

УДК 591.4

О. Л. Россолимо, И. Я. Павлинов

УРОВНИ СПЕЦИФИЧНОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ ЧЕРЕПА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Географическая изменчивость вида исследуется, как правило, путем анализа вариаций отдельных признаков. Однако процесс географической изменчивости представляет собой комплексную реакцию всего фенома вида (*sensu* Soule, 1967) на градиент среды и складывается из совокупных изменений всех видовых признаков. Последние могут варьировать на всей протяженности ареала более или менее согласованно — в зависимости от их морфогенетических связей и изменений факторов отбора, воздействующих на ту или иную функциональную матрицу (Bock, Wahlert, 1965; Россолимо, Павлинов, 1977). Поскольку именно согласованность отражает взаимосвязь вариаций признаков, она относится к числу важнейших характеристик географической изменчивости вида. Несмотря на это, согласованность как особая характеристика до настоящего времени практически не изучалась, что в большой степени было связано с отсутствием количественных методов ее оценки.

Впервые мысль о возможности количественной оценки согласованности пространственных изменений признаков с помощью корреляционного анализа была высказана Гослайном (Gosline, 1948) а одним из первых успешных шагов в количественном изучении географических корреляций признаков была работа Джонстона и Силандера (Johnston, Selander, 1971). Подробная разработка способа количественной оценки географических корреляций, позволяющая с различных сторон рассматривать соотносительную изменчивость признаков на всей протяженности ареала была предложена нами (Россолимо, Павлинов, 1977а).

Цель настоящей работы состояла, во-первых, в выявлении и анализе уровней специфичности географической изменчивости отдельных признаков черепа млекопитающих; во-вторых, в попытке интерпретации специфики изменчивости признаков; в-третьих, в сравнительной оценке характера согласованности вариаций признаков у разных видов.

В основу работы положено изучение географической изменчивости краниологических признаков у млекопитающих 6 видов: лисицы (*Vulpes vulpes* L.) — 30 выборок, песца (*Alopex lagopus* L.) — 11 выборок, обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris* L.) — 32 выборки, бурундука (*Tamias sibiricus* L. a. m.) — 20 выборок, серого хомячка (*Cricetulus migratorius* Pall.) — 19 выборок, водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) — 30 выборок. Объем выборок — от 15 до 40 экз. Для анализа корреляций использованы следующие стандартные признаки: 1) кондило-базальная длина, 2) длина твердого неба, 3) длина мозговой камеры, 4) ширина роострума, или у хищных — наибольшая ширина черепа на уровне Рм⁴ (в тексте у всех видов называется ширина роострума), 5) максимальная скуловая ширина, 6) заглазничная ширина у хищных и белых, или межглазничная ширина у крицетид (в тексте у всех видов называется заглазничной шириной), 7) ширина основания мозговой камеры за скуловыми дугами, 8) высота мозговой камеры.

Сходство географической изменчивости признаков, как указывалось выше, оценивалось с помощью корреляционного анализа, для чего вычислялся коэффициент географической корреляции R_g . Графически межпризнаковые связи изображались с помощью фенограмм, которые строились по наиболее распространенному методу анализа невзвешенных пар групп с использованием арифметической средней. Сходство видов по географической корреляции признаков оценивалось с помощью коэффициента фенетической евклидовой дистанции d_{JK} . Методика вычислений применительно к географической изменчивости подробно описана ранее (Россолимо, Павлинов, 1977а). Для анализа видового разнообразия корреляций использован R' -подход (sensu Cattell, 1952): для каждой отдельной пары признаков вычислялся показатель разнообразия Δ_i по формуле:

$$\Delta_i = \sqrt{\frac{1}{M} \sum_{J,K} (R_{iJ} - R_{iK})^2},$$

где J, K — виды, M — число пар сравниваемых видов, R_i — коэффициент географической корреляции для i-ой пары признаков.

