

УДК 599: 575.856

© 2002

И. В. Загороднюк

**Транзитивные таксономические системы  
и их структура у сусликов (*Spermophilus*)***(Представлено академиком НАН Украины В. А. Топачевским)*

*The spatial-temporal differentiation in polytypic species of mammals is analyzed. The concept of transitive taxonomic systems (TTS) and its implementation to west-paleoarctic susliks (*Spermophilus*) are considered. Susliks are presented in Europe and neighboring regions by 6–7 “small” species, which demonstrates a good difference in chromosome numbers and a continuous variation in external features (body size, fur coloration, etc.). The essence of this phenomenon is in the formation of polyspecies complexes on the basis of spatial differentiation of the common polytypic species as a result of its geographical variation in key features, with a further formation of new amplified genotypes with own geographical ranges (“small” species) and secondary relatively narrow hybrid zones between such small species. According to the accepted concept, these zones can be explained both as primary (remains of continuity of initial species) and secondary (disturbance of isolation) ones.*

К настоящему времени в биологии сформулировано множество концепций вида, разнообразие которых отражает фактическое разнообразие наблюдаемых в природе ситуаций. Общей тенденцией в этом процессе познания является постоянное снижение «планки» вида на шкале биологической дифференциации, увеличение числа различаемых специалистами видов и отказ от поиска «универсального критерия вида» [1, 2]. С другой стороны, основой систематических исследований все больше становится не столько описание новых таксонов, сколько анализ моделей их формирования и дальнейшей эволюции, т. е. эволюционного поведения [3, 4].

Один из наиболее распространенных путей эволюционной дифференциации биосистем — формирование алловидовых комплексов, представляющих собой разобщенные по географическому критерию группы популяций [5]. Уровни их морфологической и генетической дифференциации невелики и удовлетворительно описываются моделями географической изменчивости исходного для них вида [6].

С таксономической точки зрения такие алловидовые комплексы относят к категории «надвида», границы подразделений внутри которого часто не ясны, а переходные между ними формы относят то к явлениям первичной трансгрессии географически замещающих одна другую форм, то к вторичной гибридизации разошедшихся прежде форм [7, 8]. В первом случае речь ведут о едином полиморфном виде, представляющем собой репродуктивно целостную систему (сингамеон). Во втором — об отношениях молодых, но уже независимых видов, представляющих собой таксономические викариаты («малые» виды). Такие ситуации широко распространены среди многих групп мелких млекопитающих, в том числе среди сусликов (*Spermophilus*), представленных сериями форм неясного ранга, находящихся на разных (часто ранних) этапах эволюционной дифференциации [9].

**Суть явления.** Ясные представления о видах формируются на основе безмерных моделей, анализируемых вне пространства и времени [10]. Любое исследование изменений вида в пространстве или во времени неизменно ведет к размыванию границ изучаемого вида с географически и хронологически смежными формами того же рода [8]. Известный

парадокс Элизе Реклю — *история есть география во времени так же, как география есть историей в пространстве* — сформулирован по отношению к человеку. Но в природе существуют подобные ситуации, когда в разных частях ареала рода его местные формы представлены популяциями, стоящими на разных ступенях своего исторического развития. Такая картина выявлена нами у сусликов, которые (сейчас) демонстрируют в пространстве то, что (прежде) имело место во времени [11].

Традиционно такие популяционные системы рассматривают в составе одного политипического (большого) вида, однако сейчас сформировалась четкая тенденция к признанию таких популяций в ранге самостоятельных эволюционных (малых) видов. Признаки, по которым дифференцируют малые виды, проявляют географическую изменчивость, не прерываемую на границах их ареалов, так что структура изменчивости рода остается целостной, как если бы это был один вид. Такая непрерывная изменчивость (*транзитивность*) ключевых признаков на уровне всей надвидовой группы имеет место независимо от того, сравниваются ли популяции одного или нескольких смежных видов. При знании полярности признаков подобные изменения в пространстве становятся ключом к познанию путей исторического расселения рода от предполагаемого центра его формирования до зоны более позднего вселения (прохореза).

