диастемы	14,25±0,11 (5,0)	16,35±0,21 (3,4)	14,57±0,21 (3,3)	13,88±0,13 (4,4)	12,85±0,11 (5,4)
Длина верхнего зуб- ного ряда	15,13±0,06 (2,6)	15,05±0,22 (3,9)	14,93±0,19 (3,2)	14,32±0,09 (2,8)	14,09±0,07 (3,1)
Скуловая ширина	43,20±0,23 (3,5)	45,80±0,31 (1,8)	44,28±0,49 (2,7)	40,65±0,22 (2,5)	39,05±0,20 (3,1)
Межглазничная ши- рина	11,28±0,08 (4,9)	12,25±0,20 (4,4)	11,82±0,18 (3,8)	11,11±0,12 (5,2)	10,62±0,13 (7,6)
Высота черепа	18,90±0,07 (2,6)	19,89±0,22 (2,9)	19,30±0,24 (3,1)	18,73±0,14 (3,3)	17,82±0,07 (2,6)
Длина нижнего зуб- ного ряда	14,18±0,08 (3,8)	13,79±0,20 (3,8)	14,10±0,28 (4,9)	12,73±0,12 (4,4)	13,08±0,07 (3,1)

Наиболее отличаются пропорции черепа у сусликов тургайской (самой северной) и арыскупской (самой южной) популяций (табл. 3, 4). Тургайские зверьки по сравнению с арыскупскими характеризуются относительно более длинным диастемальным промежутком, более коротким верхним и нижним зубными рядами (напомним, что их абсолютные размеры больше у тургайских сусликов) и относительно шире расстав-

ленными скуловыми дугами. В целом конфигурация черепа зверьков северных популяций выглядит более зрелой, чем у арыкумских. Незначительно отличаются пропорции черепа обеих северных популяций, а

Т а б л и ц а 3

Относительные размеры черепа (индексы, %) островной и материковых популяций желтого суслика (самцы)

Признак	Островная n=57	Тургайская n=11	Карабутак- ская n=6	Мангышлак- ская n=6	Арыкум- ская n=54
Длина лицевой части	57,46±0,11 (1,5)*	57,05±0,38 (2,2)	57,17±0,15 (0,7)	57,32±0,24 (1,0)	57,66±0,12 (1,5)
Длина диастемы	25,19±0,11 (3,3)	27,48±0,25 (3,0)	25,92±0,53 (5,0)	25,63±0,14 (1,3)	24,23±0,13 (3,8)
Длина верхнего зуб- ного ряда	25,42±0,11 (3,2)	24,25±0,31 (4,2)	24,90±0,23 (2,2)	25,70±0,50 (4,7)	26,46±0,13 (3,7)
Скуловая ширина	75,23±0,21 (2,1)	75,75±0,39 (1,7)	74,90±0,47 (1,5)	73,97±0,56 (1,9)	73,73±0,25 (2,5)
Межглазничная ши- рина	19,90±0,14 (5,4)	20,19±0,38 (6,2)	20,10±0,60 (7,4)	20,10±0,37 (4,5)	19,79±0,20 (7,28)
Высота черепа	33,14±0,11 (2,5)	32,84±0,40 (4,0)	32,38±0,34 (2,6)	34,05±0,25 (1,8)	33,40±0,15 (3,3)
Длина нижнего зуб- ного ряда	24,03±0,14 (4,3)	22,88±0,42 (6,1)	23,27±0,52 (5,4)	23,47±0,48 (5,0)	24,46±0,13 (4,0)

* В скобках C_V , %.

также барсакельмесских и карабутакских зверьков. Своеобразны пропорции черепа у мангышлакских сусликов: у самцов и самок этой популяции индекс высоты черепа достоверно больше, чем у животных других популяций.

Т а б л и ц а 4

Относительные размеры черепа (индексы, %) островной и материковых популяций желтого суслика (самки)

Признак	Островная n=43	Тургайская n=7	Карабутак- ская n=6	Мангышлак- ская n=21	Арыкум- ская n=38
Длина лицевой части	57,37±0,12 (1,4)*	57,56±0,26 (1,2)	57,45±0,50 (2,1)	57,95±0,19 (1,5)	57,34±0,14 (1,5)
Длина диастемы	25,01±0,14 (3,8)	27,03±0,38 (3,7)	24,95±0,23 (2,2)	25,64±0,18 (3,3)	24,4±0,15 (3,8)
Длина верхнего зуб- ного ряда	26,58±0,16 (4,0)	24,93±0,35 (3,7)	25,60±0,25 (2,4)	26,47±0,16 (2,8)	26,81±0,15 (3,1)
Скуловая ширина	75,94±0,27 (2,3)	75,66±0,70 (2,5)	75,92±0,75 (2,4)	75,17±0,36 (2,2)	74,33±0,33 (2,7)
Межглазничная ши- рина	19,81±0,15 (5,1)	20,27±0,37 (4,9)	20,27±0,22 (2,7)	20,53±0,22 (4,9)	20,21±0,24 (7,4)
Высота черепа	33,21±0,10 (2,0)	32,91±0,49 (3,9)	33,08±0,32 (2,4)	34,60±0,24 (3,2)	33,92±0,16 (2,9)
Длина нижнего зуб- ного ряда	24,92±0,18 (4,9)	22,80±0,31 (3,6)	24,17±0,51 (5,2)	23,45±0,21 (4,1)	24,88±0,12 (3,0)