В работе использованы коллекционные материалы Зоологического музея МГУ, ЗИН АН СССР, Биологического института СО АН СССР, Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

Результаты

Полученные значения коэффициентов географической корреляции R_g (табл. 1) заполняют практически весь возможный диапазон, составляя для разных пар признаков у разных видов от $-0,75$ (ширина роострума — высота мозговой камеры у песца) до $+0,98$ (кондилобазальная длина — длина мозговой камеры у белки). Подобное разнообразие значений коэффициентов R_g позволяет говорить о возможности выделения нескольких уровней специфичности географической изменчивости признаков. Ниже приводится характеристика уровней, основанная на значениях и знаке R .

I. Высший уровень специфичности задается недостоверными значениями коэффициента R_g . Признаки варьируют на всей протяженности ареала независимо один от другого, изменчивость каждого из них обладает сугубо специфическими особенностями. К этому уровню относятся, например, географическая корреляция ширины роострума, высоты и ширины мозговой камеры у белки, бурундука, серого хомячка.

II. Средний уровень специфичности определяется достоверными (при уровне значимости 0,05 или 0,01 — что не имеет принципиального значения) величинами R_g , не превышающими, однако, $+0,90$ — $+0,95$. Признаки варьируют достаточно согласованно, их географическая изменчивость характеризуется сходными закономерностями. В зависимости от знака коэффициента следует различать:

а) однонаправленную изменчивость, при которой признаки меняются на всей протяженности ареала согласованно в одном и том же направлении, чему соответствуют положительные достоверные значения R_g (например, связи признаков черепа лисицы);

б) разнонаправленную изменчивость, при которой признаки меняются согласованно, но в противоположных направлениях, чему соответствует отрицательный знак при R_g (ширина роострума — высота мозговой камеры у песца).

И в первом, и, особенно, во втором случаях изменчивость признаков достаточно специфична.

Таблица 1

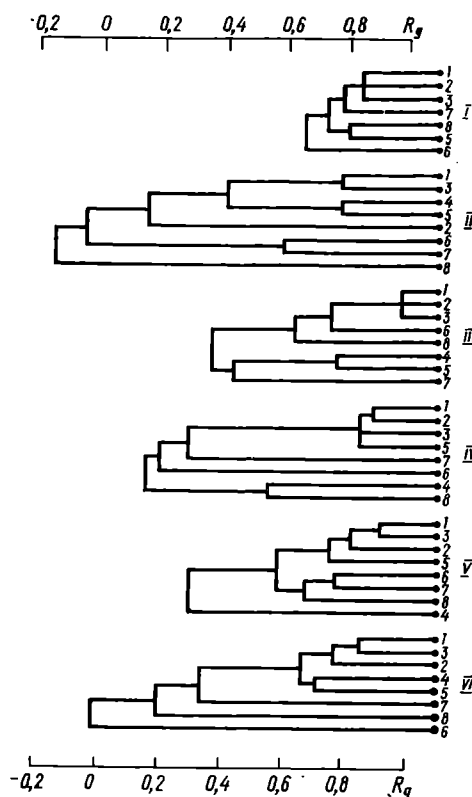
Коэффициенты географической корреляции R_g признаков черепа млекопитающих