**Транзитивность у сусликов: от популяций до родов.** Яркий пример транзитивных систем (ТТС) представляют наземные беличьи (*Marmotinae*). Один из наиболее обычных видов этого подсемейства — суслик ("*Citellus citellus*") — в течение 200-летней истории изучения был последовательно разделен на несколько малых видов, в их числе: *Spermophilus citellus* (европейский), *S. pygmaeus* (серый), *S. suslicus* (крапчатый), *S. odessanus* (подольский). Морфологические отличия между ними малы, но многие из них имеют четкие отличия в числе или морфологии хромосом (табл. 1). В силу переходного характера практически всех признаков, в пределах этой группы описано немало морфологических «гибридов», в том числе между всеми парами европейских видов: европейским и крапчатым

Таблица 1. Палеарктические виды сусликов (*Spermophilus*), особенности их кариотипа и экстерьера и систематическое положение согласно прежним сводкам

Малый вид	Ведущий признак *				Классификационная схема		
	2n-NF	L-max	PLA	Крап спины	Ellerman [12] (большой вид)	Павлинов [13] (группа видов)	Громов [14] (подрод)
<i>parii</i>	34–68	330	—	3	<i>undulatus</i>	"undulatus"	<i>Urocitellus</i>
<i>undulatus</i>	32–64	315	—	2	<i>undulatus</i>	"undulatus"	<i>Urocitellus</i>
<i>relictus</i>	36–72	295	—	1	<i>major</i>	"pygmaeus"	<i>Urocitellus</i>
<i>fulvus</i>	36–72	395	—	0	<i>fulvus</i>	"fulvus"	<i>Colobotis</i>
<i>major</i>	36–72	340	—	0	<i>major</i>	"pygmaeus"	<i>Colobotis</i>
<i>erythrogenys</i>	36–72	280	—	0	<i>major</i>	"pygmaeus"	<i>Colobotis</i>
<i>dauricus</i> *	36–72	230	+	0	<i>major</i>	"citellus"	<i>Citellus</i>
<i>xanthoprymnus</i> *	42–70	190	+	1	<i>citellus</i>	"citellus"	<i>Citellus</i>
<i>citellus</i>	40–70	235	+	1	<i>citellus</i>	"citellus"	<i>Citellus</i>
<i>musicus</i>	36–72	250	?	2	<i>pygmaeus</i>	"pygmaeus"	<i>Citellus</i>
<i>pygmaeus</i>	36–72	230	—	1	<i>pygmaeus</i>	"pygmaeus"	<i>Colobotis</i>
<i>odessanus</i>	36–72	240	+	2	<i>suslicus</i>	"citellus"	<i>Citellus</i>
<i>suslicus</i>	34–68	260	+	3	<i>suslicus</i>	"citellus"	<i>Citellus</i>

\* Цитогенетические признаки — по [9] (с дополнениями), морфологические — по [14], в том числе: L-max — наибольшая длина тела, "крап" — выраженность крапа на спине в баллах; PLA — опушенность стопы. Звездочкой отмечены виды, объединяемые в традиционных системах в надвид «*Citellus citellus*» и обычно рассматриваемые как генерализованные формы палеарктических *Spermophilus*.

— на Буковине (*citellus – odessanus*), малым и крапчатым — в Поволжье (*pygmaeus – suslicus*) и др. В ряде случаев гибридная природа таких популяций подтверждена цитогенетически (в Поволжье).

Помимо гибридных форм, для сусликов описаны интересные случаи таксономически неопределенных подвидов. Такие «подвиды» распространены в зонах контакта смежных (сестринских) видов и разными исследователями рассматриваются в составе разных из них. Подвиды точно не установленных видов (!) описаны для зон контакта ареалов малого и крапчатого сусликов, малого и горного, большого и краснощекого и других пар близких видов [14 и др.]. Гибридные ли они или являются «следами» непрерывности прежде единого вида? Или такие популяции — имманентное свойство (а не «следы») сингамеона, пульсирующего по своим законам?