* В скобках C_V , %.

Многомерный анализ краниометрических признаков. Наименьшие морфометрические дистанции (значения показателя средней дивергенции D^2) обнаружены (табл. 5) между обеими северными популяциями (тургайской и карабутакской), а также между ними и островной попу-

лящей. Близки арыкумская и мангышлакская выборки. Максимальные различия по обоим полам наблюдаются между сусликами тургайской и арыкумской популяций. Межпопуляционные различия резче выражены на выборках самцов, но принципиальная картина морфометрической дифференциации по самцам и самкам хорошо совпадает. Это особенно наглядно показывают результаты канонического анализа (рис. 3). Первые две канонические переменные λ_1 и λ_2 включают по самцам 96,8%, а по самкам 97,2% общей изменчивости, причем на долю первой переменной λ_1 приходится по самцам — 68,9%, а по самкам 81,9%.

Интерпретируя результаты канонического анализа (см. рис. 3), можно сказать, что первая переменная характеризует изменчивость линейных размеров черепа. Действительно, чем больше абсолютное значение λ_1 , тем более крупные размеры черепа имеет соответствующая выборка (см. табл. 1, 2). Итак, в пространстве меньшей размерности наглядно видно, что наиболее близки по комплексу признаков суслики островной и карабутацкой популяций. Достаточно близка к ним и тургайская выборка. Мангышлакская популяция занимает промежуточное положение между наиболее мелкими арыкумскими сусликами и наиболее крупными зверьками северных популяций.

Фенетические дистанции. Встречаемость пороговых неметрических признаков в сравниваемых выборках в значительной степени варьирует (табл. 6).

Рассмотрим фенетические дистанции по самцам (табл. 7). Наименьшие фенетические дистанции обнаружены между островной и тургайской, а также между тургайской и карабутацкой популяциями (соответственно $0,032 \pm 0,008$ и $0,034 \pm 0,019$). Карабутацкая и островная популяции отличаются несколько больше — $0,091 \pm 0,016$. Интересно, что фенетическая дистанция между мангышлакской и арыкумской популяциями (самыми удаленными, но расположенными примерно на одних широтах) того же порядка — $0,079 \pm 0,016$. Мангышлакская популяция в равной мере отличается от обеих северных и островной, причем эти различия примерно вдвое больше, чем между мангышлакскими и арыкумскими сусликами. Арыкумская популяция весьма удалена от северных популяций и по отношению к ним приближается к подвидовому уровню различий (Васильев, 1982). Удаленная, по отношению к арыкумской, карабутацкая популяция отличается от нее больше, чем ближе расположенная тургайская. В целом мера уникальности (среднее значение всех фенетических дистанций, приходящихся на выборку) арыкумской популяции значительно выше, чем у других популяций. Островная популяция отличается от арыкумской так же, как и северные.

По самкам, как и по самцам, наибольшая близость обнаружена между островной и тургайской популяциями ($0,028 \pm 0,012$), тот же порядок различий между мангышлакской и арыкумской, а арыкумская в свою очередь значительно отличается от обеих северных популяций. Однако по самкам наблюдается большая удаленность тургайской и карабутацкой выборок, а мангышлакская популяция ближе к северным. Тем не менее коэффициент корреляции при попарном сравнении фене-

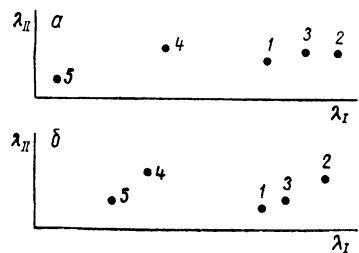


Рис. 3. Взаимное расположение средних значений векторов по комплексу краниометрических признаков для разных популяций желтого суслика (а — самцы, б — самки) в пространстве двух первых канонических переменных (λ_1 , λ_2).

Популяции: 1 — островная, 2 — тургайская; 3 — карабутацкая, 4 — мангышлакская, 5 — арыкумская.