Пара признаков	Лисица	Песец	Белка	Бурундук	Серый хомячок	Водяная полевка
1—2	<u>+0,80</u>	+0,30	<u>+0,97</u>	<u>+0,89</u>	<u>+0,89</u>	<u>+0,83</u>
1—3	<u>+0,76</u>	<u>+0,77</u>	<u>+0,98</u>	<u>+0,84</u>	<u>+0,91</u>	<u>+0,86</u>
1—4	—	+0,48	<u>+0,59</u>	+0,35	+0,50	<u>+0,85</u>
1—5	<u>+0,82</u>	<u>+0,44</u>	<u>+0,66</u>	<u>+0,85</u>	<u>+0,81</u>	<u>+0,82</u>
1—6	<u>+0,67</u>	-0,43	<u>+0,78</u>	+0,15	+0,45	+0,06
1—7	<u>+0,81</u>	+0,19	<u>+0,62</u>	+0,39	<u>+0,58</u>	+0,42
1—8	<u>+0,64</u>	-0,31	<u>+0,67</u>	<u>+0,52</u>	<u>+0,77</u>	+0,41
2—3	<u>+0,66</u>	+0,28	<u>+0,98</u>	<u>+0,87</u>	<u>+0,74</u>	<u>+0,71</u>
2—4	—	+0,11	<u>+0,52</u>	+0,22	+0,45	<u>+0,66</u>
2—5	<u>+0,69</u>	-0,06	<u>+0,59</u>	<u>+0,85</u>	<u>+0,77</u>	<u>+0,58</u>
2—6	<u>+0,63</u>	-0,08	<u>+0,79</u>	+0,21	<u>+0,64</u>	+0,20
2—7	<u>+0,76</u>	-0,38	<u>+0,76</u>	+0,16	<u>+0,69</u>	+0,35
2—8	<u>+0,64</u>	-0,10	<u>+0,64</u>	+0,35	<u>+0,70</u>	+0,25
3—4	—	+0,37	<u>+0,72</u>	+0,19	<u>+0,59</u>	<u>+0,82</u>
3—5	<u>+0,80</u>	+0,37	<u>+0,66</u>	<u>+0,87</u>	<u>+0,72</u>	<u>+0,75</u>
3—6	<u>+0,78</u>	-0,19	<u>+0,72</u>	+0,26	+0,16	0
3—7	<u>+0,84</u>	+0,10	<u>+0,57</u>	+0,25	+0,41	+0,23
3—8	<u>+0,84</u>	-0,01	<u>+0,72</u>	+0,37	<u>+0,62</u>	+0,38
4—5	—	<u>+0,77</u>	+0,79	+0,03	<u>+0,28</u>	<u>+0,72</u>
4—6	—	+0,18	+0,18	+0,03	-0,08	+0,13
4—7	—	+0,38	+0,32	-0,12	+0,19	+0,16
4—8	—	<u>-0,75</u>	+0,27	<u>+0,54</u>	+0,33	+0,29
5—6	<u>+0,64</u>	+0,36	+0,39	-0,26	+0,31	+0,05
5—7	<u>+0,84</u>	+0,36	<u>+0,54</u>	+0,33	+0,48	+0,43
5—8	<u>+0,70</u>	-0,32	+0,30	+0,31	<u>+0,68</u>	+0,32
6—7	<u>+0,69</u>	+0,59	+0,42	+0,18	<u>+0,81</u>	-0,17
6—8	<u>+0,66</u>	-0,04	+0,60	+0,36	<u>+0,62</u>	+0,07
7—8	<u>+0,82</u>	-0,14	+0,22	+0,12	<u>+0,74</u>	+0,09

Примечание: обозначения признаков даны в тексте, подчеркнуты корреляции, достоверные при уровне значимости 0,01.

III. Низший уровень специфичности мы выделяем при значениях $R_g > +0,90$ — $+0,95$ (более точное определение несущественно, поскольку и сам коэффициент, и выделяемые уровни носят вероятностный характер). В этом случае признаки варьируют на всей протяженности ареала настолько сходно, что о специфичности их географической изменчивости говорить не приходится (изменчивость идентична). Следует

подчеркнуть, что сказанное справедливо лишь для положительных корреляций. Отрицательные близкие к -1 значения коэффициента R_g соответствуют связям среднего уровня, поскольку изменчивость признаков при этом жестко согласованна и, тем не менее, строго индивидуальна. Примером признаков, согласованность географической изменчивости которых относится к низшему уровню специфичности, являются кондильо-базальная длина, длина твердого нёба и длина мозговой камеры у белки.



лобазальная длина, длина твердого нёба и длина мозговой камеры у белки.