Неясность в отношении таксономического статуса отдельных форм проявляется и на надвидовом уровне. Из табл. 1 видно, что есть виды (напр., *relictus*), которые в разных системах относят к разным под родам, т. е. они занимают промежуточное положение между такими надвидовыми группами. Так, разные виды из группы “*pygmaeus*” sensu Pavlov (см. табл. 1) включены в состав каждого из под родов сусликов (*Urocitellus*, *Colobotis*, *Citellus*) в системе Громова. В роде *Spermophilus* почти каждая таксономическая единица — от малой популяции до под рода — оказывается промежуточной между двумя другими географически смежными таксонами. Все такие формы являются переходными между другими «хорошими» (т. е. общепризнанными) видами и подтверждают условность видовых границ [2].

**Свойства одномерной модели: аллопатрия и парапатрия.** Практически во всех случаях суслики формируют аллопатричные комплексы, т. е. их поселения и в целом видовые ареалы последовательно замещают друг друга. Симпатрия для группы не характерна, и пространственная структура этого рода представляет собой одномерную модель. Эта одномерность, согласно известной модели «вид-брат», в которой один вид всегда определяется через другие [5, 10], представляет собою крайне простую по «замыслу» и интересную по своим результатам эволюционную ситуацию: *виды взаимодействуют только в зонах контакта своих ареалов и влияют друг на друга только посредством периферийных популяций.*

Такая ситуация в целом нередка, и большинство таксономически неоднородных групп включает такие алловидовые комплексы с гибридизационными эффектами в зонах их парапатрии. Вторичны ли такие зоны? Типологический подход позволяет относиться к ним исключительно как к «сбоям» в чистоте эволюционного эксперимента, как ко вторичным нарушениям изолирующих механизмов. Однако, рассматривая таксономическую структуру рода в эволюционной динамике, мы должны признать, что еще раньше — заведомо до наших исследований, в период первичной географической дифференциации пра-вида — этой изоляции вовсе не было.

**Пути формирования ТТС: две гипотезы.** В общем виде можно утверждать, что в основе ТТС первоначально был единый полиморфный вид, который в силу дифференциации географической разделился на несколько викариатов (географических рас). Пульсация их ареалов, усиленная «эффектами основателя», привела к становлению морфологически и цитогенетически однородных популяций, в зонах контактов которых возникли гибридные поселения. Гибридизацию в этом случае следует понимать широко: всякий продукт полового процесса есть гибрид. Изменяя исходные установки («планку» и «критерий» вида), мы постоянно подменяем друг другом понятия «восстановление панмик-

сии» и «нарушение изоляции», несколько не меняя объект нашего анализа [2]. Формирование цитогенетически дифференцированных рас должно было пройти через одну из двух ситуаций, каждая в несколько этапов (табл. 2).

Первая модель предполагает «нормальность» гибридизации и непрерывность эволюционных рядов; вторая — случайность явления гибридизации вследствие «несовершенства» изоляционных механизмов. (При этом «совершенство» предполагает качественное отличие категории «вид» от «популяция» и однозначность границ вида, что не очевидно [2]). Обе гипотезы имеют право на жизнь, факты и логика свидетельствуют в пользу первой из них. Возможна и третья гипотеза (первая-прим), предполагающая первичность «гибридных» зон, сохранившихся как свидетельство исходной непрерывности популяций правид: микропопуляция суслика в гибридной зоне не идентифицирует себя ни как факт воссоединения недолго разобщенных популяций, ни как результат «незаконной» утечи разновидовых родителей. Она самодостаточна как эволюционная сущность. Рассмотрим ситуацию, которую демонстрируют суслики группы «*citellus*», наиболее дифференцированной в этом роде млекопитающих.