тических дистанций между соответствующими выборками по самцам и самкам показал очень сильную связь ($r=0,909$). Другими словами, характер фенетической дифференциации сравниваемых выборок как у самцов, так и самок в значительной степени совпадает.

Таблица 5

Значения средней дивергенции (D^2) по комплексу краниометрических признаков между сравниваемыми популяциями желтого суслика

Популяции	1	2	3	4	5
1. Островная	—	1,95	7,68	4,59	26,33
2. Карабутацкая	1,65	—	14,48	1,55	37,76
3. Мангышлацкая	15,10	16,97	—	19,12	10,34
4. Тургайская	8,79	3,52	24,03	—	47,39
5. Арыкумская	17,28	22,16	5,48	36,90	—

Примечание. Верхняя треугольная матрица содержит значения средней дивергенции (D^2) по самцам, нижняя — по самкам.

Таблица 6

Частоты встречаемости неметрических пороговых признаков черепа желтого суслика в сравниваемых популяциях, %

Номера признаков	Островная		Тургайская		Карабутацкая		Мангышлацкая		Арыкумская	
	Самцы $n=132$	Самки $n=138$	Самцы $n=64$	Самки $n=38$	Самцы $n=28$	Самки $n=52$	Самцы $n=26$	Самки $n=86$	Самцы $n=180$	Самки $n=160$
1	16,0	39,9	12,5	34,2	7,1	19,2	38,4	42,3	53,3	53,8
2	7,5	2,9	1,5	5,3	0	0	0	2,3	5,5	12,5
3	9,0	6,5	12,5	2,6	3,6	11,5	3,9	10,5	12,2	10,6
4	37,1	35,5	37,5	39,5	67,9	69,2	61,5	60,5	56,6	68,7
5	34,8	42,0	23,4	39,5	32,1	30,7	50,0	61,6	76,7	71,9
6	51,1	60,9	60,9	52,6	28,6	40,4	52,0	52,3	91,1	78,7
7	3,0	2,2	9,4	0	3,5	7,7	0	5,8	3,3	0,6
8	27,3	31,2	15,6	44,7	14,3	17,3	42,3	20,9	35,0	40,6
9	11,4	9,4	7,8	7,9	0	9,6	30,7	31,3	33,9	37,5
10	9,0	8,7	14,1	15,8	21,4	15,4	3,8	3,4	2,2	0
11	10,6	2,9	4,7	5,3	3,6	0	19,2	17,4	15,5	18,7
12	39,4	23,9	56,3	47,4	71,4	63,4	88,4	68,6	87,8	90,6
13	3,8	3,6	6,3	5,3	3,6	0	0	1,6	2,8	5,6
14	31,8	30,4	46,9	57,9	46,4	50,0	26,9	60,5	55,5	50,6
15	8,3	6,5	23,4	10,5	21,4	32,7	34,6	22,1	38,9	32,5

Таблица 7

Фенетические дистанции между островной и материковыми популяциями желтого суслика по неметрическим признакам черепа

Популяции	1	2	3	4	5
1. Островная	—	0,032±0,008	0,091±0,016	0,142±0,016	0,313±0,005
2. Тургайская	0,028±0,012	—	0,034±0,019	0,153±0,020	0,286±0,008
3. Карабутацкая	0,124±0,010	0,111±0,017	—	0,150±0,027	0,370±0,015
4. Мангышлацкая	0,142±0,012	0,075±0,014	0,107±0,012	—	0,079±0,016
5. Арыкумская	0,303±0,012	0,227±0,012	0,271±0,009	0,078±0,007	—

Примечание. Верхняя треугольная матрица содержит значения показателей дифференциации (фенетических дистанций) со среднеквадратическими отклонениями по самцам, нижняя — по самкам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное двумя методами сравнение островной и материковой популяций желтого суслика показало следующее. Северные популяции (тургайская и карабутацкая) фенотипически и генетически весьма близки, что указывает на принадлежность их к одной подвидовой форме — *C. f. fulvus*. Некоторая степень фенетической дифференциации самок не противоречит этому утверждению. Арыкумская популяция как фенотипически, так и генетически существенно отличается от северных популяций, различия между группировками достигают уровня подвидовых. По своим характерным чертам (ювенильность черепа у взрослых животных, мелкие размеры, существенная фенетическая дифференциация от северной формы) арыкумскую выборку, по-видимому, следует отнести к подвиду *C. f. nigrimontanus*.

Мангышлакская популяция по морфометрическим и фенетическим особенностям занимает промежуточное положение между северными и арыкумскими сусликами, приближаясь по метрическим и неметрическим признакам к последним. Подвидовая принадлежность ее неопределенна. Мы полагаем, что это сильно дифференцированная группировка в пределах подвида *C. f. fulvus*. И. М. Громов с соавторами (1965) считает мангышлакских сусликов принадлежащими особой *patio*. Несмотря на существенные морфометрические особенности этой популяции по отношению к северной форме, в генетическом отношении она значительно ближе к северным, чем арыкумская, и, по-видимому, не достигает уровня подвидовой дифференциации.