Сравнение видовых фенограмм, отражающих уровни специфичности географической изменчивости признаков черепа (рис. 1), обнаруживает существенные межвидовые различия. Каждый вид отличается характерной структурой уровней специфичности и размещением в них отдельных признаков. Так, у лисицы все корреляции относятся к IIa уровню, у песца — к I, IIa и IIб уровням, у белки — к I, IIa и III уровням, у бурундука, серого хомячка и водяной полевки — к I и IIa уровням. Существенно, что взаимные различия между отдельными видами могут быть связаны с распределением различных признаков. Так, белка и бурундук значительно раз-

Рис. 1. Фенограммы уровня специфичности географической изменчивости признаков черепа млекопитающих:

I — лисицы; II — песца; III — белки; IV — бурундука; V — серого хомячка; VI — водяной полевки. Обозначения признаков см. текст.

личаются положением в структуре уровней специфичности скуловой ширины и высоты мозговой камеры, тогда как водяная полевка и серый хомячок — заглазничной ширины и ширины роострума.

Степень межвидовых различий по отдельным парам признаков, судя по значениям показателя Δ_1 (табл. 2), значительно варьирует. Очень

Таблица 2

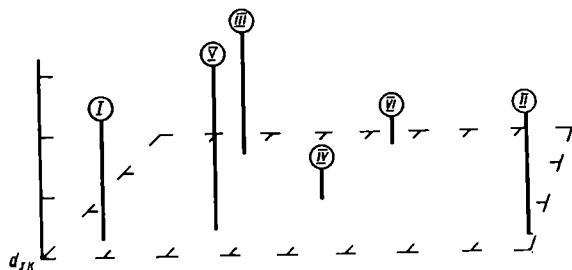
Коэффициенты видового разнообразия Δ_1 географических корреляций признаков черепа

Признак	Кондильо-базальная длина	Длина твердого нёба	Длина мозговой камеры	Скуловая ширина	Заглазничная ширина	Ширина мозговой камеры
Длина твердого нёба	0,325	—	—	—	—	—
Длина мозговой камеры	0,118	0,328	—	—	—	—
Скуловая ширина	0,181	0,461	0,247	—	—	—
Заглазничная ширина	0,635	0,472	0,550	0,293	—	—
Ширина мозговой камеры	0,304	0,606	0,381	0,261	0,513	—
Высота мозговой камеры	0,550	0,438	0,433	0,522	0,428	0,543

сходны у всех видов относящиеся к уровням II и III географические корреляции кондилобазальной длины с длиной мозговой камеры ($\Delta_1 = 0,118$) и скуловой шириной (0,181); несколько больше (0,247—0,293) видовое разнообразие по таким корреляциям как скуловая ширина с длиной и шириной мозговой камеры (уровень IIa) и заглазничной шириной (уровень I), а также длина твердого неба с кондилобазальной длиной и длиной мозговой камеры, относящихся к уровням IIa и III (0,325—0,328). Наиболее разнообразны ($\Delta_1 > 0,500$) корреляции ряда

Рис. 2. Стереограмма распределения видов млекопитающих в соответствии со сходством географической корреляции признаков черепа:

I — лисица; II — песец; III — белка;
IV — бурундук; V — серый хомячок;
VI — водяная полевка. Единица шкалы равна 0,1 d_{JK} .



сочетаний заглазничной ширины, ширины и высоты мозговой камеры, относящиеся у разных видов к уровням специфичности I и II.

Оценка общего сходства—различия видов по закономерностям распределения признаков по уровням специфичности географической изменчивости с помощью коэффициента d_{JK} (табл. 3) позволяет выделить несколько видовых группировок. Наиболее близки между собой, с одной стороны, лисица, белка и серый хомячок (d_{JK} составляет 0,224—0,238) и, с другой — бурундук и водяная полевка ($d_{JK} = 0,157$). Различия между двумя названными группами составляют 0,301—0,403. Песец, занимающая обособленное положение, тяготеет к видам второй группы (0,424—0,475), а не первой (0,648—0,723). На представленной стереограмме (рис. 2) видно, что лисица и песец являются крайними членами распределения видов; прочие виды занимают промежуточное положение — белка и серый хомячок ближе к лисице, бурундук и водяная полевка ближе к песцу.