**Место западно-палеарктических форм в системе изменчивости рода.** Согласно традиционным взглядам [12], суслики Старого Света представлены 5 политипическими видами: *citellus* (вкл. *xanthoprymnus* и *dauricus*), *pygmaeus* (вкл. *musicus*), *suslicus* (вкл. *odessanus*), *major* (вкл. *erythrogegens* и *relictus*), *undulatus* (вкл. *parii*). По Павлинову [13], группы «*major*» и «*suslicus*» объединены в одну («*citellus*»), за *fulvus* оставлена отдельная группа, остальные составляют группу «*pygmaeus*», пара *undulatus-parii* составляет особый подрод *Urocitellus* (табл. 1). Очевиден сборный характер части групп, в том числе «*citellus*». В частности, приняв близкое родство (а ранее — отнесение к одному виду) троицы «*xanthoprymnus + citellus + dauricus*», мы вынуждены будем признать, что кариотипическая дифференциация внутри этой группы ( $2n = 36-42$ ) оказывается на порядок выше межгрупповой (у большинства групп  $2n = 36$ ).

Имеются свидетельства того, что сходство в группе «*citellus*» могло быть вторичным и развилось вследствие параллелизмов (т. е. формировалось в сходных условиях). Так, все виды этой группы — южные формы, все они наименее крапчатые и наиболее мелкие, многохромосомные (36, 40, 42). На обратном полюсе этой изменчивости — виды *parrii* и *undulatus* — наиболее крупные и, как и следует, наиболее длиннохвостые, кариотипически

Таблица 2. Вероятные этапы формирования новых хромосомных рас у *Spermophilus*

Этап становления	Модель I: дифференциация правид	Модель II: почкование новых форм
1: исходная посылка	Исходный полиморфизм правид или, по крайней мере, его локальной периферийной популяции	Образование островного поселения в зоне прохореза рода в новую географическую зону
2: предпосылка дифференциации	Распространение изменчивости по ареалу правид и географическое разобщение локальных форм	Хромосомная мутация в островной популяции, ведущая к репродуктивной изоляции новой формы
3: механизм дифференциации	Закрепление отличий путем фиксации (амплификации) в популяции особенностей обособившейся формы	Расширение ареала новой (мутантной) формы и формирование зоны ее контакта с материнским видом
4: поведение новых форм в зоне контакта	Вторичная гибридизация новых форм с географически смежными (в т. ч. материнскими) формами	Совершенствование изоляционных механизмов вследствие низкой жизнеспособности гибридов
Толкование гибридов	Восстановление панмиксии	Нарушение изоляции

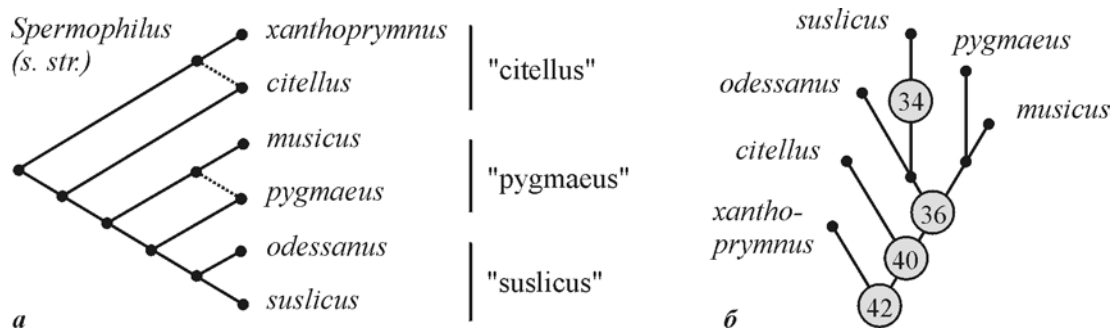


Рис. 1. Родственные отношения западно-палеарктических *Spermophilus*: а — состав рода на уровне «малых» видов и прежние представления об объеме видов (справа, по табл. 1); б — вероятные родственные отношения по кариологическим данным ( $2n$ )

наиболее продвинутые ( $2n = 34-32$ , у них же наибольшее количество гетерохроматина и наиболее крупная Y-хромосома). Восточноевропейские формы сусликов рассматривают в составе трех заведомо сборных видов (рис. 1), из которых наиболее архаичны — «*citellus* s. 1.», а наиболее продвинуты — «*suslicus* s. 1.».