Несколько неожиданна фенетическая близость по обоим полам между мангышлакскими и арыкумскими сусликами, что заставляет предполагать существование тесной генетической связи населения частей ареала через эстафету поколений. Вопрос может проясниться лишь при детальном исследовании ареала вида.

Особый интерес представляет положение островной популяции. Сходство северных популяций позволяет рассматривать их как единую большую совокупность, имеющую родственное отношение к популяции, откуда брали первых зверьков для основания островной популяции. Напомним, что островная популяция — гибридного происхождения, так как вторая партия сусликов через год была завезена на остров из Аральского района. Эти зверьки, как указывается в материалах заповедника, были мелкими, предположительно относящимися к подвиду *C. f. oxianus*. Следовало бы ожидать, что фенотип островных зверьков после акклиматизации и, возможно, гибридизации будет напоминать фенотип сусликов южных популяций или промежуточный между северными и южными. Однако, как уже говорилось, барсакельмесские суслики морфометрически близки к карабутацким и тургайским и резко отличаются от зверьков южных популяций.

Сравнение современных материковых выборок показывает, что к югу размеры черепа сусликов уменьшаются. Южные популяции (арыкумская и мангышлакская) расположены на близкой широте и обитают в относительно сходных условиях, резко отличающихся от условий жизни северных популяций. Экологические условия желтого суслика на о-ве Барсакельмес в целом близки к таковым в южных популяциях.

Стойкое сохранение в течение многих поколений фенотипических особенностей северного подвида, несмотря на существенно иные условия обитания и возможное смешивание с южной формой, говорит о доминировании наследственных свойств фенотипа северной формы у сусликов островной популяции. С другой стороны, это указывает на отсутствие модификационных изменений популяции в сторону южных

группировок. Фенетическое сходство островной популяции с северной формой согласуется с этими утверждениями.

Таким образом, по всем характеристикам современная изолированная популяция желтого суслика о-ва Барсакельмес может быть отнесена к северному подвиду *C. f. fulvus*.

Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию
18 апреля 1984 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Андерсон Т. Введение в многомерный статистический анализ. М.: Физматгиз, 1963, 500 с.
- Васильев А. Г. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции. — В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982, с. 15—24.
- Громов И. М., Бибииков Д. И., Калабухов Н. И., Мейер М. Н. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. III, вып. 2, М.—Л.: Наука, 1965, 467 с.
- Кульбак С. Теория информации и статистика. М.: Наука, 1967, 408 с.
- Огнев С. И. Материалы по систематике палеарктических сусликов. — В кн.: Памяти академика Михаила Александровича Мензбира. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1937, с. 317—338.
- Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 5. Грызуны. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1947, 509 с.
- Рао С. Р. Линейные статистические методы и их применение. М.: Наука, 1968, 547 с.
- Тимофеев В. К. Материалы по биологии и экологии млекопитающих острова Барса-Кельмес в связи с акклиматизацией на нем желтого суслика-песчаника. — Зоол. журнал, 1934, 13, вып. 4, с. 731—749.
- Яблоков А. В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980, 132 с.
- Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild populations of *Mus musculus*. — Genetics, Cambridge, 1963, 4, p. 195—220.
- Berry R. J. The evolution of an island population of the house mouse. — Evolution, 1964, 18, № 3, p. 468—483.
- Berry R. J., Searle A. G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton. — Proc. Zool. Soc. London, 1963, 140, № 4, p. 577—615.
- Blakith R. E., Reyment R. A. Multivariate morphometrics. Ld.—N. Y.: Acad. Press., 1971, 390 p.
- Hartman S. E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits. — J. Mammalogy, 1980, 61, № 3, p. 436—448.
- Hilborn R. Inheritance of skeletal polymorphism in *Microtus californicus*. — Heredity, 1974, 33, p. 87—89.
- Howe W. L., Parsons R. A. Genotype and environment in the determination of minor skeletal variants and body weight in mice. — J. Embryol. Exp. Morph., 1967, 17, p. 283—292.
- Searle A. G. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XI. The influence of diet on variation within pure lines. — J. Genetics, 1954, 52, p. 413—424.
- Self S. G., Leamy L. Heritability of quasi-continuous skeletal traits in a randombred population of house mice. — Genetics, 1978, 88, p. 109—120.
- Sikorski M. D. Non-metrical divergence of isolated populations of *Apodemus agrarius* in urban areas. — Acta theriologica, 1982, 27, № 13, p. 169—180.