Таблица 3

Коэффициенты различия видов d_{JK} по географическим корреляциям признаков черепа

Признак	Лисица	Песец	Белка	Бурундук	Серый хомячок
Песец	0,723	—	—	—	—
Белка	0,232	0,663	—	—	—
Бурундук	0,403	0,475	0,301	—	—
Серый хомячок	0,224	0,648	0,238	0,301	—
Водяная полевка	0,465	0,424	0,368	0,157	0,365

Подобная достаточно необычная картина сходства—различия видов позволяет говорить о том, что ни филогенетическое положение, ни экологические параметры, принятые для выделения жизненных форм видов, видимо, не оказывают существенного влияния на детерминацию уровней специфичности пространственных вариаций признаков. В противном случае полученное распределение должно было совпадать с распределением видов в той или другой системе.

Характер согласованности изменений признаков на всей протяженности ареала, как было показано ранее (Россолимо, Павлинов, 1977), определяется двояким образом. Одни географические корреляции, уровень которых весьма высок и сходен у всех исследованных нами видов, регулируются жесткими популяционными корреляциями. К этой группе относятся связи между кондилобазальной длиной, длиной твердого нёба, мозговой камеры и, отчасти, скуловой шириной, называемые «общими корреляциями» (Olson, Miller, 1958). Другая категория географических корреляций находится под определяющим влиянием экогеографической координации, под которой понимается воздействие любых факторов, обуславливающих высокую согласованность географической изменчивости нескоррелированных в популяциях признаков (Россолимо, Павлинов, 1977). Особого внимания заслуживает то обстоятельство, что географические корреляции именно этой группы обнаруживают наиболее существенные межвидовые различия (Россолимо, Павлинов, 1977). Наконец, существуют определенные географические корреляции, уровень которых не регулируется указанными механизмами; характерно, что у всех видов они отличаются низким уровнем (Россолимо, Павлинов, 1977).

Используя сделанные ранее выводы (Россолимо, Павлинов, 1977), данные настоящего исследования можно толковать следующим образом. Географические корреляции, для которых получены наибольшие значения Δ_1 , принадлежат, по всей вероятности, к категории связей, регулируемых экогеографической координацией. Значительное разнообразие видов именно по этим связям возникает, очевидно, в результате видовой специфики действия экогеографической координации. Видимо, у каких-то видов факторы экогеографической координации усиливают пространственные связи одних нескоррелированных в популяциях признаков, у других видов это будут иные межпризнаковые связи. Именно это обстоятельство определяет принадлежность географических корреляций такого рода либо к I, либо ко II уровням специфичности. К III уровню специфичности, видимо, относится согласованность изменчивости только тех признаков, которые связаны жесткими популяционными корреляциями. Эти же корреляции могут относиться и к уровню II.

Очевидно, что характерная для каждого вида структура уровней специфичности складывается в результате сочетания всех трех групп географических корреляций — регулируемых популяционными корреляциями, экогеографической координацией и не регулируемых, по всей вероятности, этими факторами. Одновременно, поскольку наибольшее разнообразие географических корреляций обусловлено действием экогеографической координации, общий характер согласованности географической изменчивости признаков вида определяется, видимо, главным образом особенностями свойственных ему проявлений экогеографической координации. Подобно этому, тенденции сходства—различия видов по общим закономерностям географической корреляции признаков обусловлены, вероятно, степенью сходства видов в проявлениях факторов экогеографической координации.

Заключение

1. Корреляционный анализ позволяет выделить три уровня специфичности географической изменчивости признаков черепа млекопитающих, которые, по всей вероятности, справедливы для любых других признаков и носят всеобщий характер.

2. Высший уровень специфичности определяется недостоверными (при заданном уровне значимости) значениями коэффициентов географической корреляции и соответствует сугубо индивидуальной изменчивости признаков, расходящихся на этом уровне.

3. Средний уровень специфичности определяется достоверными значениями коэффициентов, меньших $+0,90$ — $+0,95$. Географическая изменчивость признаков согласованна, но достаточно специфична. На этом уровне следует различать однонаправленную ($R_g > 0$) и разнонаправленную ($R_g < 0$) изменчивость.