**Структура и география ТТС у европейских *Spermophilus*.** Структура пространственно-таксономической дифференциации европейских и географически близких к ним форм сусликов представлена на рис. 1, 2. Обращает на себя внимание совпадение предполагаемой схемы филогенеза группы (рис. 1) и географических отношений между видами этой группы (рис. 2). Фактически схема распределения хромосомных форм (малых видов) по ареалу рода является довольно точной разверткой в пространстве филогенетической схемы, полученной на основе морфологических и цитогенетических данных (см. табл. 1).

Как мы ранее отмечали [11], между выявленными хромосомными расами существует типичный для наземных форм барьер — русла крупных рек, — ограничивающий уровень пространственных перемещений «малых» видов. Последнее происходит на фоне дифференциации популяций по экстерьеру. *S. odessanus* имеет светлый окрас и слабо выраженный крап; номинативная форма *suslicus* характеризуется темной окраской, выраженным крапом на спине и ярко-рыжими подпалинами по брюху, а особенно в «подмышках» на фоне белесой окраски груди. Фактически отличия смежных форм в ряду «*xanthoprymnus* — *citellus* — *pygmaeus* — *odessanus* — *suslicus*» аналогичны и в целом соразмерны отличиям любой видовой пары этого ряда, в том числе и наименее дифференцированной (наиболее северной) «*odessanus* — *suslicus*».

**Распространенность ТТС.** Прежде всего, необходимо отметить широкую распространенность ТТС в разных систематических группах. В масштабе палеарктической фауны такая ситуация наблюдается у землероек надвида *Sorex araneus* и кустарниковых полевок (надвид *Terricola subterraneus*), известных по необычайно высокому уровню цитогенетической дифференциации популяций, у оленей надвида *Capreolus capreolus*, и водяных полевок (надвид *Arvicola amphibius*), представленных географически замещающими друг друга мелкими и крупными формами неясного ранга, у мышей надвида *Mus musculus*, включающего сложный комплекс алловидов, полувидов и видов-двойников [6] и других. ТТС с многочисленными переходами от одного типа к другому демонстрируют человеческая популяция и многочисленные продукты ее эволюционных экспериментов — различные «домашние» формы животных, созданные путем искусственного отбора.

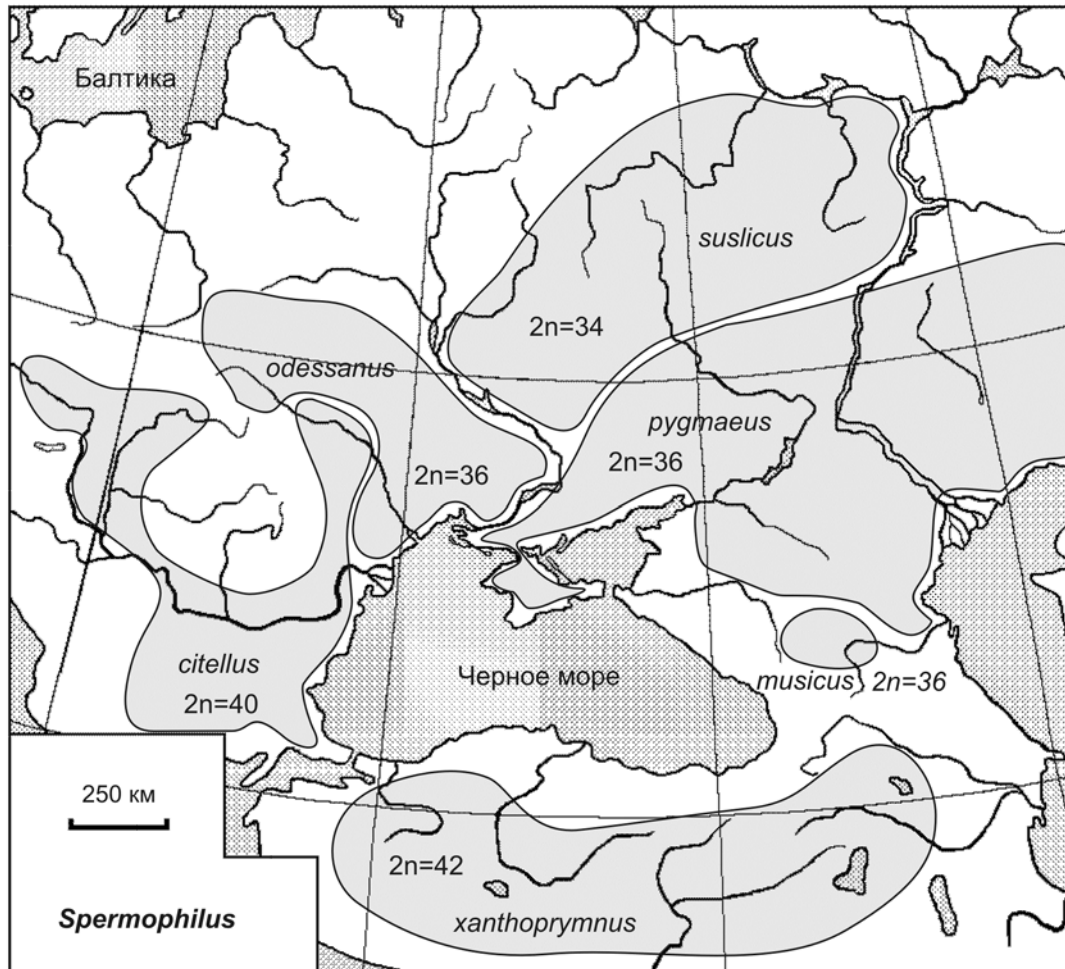


Рис. 2. Ареалогические отношения западно-палеарктических *Spermophilus*. Очевидно совпадение структуры ареалогических отношений малых видов со сходством их по кариотипам (рис. 1), что отвечает и модели «дифференциации правда», и модели «почкования новых форм»

Наиболее сложная и интересная система сложилась в надвиде *Sorex araneus*, в пределах которого к настоящему времени описано не менее десятка «хромосомных» видов. Все они парапатричны, и на стыках их ареалов описаны многочисленные «гибридные» популяции. При этом в составе оставшейся после этих ревизий номинативной *Sorex araneus* (s. str.) описано еще несколько десятков хромосомных рас, часть из которых рассматривается как продвинутые варианты исходного кариотипа, другая — как гибриды между ними. Закономерности здесь оказываются теми же, что и у сусликов: наиболее архаичные и географически наиболее обособленные формы распространены по периферии ареала надвида, а наиболее продвинутые и эволюционно наиболее молодые — на равнинах Восточной Европы [15].

**Таксономическая интерпретация ТТС.** Традиция классифицирования требует от нас формальной привязки тех или иных форм и их групп к общепринятым таксономическим рангам. Такая задача легко решается в отсутствие эволюционного процесса или при рассмотрении заведомо дивергировавших форм. Для обозначения подобных описанным выше политипических комплексов предложено несколько различных понятий, обозначающих надвидовой и сложносоставной уровень их организации. Фактически это боль-

шие географические виды, с чем не хотят соглашаться разработчики концепций малых видов. По Гафферу, гибридирующие на стыках ареалов формы составляют единый надвид (большой вид), объединяющий эволюционно дифференцированные малые виды или квазивиды [7]. Аналогичное понимание надвида предлагают Майр [5] и Панов [8].