4. Низший уровень специфичности задается значениями коэффициентов географической корреляции, превышающими $+0,90$ — $+0,95$. О специфичности географической изменчивости признаков, расходящихся на этом уровне, видимо, говорить нельзя. Информативность картины географической изменчивости совокупности двух или более подобных признаков незначительно превышает информативность картины географической изменчивости каждого из этих признаков в отдельности.

5. Наибольшей специфичностью географической изменчивости у всех видов характеризуется заглазничная ширина. Наименее специфична географическая изменчивость кондилобазальной длины, длины твердого неба и длины мозговой камеры.

6. Закономерности географической корреляции признаков видоспецифичны. Минимальны межвидовые различия для признаков, согласованность географической изменчивости которых регулируется жесткими популяционными корреляциями. Наиболее видоспецифичны корреляции, регулируемые экогеографической координацией. Сходство видов по структуре уровней специфичности географической изменчивости признаков черепа не связано с их филогенетическими отношениями и положением в системе жизненных форм и определяется, по всей вероятности, сходством проявлений экогеографической координации. Дальнейшее изучение географических корреляций признаков в сравнительном аспекте у разных видов позволит, видимо, более детально исследовать природу механизмов экогеографической координации.

7. При изучении видовых закономерностей географической изменчивости черепа как многопризнаковой системы необходимо исследование широкого набора признаков, корреляции которых относятся к различным уровням специфичности. В таксономических исследованиях признаки, связи которых относятся к низшему уровню, целесообразно представлять каким-либо одним «признаком-индикатором» (Терентьев, 1959).

ЛИТЕРАТУРА

- Россолимо О. Л., Павлинов И. Я. Соотношение между популяционными и географическими корреляциями признаков черепа млекопитающих. — Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол., 1977, 82, № 1, с. 50—58.
- Россолимо О. Л., Павлинов И. Я. К методике сравнительного изучения географической изменчивости млекопитающих. Корреляционный анализ сходства географической изменчивости признаков и видов. — Зоол. журн., 1977а, 56, вып. 3, с. 450—457.
- Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд. — Вестн. Ленингр. гос. ун-та, 1959, № 9, с. 137—141.
- Bock W. J., Wahler G. Adaptation and the form-function complex. — Evolution, 1965, 19, N 3, p. 269—299.
- Cattell R. B. Factor analysis. Harper, N. Y., 1952, p. 462.
- Gosline W. Speciation in the fishes of the genus *Manidia*. — Evolution, 1948, 2, N 4, p. 306—313.
- Johnston R. F., Selander R. K. Evolution in the house sparrow. II. Adaptive differentiation in North American populations. — Evolution, 1971, 25, N 1, p. 1—28.

Olson E. C., Miller R. L. Morphological integration. 1958,— Univ. Chicago Press, p. 317.

Soule M. Phenetics of natural population. I. Phenetic relationships of insular populations of the side-blotched lizard.— Evolution, 1967, 21, N 3, p. 584—591.

Зоологический музей МГУ

Поступила в редакцию
13.I 1975 г.

O. L. Rossolimo, I. Ja. Pavlinov

**SPECIFICITY LEVELS OF GEOGRAPHIC VARIABILITY
IN THE MAMMAL SKULL CHARACTERS**

S u m m a r y

Coordination of geographic variability of skull characters was studied in six species of mammals by means of the correlation analysis. Three specificity levels of geographic variability are distinguished: I — the highest level determined by insignificant values of the coefficient R_g ; II — the middle level determined by significant values of the coefficient $R_g < +0.90 = +0.95$; III — the lowest level determined by values of $R_g > +0.90 = +0.95$. Regularities of geographic correlation of characters are species specific. Similarity of species as to the structure of the specificity levels of geographic variability of characters is determined mainly by similarity in manifestation of ecogeographic coordination.

Zoological Museum
of the Moscow State University