Очевидно, что разнообразие точек зрения на ранги и эволюционную судьбу таких групп будет определяться не столько новыми фактами, сколько исходными задачами и текущей парадигмой. Однако перевод дискуссии в классификационную плоскость, к чему стремятся многие практики, означает уход от анализа сути проблемы и эволюции как таковой. «Планка вида» в таких системах по существу зависит от произвола исследователей, и формальный список из трех или пяти видов сусликов ни в коей мере не заменит удивительную картину их пространственно-таксономической иерархии.

*Автор искренне признателен своим учителям проф. Н. Н. Воронцову, А. А. Ляпуновой и В. П. Кораблеву за стимуляцию интереса к теме эволюционной дифференциации политипических групп, а также акад. В. А. Топачевскому и проф. И. Г. Емельянову за обсуждение текущих результатов исследования и сформулированных в этой статье положений.*

1. *Mishler B. D., Donoghue M. J.* Species concepts: a case for pluralism // *Systematic Zoology*. – 1982. – **31**, No 4. – P. 491–502.
2. *Загороднюк І. В.* Вид в біології як неперервна система // Феномен співіснування двох парадигм: креаціонізму та еволюційного вчення. – Київ: НВП “Вирій”, 2001. – С. 153–181.
3. *Клюков М. В.* Биологическая дифференциация в таксономическом и фитоэкологическом аспектах // *Новости систематики высших и низших растений 1977*. – Киев: Наук. думка, 1978. – С. 50–73.
4. *Wiley E. O.* Is the evolutionary species fiction? – A consideration of classes, individuals, and historical entities // *Systematic Zoology*. – 1980. – **29**, N 1. – P. 76–80.
5. *Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. – Пер. с англ. под ред. В. Г. Гептнера. – Москва: Мир, 1974. – 460 с.
6. *Загороднюк І. В.* Уровни таксономической и морфологической дифференциации европейских групп грызунов семейства Muridae // *Доповіді НАН України*. – 2001. – N 5. – С. 151–157.
7. *Haffer J.* Superspecies and species limits in vertebrates // *Z. zool. Syst. Evol.-forsch.* – 1986. – **24**. – S. 169–190.
8. *Панов Е. Н.* Граница вида и гибридизация у птиц // *Гибридизация и проблема вида у позвоночных*. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1993. – С. 53–95. – (Сб. тр. Зоол. муз. МГУ. Т. **30**).
9. *Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А.* Хромосомы сусликов Палеарктики (*Citellus*, Marmotinae, Sciuridae, Rodentia) // *Млекопитающие: эволюция, кариология, фаунистика, систематика*. – Новосибирск, 1969. – С. 41–47.
10. *Мина М. В.* Виды и внутривидовые подразделения у рыб // *Микроэволюция рыб. Эволюционные аспекты фенетического разнообразия*. – Москва: Наука, 1986. – С. 26–58.
11. *Загороднюк І. В., Федорченко А. А.* Аллопатрические виды грызунов группы *Spermophilus suslicus* (Mammalia) // *Вестник зоологии*. – 1995. – **29**, N 5–6. – С. 49–58.
12. *Ellerman J. R., Morrison-Scott T. C. S.* Genus *Citellus* Oken, 1816 // *Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946*. – Tonbridge: Tonbridge Printers Ltd., 1951. – P. 504–513.
13. *Павлинов И. Я.* Род *Spermophilus* F. Cuvier, 1825 – Суслики // *Систематика млекопитающих СССР*. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1987. – С. 133–139. – (Сб. тр. Зоол. музея МГУ; Т. **25**).
14. *Громов И. М.* Род суслики – *Citellus* Oken, 1816 // *Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны*. – Санкт-Петербург, 1995. – С. 98–132.
15. *Загороднюк І., Хазан М.* Филогения и биогеография группы “*araneus*” (род *Sorex*): цитогенетический подход // *Состояние териофауны в России и ближайшем зарубежье (Тр. междунар. совещ. Москва, 1–3 февр. 1995 г.)*. – Москва, 1996. – С. 157–161.

*Институт зоологии  
им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины*

*Поступила в редакцию  
25.02.2002*